

А К А Д Е М И Я Н А У К У С С Р
ИНСТИТУТ БОТАНИКИ

Акад. Н. Г. ХОЛОДНЫЙ

ФИТОГОРМОНЫ

ОЧЕРКИ

ПО ФИЗИОЛОГИИ ГОРМОНАЛЬНЫХ
ЯВЛЕНИЙ В РАСТИТЕЛЬНОМ ОРГАНИЗМЕ

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК УССР
КИЕВ 1939

Ответственный редактор *Акад. Н. Н. ГРИШКО*

ПРЕДИСЛОВИЕ

Большой интерес в самых широких кругах к учению о фитогормонах вызвал в течение последних пяти лет появление многочисленных обзоров и сводок. Назовем только те из них, которые вышли отдельными изданиями:

1. Boysen Jensen, P., Die Wuchsstofftheorie, 1935.
2. Boysen Jensen, P., Avery, G. and Burkholder, P., Growth hormones in plants, 1936.
3. Schlenker, G., Die Wuchsstoffe der Pflanzen, 1937.
4. Otte, K., Die Wuchsstoffe im Leben der höheren Pflanzen, 1937.
5. Went, F. W. and Thimann, K., Phytohormones, 1937.

Вторая из перечисленных здесь книг недавно вышла и в русском переводе под редакцией проф. Н. А. Максимова¹⁾.

Предлагаемая вниманию советского читателя новая книжка о фитогормонах несколько отличается от всех других, опубликованных на эту тему. Автор не ставил своей целью дать по возможности полный обзор существующей литературы. Чтобы ввести читателя в круг проблем «фитоэндокринологии», он выбрал другой путь: проследить развитие нескольких узловых вопросов этой науки и дать характеристику их современного положения на основе детального разбора сравнительно небольшого числа исследований, конечно, из числа тех, которые, по мнению автора, являются особенно ценными или наиболее типичными для данной области. Такой способ изложения представляет известные преимущества, так как он дает возможность читателю ближе и глубже ознакомиться с основными проблемами и методами данной науки, а автору — подробнее высказать свои соображения по вопросам, наиболее его интересующим. Кроме того, при таком подходе к материалу больше шансов избежать опасности, угрожающей автору всякого нового обзора в области, уже имеющей большую сводную литературу. — опасности сбиться на проторенную дорогу и повторять то, что уже сделано другими.

По каждому из рассмотренных вопросов автор стремился, во-первых, включить в свой обзор новейшие работы, опублико-

¹⁾ Бойсен-Иенсен, Ростовые гормоны растений, 1935.

ванные после выхода в свет последней из имеющихся сводок — Вента и Тиманна (1937), и, во-вторых, уделить особое внимание критическому освещению излагаемых данных.

Автор в течение многих лет принимал активное участие в разработке некоторых проблем фитоэндокринологии. Большинство его экспериментальных исследований опубликовано в журналах, мало доступных среднему советскому читателю. Дать сводку главнейших своих работ — было одною из задач, которые поставил перед собою автор, приступая к составлению этой книжки.

Стремясь сделать свои «Очерки» более популярными, автор предпослал им краткое введение и небольшой исторический обзор, вводящие читателя в круг основных понятий и идей современного учения о фитогормонах. В отличие от всех имеющихся сводок автор считал необходимым довольно подробно изложить в отдельной главе исследования Габерляндта и его продолжателей и дать анализ этих данных в свете позднейших открытий. Подробно рассмотрена также проблема тропизмов, которую по праву можно считать колыбелью учения о ростовом гормоне. Большое внимание уделено кардинальному вопросу всего этого отдела физиологии — вопросу о значении фитогормонов для роста растений. Главы 5 и 6 посвящены проблеме, приобретшей за последние годы особенно серьезное значение, — вопросу о взаимоотношениях между фитогормонами и явлениями морфогенеза и индивидуального развития высших растений.

На этом вопросе, ставшем у нас, в СССР, отчасти дискуссионным, нам пришлось остановиться особенно подробно. Мы считали своим долгом указать на неправильность позиции как тех, кто, вульгаризируя понятие фитогормона, увлекается построением примитивных и ненаучных схем, так и тех, кто, ссылаясь на методологические дефекты этих неудачных и неполноценных работ, склонен пренебрегать имеющимся в них фактическим материалом или даже выносить осуждение всему эндокринологическому направлению в современной физиологии развития растений. Лучший метод для борьбы со всякой вульгаризацией и упрощенчеством в науке — указание на сложность и многообразие изучаемых явлений. Этим методом автор широко пользовался в различных частях своей работы.

При составлении некоторых из этих очерков автором в незначительной мере был использован текст различных его статей, ранее опубликованных главным образом в журналах «Природа» и «Успехи современной биологии». Глава 6 представляет собой переработанную и снабженную многочисленными дополнениями статью, опубликованную в последнем из двух названных журналов под заглавием «Существует ли гормон цветения?» (Успехи современной биологии, т. VIII, вып. 3, 1938).

Автор вполне сознает, что его труд, при избранном им методе изложения, неизбежно должен страдать известным субъек-

тивизмом — как в выборе материала, так и в оценке его научного значения. Однако он надеется, что несмотря на этот свой недостаток, а иногда, может быть, именно благодаря ему, предлагаемая вниманию советского читателя книжка привлечет новых друзей молодой науке о фитогормонах из числа начинающих биологов и тем самым поспособствует успешному разрешению целого ряда стоящих перед ней проблем большой теоретической и практической важности.

*Киев, Академия Наук УССР
15.VI 1959*

ВВЕДЕНИЕ И КРАТКИЙ ИСТОРИЧЕСКИЙ ОБЗОР

I

Организмы, как растительные, так и животные, с химической точки зрения представляют собой сложнейшие сочетания разнообразных органических и неорганических соединений. В количественном отношении среди этих веществ преобладают те, из которых построены органы, ткани и клетки, т. е. строительный, или пластический материал; на втором месте стоят соединения, используемые организмом как источник энергии, т. е. материал энергетический. Резкую границу между этими двумя группами веществ не всегда удается провести, и, может быть, целесообразно было бы объединить их под названием энергопластических. Сюда относятся в первую очередь белки, жиры, углеводы, липоиды и некоторые минеральные соединения.

Наряду с энергопластическим материалом в каждом организме всегда находятся также вещества, выполняющие регуляторную функцию. Их химическая природа в большинстве случаев мало изучена или даже совсем неизвестна. Подразделения внутри этой группы веществ устанавливаются на основании чисто физиологических признаков. В ней различают энзимы, гормоны, витамины и индукторы (организаторы). Энзимы, или ферменты — это биологические катализаторы, т. е. вещества, способные ускорять течение различных биохимических реакций, при чем сами они непосредственного участия в этих реакциях, по видимому, не принимают, а действуют «подобно смазочному маслу в машинах» (Эм. Фишер). Гормоны — вещества, образующиеся, как и ферменты, в самом организме и осуществляющие химическую регуляторную связь между отдельными его частями¹⁾. Витамины — дополнительные питательные вещества,

¹⁾ Недавно Кёгль (Kögl 1937) высказал мысль, что наиболее существенное различие между энзимами и гормонами заключается в неодинаковом отношении их к высокой температуре: первые при нагревании разрушаются, вторые — нет. С этим едва ли можно согласиться. С физиологической точки зрения гораздо большее значение имеет та особенность гормонов, что сферой их действия является только живой организм, тогда как энзимы могут выполнять свою функцию катализаторов и вне организма, в среде, не содержащей «живого вещества».

отсутствие которых в пище животных является причиной выпадения или нарушения определенных функций и вызывает ряд заболеваний. И наконец, недавно открытым организаторам, или индукторам, приписывают способность возбуждать и поддерживать морфогенетические процессы, т. е. явления, связанные с развитием в молодом растущем организме тех или иных его органов и тканей.

Для всех перечисленных веществ-регуляторов характерно то, что они проявляют свое физиологическое действие при очень слабых концентрациях. Другими словами, физиологическая активность их чрезвычайно высока. По сравнению с общей массой энергопластических соединений, количество присутствующих в организме веществ с регуляторной функцией всегда ничтожно мало¹⁾.

Гормоны, витамины и организаторы имеют между собой много общего. Весьма вероятно, что только у некоторых высших представителей животного царства можно более или менее отчетливо разграничить все эти три группы соединений. Так, наприм., основное отличие гормонов от витаминов заключается в том, что первые, как было уже упомянуто, образуются в самом организме, тогда как вторые поступают в него извне, вместе с пищей. Однако, в последнее время установлено, что противощыготный витамин С, или аскорбиновая кислота у некоторых животных образуется в их собственном теле (при авитаминозном питании) так же, как и гормоны. Это установлено для кур, крыс, собак, коров. Многие другие животные (и человек) способны синтезировать аскорбиновую кислоту не обладают и должны извлекать ее из пищи вместе с прочими витаминами. Витамин D представляет некоторое химическое и физиологическое сходство с женским половым гормоном — фолликулином.

У растений роль «дополнительных питательных веществ» играют, повидимому, некоторые минеральные соединения, а

¹⁾ Термин «вещество-регулятор», довольно широко применяемый в современной физиологии, иногда подает повод к недоразумениям, вызывая представление о веществах, наделенных какими-то особыми «высшими» качествами, выделяющими их из числа прочих химических составных частей организма. Такое представление, конечно, неверно. Вещества-регуляторы отличаются от прочих веществ животного и растительного тела только тем, что при известном сочетании внутренних и внешних условий они, несмотря на ничтожное содержание их в организме, приобретают способность изменять скорость и направление протекающих в нем химических реакций (как ферменты) или физиологических процессов (как гормоны, витамины и индукторы). Эти вещества являются как бы химическими «орудиями» организма.

Не подлежит сомнению, что гормоны и другие вещества-регуляторы, находимые теперь в организмах, представляют собою продукт длительной эволюции, что они возникли на основе естественного отбора, как такие «химические особенности» организма, которые оказались для него полезными в борьбе за существование. Материалом для такого отбора могли послужить побочные продукты некоторых широко распространенных биохимических реакций, образующиеся в ничтожном количестве, но обладающие сильным физиологическим действием.

именно соли так называемых микроэлементов. К ним, понятно, термин «витамин» неприменим. Если же для нормального питания и роста клетки и здесь необходимо минимальное количество определенных органических соединений, относимых в настоящее время к витаминам, как это следует, напр., из данных Шопфера (Schorfer), Бургеффа (Burgeff) и др., то эти вещества в большинстве случаев синтезируются самими растениями и, следовательно, должны быть отнесены в одну группу с типичными гормонами.

Еще более расплывчата, даже для животного царства, граница между гормонами и организаторами, или индукторами, понятие о которых введено в науку лишь в самое недавнее время и не успело еще в достаточной степени выкристаллизоваться. У растений вещества, обладающие всеми свойствами гормонов, несомненно, оказывают влияние и на морфогенетические процессы. Таким образом, здесь эти два понятия в значительной мере, а может быть, даже и вполне совпадают.

Из всего этого следует, что в настоящей работе, говоря о гормонах растений, мы будем применять этот термин в несколько более широком смысле, чем это принято в физиологии животных и человека, а именно будем включать в это понятие все вообще «химические регуляторы» жизненных явлений растительного организма, за исключением энзимов. Таким образом, употребляя укоренившийся в современной науке термин «фитогормон», мы не должны забывать, что в него вкладывается несколько иное содержание, чем в термин «гормон»¹⁾.

Термин «гормон» сравнительно недавнего происхождения: он был предложен в 1905 г. Старлингом (Starling 1905) и произведен от греческого слова *ὄρμη*, что значит «возбуждаю, двигаю». Однако, существование в организме особого рода «возбуждающих» веществ, способ их образования и характер действия в основных чертах были установлены значительно раньше. Открытие и исследование их связаны с развитием учения о так называемой внутренней секреции у животных. Исходной точкой этих исследований послужил давно известный факт, что развитие вторичных половых признаков (напр., гребня, шпор и хвостового оперения у петуха) каким-то образом связано с деятельностью половых желез. Бертольд (A. A. Berthold) уже в 1849 г. путем опытов с пересадкой семенников у петуха показал, что эта связь осуществляется не через нервную систему, а через кровь, и высказал предположение, что из семенников выделяются какие-то вещества, передающие их влияние в другие

¹⁾ Свойственная понятию «фитогормон» некоторая расплывчатость приводит к тому, что в физиологии растений наряду с этим термином для обозначения тех же физиологически-активных соединений часто применяют и другие термины, еще менее поддающиеся точному определению: *Reizstoff*, *Wirkstoff*, *accessory substance* и т. п. Дальнейшее изучение химизма и физиологического действия фитогормонов позволит, несомненно, внести в это понятие большую ясность и определенность.

части тела. В 1855 г. Клод Бернар (Claude Bernard), изучая роль печени в образовании сахара крови, обнаружил, что этот орган выделяет специфическое вещество, поступающее в кровь и регулирующее ее химический состав, и ввел представление о «внутренней секреции» (*sécrétion interne*). Однако, главным основателем науки о внутренней секреции, или эндокринологии, считают обычно Броун-Секара (Brown-Séquard), который подробнее развил идею Клод Бернара и распространил ее на другие железистые органы. Всем железам организма, независимо от того, имеют они выводные протоки или нет, он приписывал способность выделять особые вещества, которые поступают в кровь и, проникая вместе с ней в различные отдаленные части тела, производят в них свойственное им специфическое действие. Он первый в 1889 г. экспериментально установил наличие и выяснил значение химической корреляции между различными органами, применяя экстракты из половых и других желез.

Последовавшие затем четыре десятилетия были периодом бурного развития эндокринологии животных, вскоре обособившейся в самостоятельную науку, изучающую строение и деятельность желез внутренней секреции, а также химические и физиологические свойства выделяемых ими специфических веществ. В настоящее время громадное значение гормонов в жизни животных и человека известно каждому, кто знаком с элементами современной физиологии. Мы знаем теперь, что взаимная обусловленность, или координация в развитии и функционировании отдельных частей организма, разнообразные проявления физиологических и биохимических корреляций между удаленными друг от друга органами представляют собой результат не одной только нервной регуляции жизненных процессов: не меньшее значение здесь имеет работа «химических вестников» — гормонов. Даже и нервная система во всей своей деятельности, вплоть до высших ее проявлений в форме психических процессов, направляется и регулируется этими необычайно активными веществами. Не преувеличивая, можно сказать, что жизнь любого животного организма, как целого, как сложной и изменчивой системы, все части которой более или менее полно координированы в своем развитии и в работе, возможна только до тех пор, пока в этом организме нормально функционирует его регулирующий аппарат, главную составную часть которого представляют гормоны.

В физиологию растений идея о существовании в организме специфических веществ с регуляторной функцией начала проникать довольно давно, во всяком случае раньше, чем были опубликованы привлекавшие всеобщее внимание опыты Броун-Секара. Однако, новые идеи долго не находили здесь благоприятной почвы для дальнейшего развития, и вопросы эндокринологии до недавнего времени разрабатывались почти исключительно на животных организмах. Заметный сдвиг в этом отношении произошел всего лишь 15 — 20 лет назад. Как мы вскоре увидим, это

было связано с успешной разработкой нового учения об ориентировочных движениях, или тропизмах высших растений, в основу которого была положена идея химической, гормональной регуляции роста. В истекшие с тех пор годы, особенно в течение последнего десятилетия, собран громадный фактический материал и накоплено много данных, говорящих за то, что в жизни растительного организма вещества типа гормонов играют не менее важную роль, чем в жизни животных.

Однако, раньше чем перейти к обзору этих новейших достижений нашей науки, необходимо вкратце остановиться на более раннем периоде развития интересующих нас проблем, на первых попытках подойти к объяснению различных физиологических явлений растительного организма, опираясь на идею специфических веществ с регуляторной функцией.

II

Мысль о существовании в растительном организме веществ, наделенных теми свойствами, которые в настоящее время приписываются гормонам и организаторам, впервые в отчетливой форме была высказана в 1887 г. одним из основателей современной физиологии растений — Юл. Саксом. В своей статье о влиянии ультрафиолетовых лучей на образование цветов, поясняя, что он понимает под «цветообразующими веществами», Сакс пишет: «Я допускаю, что в листьях возникают необычайно малые количества одной или различных субстанций (химических соединений), которые являются причиной того, что всем известным строительным материалам (белки, жиры, углеводы, пигменты и т. п.), притекая к точкам роста, принимают здесь форму цветов. Эти цветообразующие вещества могут подобно ферментам действовать на большие массы пластических субстанций, хотя сами они присутствуют в исчезающе-малых количествах». Специфические «органобразующие» вещества, по мнению Сакса, необходимы также для образования корней, стеблей и различных других органов растения.

Почти в то же самое время (в 1888 г.) независимо от Сакса сходные мысли высказывает известный голландский микробиолог М. Бейеринк (M. Beijerinck). Обсуждая причины образования цещидий (галл) на растениях, он указывает, что выделяемые насекомыми цещидиогенные вещества вызывают эффект, который не соответствует их действующей массе, и что поэтому им следует приписать энзиматическую природу. «Однако ясно,— говорит он дальше,— что другие важные свойства энзимов не дают нам права сравнивать их с цещидиогенными белковыми веществами. Эти последние имеют исключительно физиологическую функцию, и поэтому желательно обозначить их особым наименованием «ростовых энзимов» (Wuchsenzyme)». Бейеринк указывает также, что величина цещидий зависит от количества активной материи,

которую насекомое вводит в рану. Следовательно, хотя сходные явления можно наблюдать и у обыкновенных энзимов, ибо известно, что, напр., диастаз и пепсин могут гидролизировать только ограниченные количества крахмала и белков, однако действие ростовых энзимов, по мнению Бейеринка, нужно объяснять иначе. А именно, можно допустить, говорит он, что цецидиогенная субстанция побуждает определенную часть протоплазмы растения к ускоренному росту, при чем сама эта субстанция функционирует как обыкновенное питательное вещество, т. е. расходуется, но в основном рост происходит на счет питательных веществ материнского растения.

Возвращаясь еще раз к этому вопросу в заключительной части своей работы, Бейеринк ясно формулирует мысль, что и в нормальном развитии растения «ростовые энзимы» должны играть решающую роль. «Весьма значительная физиологическая и анатомическая аналогия, существующая между цецидиями и нормальными органами, — говорит он, — заставляет нас думать, что такие несходные на первый взгляд образования возникают вследствие действия одинаковых сил. Отношения между вегетационной верхушкой и листом, который на ней образуется, ничем не отличаются от отношений, существующих между молодым листом и развивающейся на нем цецидией. Если ростовые энзимы действуют на цецидиогенную протоплазму, то то же самое должно иметь место и тогда, когда из меристемы возникает зачаток листа; только в этом последнем случае ростовой энзим, конечно, есть продукт самой растительной протоплазмы, а в первом — его вносит в протоплазму растения животное».

Мы видим, что Сакс и в особенности Бейеринк почти столетия назад с максимальной ясностью высказывают идею химической регуляции морфогенетических процессов у растения, при чем оба они приписывают действующим при этом гипотетическим веществам свойства гормонов в современном понимании этого слова. Позднее, когда опыты Броун-Секара дали толчок к ряду новых исследований, обнаруживших широкое распространение и громадное значение внутренней секреции в организме животных, вопрос о гормональных явлениях в растительном организме все чаще и чаще возникал перед исследователями, работавшими в различных отделах физиологии растений. Так, в 1905 г. бельгийский ботаник Лео Эррера (L. Errera) остановил свое внимание на корреляциях между главной осью и боковыми ветвями хвойных деревьев и некоторых других растений. Если у молодой ели, сосны или пихты отрезать верхушку, то одна из ближайших к ней боковых ветвей вскоре поднимается, образуя геотропический изгиб, и с течением времени, выпрямившись, вполне заменяет отсутствующую главную ось. У араукарии после удаления верхушки наблюдается не поднятие боковых ветвей, а развитие почек на ниже лежащем участке ствола, при чем один из вновь образовавшихся побегов, направляясь прямо вверх, также берет

на себя функцию главной оси. В некоторых случаях тот же результат получается и после кольцевания верхушечной части ствола, т. е. удаления кольцеобразного участка коры, без повреждения древесины.

Аналогичные явления у корней были описаны еще Ч. Дарвином (Ch. Darwin 1880), а затем подробнее изучены В. Бруком (W. Bruck 1904).

Основываясь на всех этих данных, Эррера высказывает мысль, что из верхушки стебля и корня, вдоль главной оси распространяются какие-то «тормозящие возбуждения каталитической природы» (*des excitations inhibitoires de nature catalysatrice*). С удалением верхушки такое ее действие на ниже лежащие части прекращается; это и является причиной изменений в росте боковых ветвей или пробуждения спящих почек. По мнению Эррера, наиболее вероятное предположение относительно природы «тормозящих возбуждений» заключается в том, что верхушки стебля или корня (как и различные другие части тела растения) выделяют «внутренние секреты» (*des sécrétions internes*), которые распространяют свое влияние на весь организм.

Бейлисс и Старлинг (Bayliss and Starling 1906), ссылаясь на цитированные нами высказывания Сакса и Эррера, присоединяются к выводу, что в растительном организме корреляции между отдельными его частями обуславливаются распространением и влиянием химических соединений типа гормонов. В пользу этого предположения, по их мнению, особенно говорит необычайная медленность большинства физиологических реакций у растений. «Там, где на выполнение известной реакции затрачиваются минуты, часы или даже дни,— говорят Бейлисс и Старлинг,— связь между органами можно рассматривать как химическую».

Среди этих первых работ, подготовлявших почву для развития будущей эндокринологии растений, следует отметить также исследования немецкого физиолога Фиттинга (Fitting 1909—1910). Изучая изменения, которые происходят в цветах орхидей после их опыления, он пришел к выводу, что целый ряд так называемых постфлорационных явлений, напр., разрастание рыльца и завязи, утолщение гиностемия, т. е. органа, образовавшегося путем слияния столбика с тычиночной нитью, изменение окраски околоцветника, а во многих случаях и продолжительность его жизни,— зависят от влияния на репродуктивные органы этих растений особого вещества, находящегося в поллиниях, а также выделяющегося из пыльцевых трубок во время их роста. Дальнейшие исследования Фиттинга показали, что в поллиниях это вещество находится не в пыльцевых зернах, а в клетках субстанции, соединяющей тетрады пыльцы. Выяснилось также, что оно легко растворяется в воде и спирте и не разрушается при нагревании до 100° С. Мертвая пыльца оказывает такое же действие, как и живая. Концентрация действующего начала в пол-

линиях очень незначительна, следовательно, физиологическая активность его, наоборот, весьма высока. Все это указывало, что найденное Фиттингом вещество имеет свойства гормонов и влияет на определенные морфогенетические процессы, как химический их регулятор.

С этой именно точки зрения Фиттинг и подошел к изученным им явлениям. Он первый предложил ввести термин «гормоны» в физиологию растений для обозначения тех веществ, которые функционально сходны с гормонами животного организма. По его мнению, однако, гормонами следовало бы называть здесь только те «стимулирующие вещества» (Reizstoffe), которые влияют на процессы развития растительного организма. С этим ограничением едва ли, конечно, можно согласиться, так как, с одной стороны, в физиологии животных термин «гормон» с самого начала применялся в гораздо более широком смысле, который он сохранил и до сих пор, а с другой, как мы уже видели, есть основания при распространении этого понятия на растительные организмы не суживать, а наоборот, несколько расширить его объем.

Во втором десятилетии нашего века мы все чаще встречаемся с попытками отдельных ботаников-физиологов применить идеи эндокринологии к объяснению тех или иных жизненных явлений растительного организма. Так, Нелюбов (1914) в своей монографии о качественных изменениях геотропизма, присоединяясь к взглядам Эррера, отмечает ценность гормональной гипотезы для понимания физиологических взаимоотношений главной и боковых осей растения. Знаменитый американский физиолог Дж. Лёб (J. Loeb) в 1917 г. выдвинул гипотезу, что листья обладают способностью выделять стеблеобразующие и корнеобразующие вещества, или гормоны, при чем первые направляются к верхушке, а вторые к основанию стебля. Геотропический изгиб горизонтально расположенного стебля по Лёбу можно объяснить тем, что в нижней части его скопляется особое стимулирующее рост вещество. Таким образом, Лёб разделяет идею Сакса о существовании специфических оргоанообразующих веществ, которым он также приписывает свойства гормонов.

В 1918 г. автор этой книги (Холодный 1918) высказал мысль, что меристема точки роста корня представляет собой орган внутренней секреции, непрерывно посылающий в расположенную выше зону вытягивания гормон, который сообщает этой части корня способность реагировать изгибом на действие силы тяжести.

Следует отметить, что аналогичную мысль в применении к наземным органам молодых проростков и к фототропическим движениям мы встречаем уже у Ч. Дарвина (1880), что, к сожалению, до последнего времени оставалось неизвестным или было забыто и на чем мы впоследствии остановимся подробнее.

Все эти высказанные на протяжении тридцати с лишним лет

идей и гипотезы, как ни мало они были подкреплены фактами, все же сыграли положительную роль в истории учения о растительных гормонах. Они ставили конкретные вопросы, доступные экспериментальному разрешению, и с течением времени действительно послужили исходной точкой ряда исследований, значительно расширивших наши знания по эндокринологии растений.

Однако, первые серьезные успехи в этой области были достигнуты вне всякой связи с отмеченными нами до сих пор работами, благодаря исследованиям выдающегося немецкого ботаника Габерляндта и его школы (1913—1923) по физиологии клеточных делений. На основании ряда опытов, с которыми мы познакомимся в следующей главе, Габерляндт пришел к выводу, что существуют специальные вещества, вызывающие деление клеток у растений. Уже в первой своей работе, 1913 г., он высказывает мысль, что эти вещества, вероятно, придется поставить рядом с гормонами животного организма; позже он склонялся к мысли, что их скорее следует отнести к ферментам, и только в 1921 г. окончательно останавливается на термине *Zellteilungshormon* (гормон клеточных делений). Тогда же он высказал предположение о существовании особых «раневых гормонов» (*Wundhormone*), выделяемых поврежденными клетками.

Исследования Габерляндта вводят нас в современный период истории вопроса о растительных гормонах, период усиленной разработки этого нового отдела физиологии растений, который с каждым годом привлекает к себе внимание все большего и большего числа исследователей. Отметим вкратце главнейшие этапы в развитии этих проблем, более детально ознакомлению с которыми будут посвящены дальнейшие помещенные здесь очерки.

Сильнейший толчок к развитию учения о гормональных явлениях растительного организма был дан исследованиями над фототропизмом и геотропизмом. Как известно, Ч. Дарвин еще в 1880 г. установил замечательный факт пространственного разграничения сенсорной и моторной функций в различных органах проростков многих растений. Так, напр., он показал, что корни проростков, приведенных в горизонтальное положение, воспринимают действие силы тяжести (геоиндукцию) только верхушкой, длина которой не превышает 2 мм. Между тем двигательная реакция, в форме ростового изгиба, происходит в выше лежащем участке, в так называемой зоне вытягивания, которая не обладает геотропической чувствительностью. Такое же разделение функций по отношению к действию одностороннего освещения Дарвин наблюдал у колеоптилей злаков, эпикотилей вики и других бобовых, гипокотилей капусты и ряда других объектов. У овса, например, фототропической «чувствительностью», по Дарвину, обладает только кончик колеоптиля длиной около 1,5 мм, тогда как изгиб в сторону света распространяется на всю зону роста, длина которой измеряется несколькими сантиметрами.

Эти наблюдения привели Дарвина к выводу, что во всех таких случаях из верхушки органа по направлению к основной его части передается некоторый стимул, который и вызывает в клетках растущей зоны неравномерный рост, являющийся причиной тропического изгиба.

Факт передачи раздражения, или возбуждения по растительным тканям был совершенной новостью для того времени и противоречил установившимся взглядам на тропизмы. Выводы, сделанные Дарвином из его опытов, встретили резкую оппозицию со стороны ряда выдающихся физиологов (Визнер, Сакс и др.¹). Поэтому, вероятно, осталось незамеченным предположение, высказанное этим проницательным наблюдателем и глубоким мыслителем относительно природы открытого им явления передачи на расстояние фототропического раздражения. По его мнению, этот факт говорит за наличие в верхней части чувствительного к свету органа какого-то вещества, которое, распространяясь вдоль органа в его нижнюю часть, передает туда возбуждающее действие света²). Понадобился целый ряд новых исследований, среди которых особенно нужно отметить работы Ротерта (1893), Фиттинга (1907), Бойсен-Иенсена (Boysen Jensen 1910—1911) и Пааля (Paál 1918), для того, чтобы мысль, высказанная великим биологом еще в 1880 г., нашла, наконец, дорогу в сознание исследователей, изучавших тропические движения растений. При этом, однако, она была воспринята ими как нечто новое, никому раньше не приходившее в голову. Что приоритет Дарвина в этом вопросе остается и до сих пор совершенно неизвестным, видно хотя бы из недавно опубликованной монографии Бойсен-Иенсена (1935) о гормоне роста. Начиная свое изложение с краткого описания опытов, которые привели Дарвина к выводу о локализации чувствительности к свету в верхушке колеоптиля и о передаче фототропического раздражения отсюда в зону роста, автор нигде не упоминает о том, как Дарвин представлял себе механизм этой передачи. Единственное цитированное Бойсен-Иенсеном место из работы Дарвина содержит только указание на то, что из верхней части колеоптиля *Phalaris* в нижнюю передается «некоторое влияние». Между тем эта цитата заимствована из той же главы, где несколькими страницами дальше Дарвин говорит о веществе, выделяемом верхушкой колеоптиля и переносящем действие света в нижнюю часть органа.

Дальнейшую историю этого вопроса Бойсен-Иенсен излагает так, что у читателя невольно должно составить представление,

¹) Подробнее об этом см. в моей статье «Ч. Дарвин і проблеми фітодинаміки», Журн. Інст. бот. АН УРСР, № 24, 1937, а также во ввводной статье к VIII тому Собрания сочинений Дарвина (Москва, Изд. АН СССР).

²) Ввиду важности этого места шпирюем его по подлиннику (Ch. Darwin 1880, p. 486): „These results seem to imply the presence of some matter in the upper part which is acted on by light, and which transmits its effects to the lower part“.

будто мысль о «материальной природе» передачи раздражения при фототропических изгибах впервые была высказана этим автором в 1911 г., что, однако, как мы видим, не соответствует действительности. Мы считаем необходимым отметить это для того, чтобы восстановить правильную историческую перспективу. Современная гормональная теория тропизмов, созданная усилиями целого ряда исследователей, по справедливости должна была бы носить имя того, чьи блестящие открытия в физиологии движений растительного организма послужили для нее фундаментом и чьи идеи были верной руководящей нитью при всех позднейших исследованиях в этой области.

III

По каким основным линиям шла и идет в настоящее время разработка учения о растительных гормонах? Идея, высказанная уже Дж. Лёбом в 1917 г. и Паалем в 1918 г., о неравномерном распределении гормоноподобных веществ, как основной причине тропизмов, получила дальнейшее развитие в работах автора этой книги (1924 — 1926). Им же была предложена «гормональная гипотеза» для объяснения геотропических, фототропических и других движений растительного организма (1926 — 1927). Почти одновременно аналогичные идеи были выдвинуты и Ф. В. Вентом (F. W. Went 1926 — 1928). Экспериментальное обоснование гормональной гипотезы фототропизма было дано в работе этого последнего автора (F. W. Went 1928), за которой последовал ряд других исследований, главным образом из той же Утрехтской школы, значительно уточнивших и детализировавших новое учение о тропизмах.

Так как в основу этого учения была положена идея изменения скорости роста клеток под влиянием притока или оттока ростового гормона, то естественно было обратиться к изучению влияния, оказываемого этим веществом на рост различных органов растений. При этом был установлен замечательный факт, что одни и те же концентрации ростового гормона ускоряют рост стебля (или колеоптиля) и, наоборот, замедляют рост корня (Холодный 1926). Это дало возможность подойти к объяснению неодинаковой (по направлению) геотропической реакции этих органов. Вопрос о механизме действия гормона на растущую клетку, конечно, также привлекал и продолжает привлекать внимание многих исследователей (Сёдинг — Söding, Гейн — Heun и др.).

Наряду с этим большое число работ было посвящено изучению физических, химических и физиологических свойств ростового гормона, его распространению в растительном царстве, способу передвижения по растительным тканям и т. д. Был предпринят также ряд попыток выделить это вещество и ближе изучить его химическую природу. Эти опыты выяснили, между прочим,

что ростовое вещество не специфично в том смысле, что гормон, образуемый одним растением, действует и на многие другие, часто далеко отстоящие от первого в систематическом отношении; что распространяется он по живым тканям растительного тела большей частью полярно, т. е. в одном определенном направлении, и притом со скоростью, значительно превышающей скорость обычной диффузии. Удалось также приблизительно определить молекулярный вес ростового гормона высших растений и доказать, что он относится к органическим кислотам. Попутно были разработаны физиологические методы количественного определения этого вещества в растворах (Ф. В. Вент 1928).

Громадным шагом вперед было выяснение химической природы ростового гормона ¹⁾ — ауксина, которым мы обязаны блестящим работам Ф. Кёгля (F. Kögl). Этот талантливый исследователь обнаружил также существование другого ростового гормона — гетероауксина, распространенного у низших растений и оказавшегося тождественным с β -индолил-уксусной кислотой ²⁾. Это открытие имело особо важное значение, так как β -индолил-уксусную кислоту можно готовить синтетически. Понятно, какие огромные преимущества дала исследователю возможность широко пользоваться кристаллическим препаратом гормона: до тех пор применялись только экстракты и выделения из различных тканей и органов растений. Присутствие в них разнообразных посторонних примесей естественно должно было часто затемнять или искажать результаты опытов, поставленных с целью изучения свойств ростового гормона. Кроме того, теперь явилась возможность вводить в растения такие количества гормона и в таких концентрациях, какие раньше были совершенно недоступны физиологам, изучавшим гормональные явления растительного организма.

Все это привело к исключительно быстрому росту наших знаний о свойствах и физиологической роли ростовых гормонов. Выяснилось, что одно и то же вещество, напр. гетероауксин, может выполнять различные функции: при одних условиях он вызывает ускорение или замедление роста клеток в длину, при других — стимулирует клеточные деления, которые часто приводят к определенному морфогенетическому эффекту, напр., к образованию корней, к утолщению стебля или корня и т. п.; в некоторых случаях наблюдается изменение формы развивающихся листьев, их срастание и другие еще более сложные явления. Здесь особенно следует отметить работы Лайбаха (Laibach) и его школы, американских физиологов из Института Бойс-Томпсона (Циммерман — Zimmerman, Хичкок — Hitchcock, Уилкоксон — Wilcoxon), английского ботаника Сноу (Snow) и др.

¹⁾ Термин «ростовый гормон» (Wuchshormon) был предложен впервые Сёдингом в 1923 г.

²⁾ В недавно появившейся статье Лёфевр (J. Lefèvre 1938) указывает на довольно широкое распространение гетероауксина и у высших растений.

В этой области учение о фитогормонах впервые нашло себе серьезное практическое применение: оказалось возможным ускорять укоренение черенков у различных древесных пород, обрабатывая их растворами гетероауксина и некоторых других веществ, обладающих сходным физиологическим действием. С помощью этого метода в настоящее время удастся размножать черенками такие древесные породы, у которых до сих пор никакими другими способами не удавалось вызвать корнеобразование.

Открытие этого многообразия физиологических свойств одного и того же ростового гормона, которое можно назвать «физиологической поливалентностью», имело большое принципиальное значение. Оно заставляет нас в настоящее время пересмотреть вопрос о существовании специфического гормона клеточных делений и с новой точки зрения подойти к вопросу о роли «организаторов», или «органобразующих веществ» Сакса.

Следует отметить, что как раз эти взгляды Сакса в годы, непосредственно предшествовавшие открытиям Кёгля, нашли себе горячих сторонников в лице Буйена и Вента (R. Bouillenne et F. W. Went 1933), опубликовавших ряд данных о стимулировании корнеобразовательного процесса, которые были ими истолкованы как доказательство существования в растениях специфических «корнеобразующих веществ». Открытие физиологической поливалентности ростового гормона сделало эту гипотезу излишней.

Аналогичную судьбу испытали воззрения Сноу, который продолжил начатые еще Эррера исследования над тормозящим влиянием верхушечной почки на развитие боковых. Вначале Сноу разделял взгляды Эррера относительно существования специфических веществ, выделяемых точкой роста главной оси и задерживающих развитие боковых побегов. Затем, однако, им самим, а также Тиманном (Thimann), было установлено, что торможение развития этих побегов можно вызвать и у декапитированных растений, если вводить в главную ось через поверхность разреза ауксин или гетероауксин.

Отметим еще новейшие данные относительно образования ауксина в листьях на свету (Эвери — Avery, ван Овербек — van Overbeck и др.) и, наконец, ряд исследований, относящихся к вопросу о накоплении ростового и других гормонов в семенах, в частности в эндосперме, и о мобилизации этих запасов при прорастании (Холодный, Шандер — Schander, Лайбах, Дагис — Dagys и др.). Этот отдел современного учения о фитогормонах, по нашему мнению, является особенно важным, так как здесь перед нами открывается заманчивая перспектива воздействия на весь процесс развития растительного организма путем вмешательства в динамику гормональных явлений в самом начале онтогенеза.

Наконец, необходимо упомянуть о попытках ряда исследователей (Мошкoв, Чайлахян, Кайпер и Вирсум — Kuijper and Wiersum и др.) подойти с точки зрения учения о фитогормонах к явлениям

фотопериодизма и к более общей проблеме о причинах перехода растения из фазы вегетативного роста к заложению органов плодового размножения — цветов. Процессы роста и развития плодов в последнее время также усиленно изучаются с точки зрения участия в них гормональных веществ (Гагеман — Hagemann, Густафсон — Gustafson, Серейский и др.).

Таковы в самых кратких чертах главнейшие вехи в истории развития самой молодой отрасли физиологии растений — фитогормонологии — и те основные проблемы, около которых группируются многочисленные современные исследования в этой области.

Переходя к более детальному знакомству с тем, что сделано до последнего времени по отдельным затронутым здесь вопросам, мы не должны забывать, что будем иметь дело с такой отраслью знания, где все находится в периоде стремительного роста, где непрерывно накапливающийся фактический материал иногда позволяет уже наметить основные линии будущего развития, но далеко не всегда дает возможность сделать какие-либо окончательные выводы. Здесь много гипотез, и едва ли можно указать хотя бы одну достаточно хорошо обоснованную теорию, за исключением, пожалуй, гормональной теории тропизмов, которая уже более 10 лет успешно противостоит критике и в настоящее время является почти общепризнанной. При этих условиях трудно, конечно, придать нашему изложению характер синтеза разнообразных экспериментальных данных, связавши их определенной идеей и осветивши с теоретических высот каких-либо общих воззрений. В предлагаемых здесь очерках мы ставим перед собой более скромную задачу: познакомить читателя с современным положением некоторых узловых вопросов учения о фитогормонах и выяснить значение этого нового отдела физиологии для понимания явлений роста, движений, морфогенеза и развития растительного организма. Останавливаясь в первую очередь на фактических данных, мы уделим, конечно, некоторое внимание и различным, более или менее гипотетическим построениям, имея в виду, что формой развития естествознания, поскольку оно мыслит, является именно гипотеза¹⁾.

¹⁾ Энгельс, Ф. р., Диалектика природы. Москва, Партиздат, 1934, стр. 6.

ГЛАВА 2

ИССЛЕДОВАНИЯ ГАБЕРЛЯНДТА НАД ГОРМОНОМ КЛЕТОЧНЫХ ДЕЛЕНИЙ И РАНЕВЫМИ ГОРМОНАМИ

I

Основные работы Габерляндта по вопросу о причинах клеточных делений и о заживлении ран у растений относятся в 1913—1923 г.г. Однако, еще в 1902 г., культивируя на искусственных питательных растворах паренхимные клетки высших растений, изолированные из тканей листьев, Габерляндт сделал несколько наблюдений, ставших исходной точкой дальнейших его исследований. А именно, он установил, что такие клетки могут жить довольно долго (несколько недель) после отделения их от других гистологических элементов листа и при этом даже обнаруживают значительный прирост. Так, напр., клетки палисадной паренхимы листьев *Lamium rugricum* в его опытах увеличивали свой объем в 11 раз. Однако, несмотря на такое солидное увеличение размеров, свидетельствовавшее о хорошем питании, ни эти клетки, ни другие, с которыми имел дело Габерляндт, никогда не делились. Невольно возникал вопрос о причинах этого явления, и Габерляндт поставил своей задачей выяснить, какие условия необходимы для того, чтобы изолированные клетки начали делиться. Исходя из упомянутой в предыдущей главе гипотезы Бейеринка о существовании в растениях «ростовых энзимов», он высказал предположение, что «в условиях нормального роста из определенных органов, тканей или клеток растения исходят химические раздражения, которые играют важную, быть может, даже решающую роль в процессах деления клеток» (Haberlandt 1902).

Свои исследования в этом направлении Габерляндт начал, однако, не с изолированных клеток, а с клеточных комплексов различной величины. Первым его объектом были клетки накопительной паренхимы картофельного клубня, которые для намеченных им опытов представлялись особенно пригодными, так как, во-первых, они располагают достаточным запасом питательных веществ, а во-вторых, как известно, обладают способностью делиться, образуя так называемую раневую пробку. Нарезавши из клубня на микротоме пластинки толщиной в 0,25—0,5 мм и об-

мывши их водопроводной водой, Габерляндт делил их затем скальпелем на более мелкие пластиночки прямоугольной формы, имевшие обычно в длину и ширину от 1 до 5 мм, и эти последние размещал на поверхности стекла во влажной камере. Такие пластиночки, по большей части, состояли из накапливающей паренхимы, кое-где пронизанной тончайшими отрезками сосудистых пучков, полных или только лубовых. Центральная часть сердцевинной паренхимы клубня, имеющая в диаметре от 1,0 до 1,5 см, как правило, не содержит пучков; поэтому приготовленные из нее срезы состояли из одной только крахмалоносной паренхимы.

Уже первые опыты обнаружили интересную разницу между пластинками с пучками и без пучков. Срезы без пучков или с очень короткими участками их, пересекавшими пластинку поперек, дней через пять, самое большее через неделю, оказывались уже мертвыми. Клетки их легко отделялись одна от другой, растворения крахмала и клеточных делений нельзя было заметить, побурения ткани также не наблюдалось. Совсем иную картину представляли срезы с более длинными отрезками пучков, проходившими по длине или по ширине пластинки. Здесь только на расстоянии 1—2 мм от лубяных пучков клетки паренхимы оставались бесцветными и отмирали. Ближе к пучкам они по большей части приобретали бурый оттенок, были тесно соединены одна с другой и имели густую протоплазму с многочисленными тяжами. В них часто можно было видеть и перегородки, возникшие путем деления в плоскости, параллельной поверхности среза. Местами вся паренхима иногда превращалась во вторичную меристему, которая с течением времени давала раневую пробку.

Следует отметить, что такая картина наблюдалась только на более тонких срезах. Более толстые пластинки, состоявшие из 3—4 слоев клеток, даже в тех случаях, когда в них не было пучков, обнаруживали побурение и опробковение оболочек у периферических клеток и растворение крахмала; иногда в различных местах наблюдались одиночные делящиеся клетки. В еще более крупных участках беспучковой паренхимы, вырезанных из средней части клубня в форме кубиков и содержавших от 3 до 10 тысяч клеток, под поверхностями срезов почти в каждой клетке можно было наблюдать 1—2, а иногда и 3 деления.

Такую же зависимость клеточных делений от фрагментов проводящих пучков Габерляндт констатировал в своих опытах с пластинками, вырезанными из коры картофельного клубня. Однако, и здесь в более толстых участках клетки паренхимы делились и тогда, когда в этих участках совсем не было пучков. Наблюдения над вырезанными из коры пластинками и кубиками показали также, что перидерма (с феллогеном) не может заменить в этом отношении проводящих пучков, т. е. не способствует делению клеток запасной паренхимы, хотя в ее присутствии значительно усиливается осахаривание крахмала.

Возникает вопрос, нельзя ли объяснить описанные факты тем, что клетки запасной паренхимы неодинаковы по своим внутренним свойствам, т. е., что клетки, расположенные ближе к проводящим пучкам, имеют большую наклонность к делениям, чем другие, дальше от них отстоящие. Габерляндт рядом опытов и наблюдений, на которых мы тут не будем останавливаться, показывает, что это предположение нужно отбросить. В конце концов, он приходит к выводу, что в маленьких фрагментах картофельного клубня клетки могут делиться только в том случае, если на них кроме раздражения от раны (Wundreiz) действует еще какое-то другое раздражение, исходящее из сосудистых пучков. Тот факт, что неполные лубовые пучки оказывают такое же влияние, как и полные, состоящие из флоэмы и ксилемы, говорит за то, что главную роль здесь играет именно лептом пучка.

Какова же природа этого последнего раздражения? Дальнейшие опыты привели Габерляндта к выводу, что из лептома пучков, повидимому, диффундирует какое-то вещество, побуждающее клетки делиться. Приготовивши из центральной беспучковой части клубня пластинки толщиной от 0,3 до 0,5 мм, а длиной и шириной от 2 до 5 мм, он приклеивал их тоненьким слоем 2% агара к другим пластинкам, вырезанным в тангентальном направлении из богатой пучками периферической части клубня, и затем помещал эти склеенные из двух разнородных частей пластинки во влажную камеру. Через неделю при микроскопическом исследовании можно было видеть, что во многих беспучковых пластинках, на стороне их, обращенной к другой пластинке, с пучками, клетки крахмалоносной паренхимы начинали делиться. В контрольных опытах с беспучковыми пластинками, положенными просто на слой агара, клеточных делений совсем не наблюдалось.

По мнению Габерляндта, гипотетическое вещество, вызывающее деление клеток, образуется, по всей вероятности, в сопровождающих клетках луба, которые своим строением (густая протоплазма, большие ядра) напоминают клетки секреторных органов растений. «Возможно,— говорит Габерляндт,— что здесь образуются и другие ростовые энзимы, или гормоны».

На первый взгляд, изложенной гипотезе Габерляндта противоречит тот факт, что в более крупных пластинках клетки делятся даже в тех случаях, когда там нет никаких пучков. Габерляндт высказывает мысль, что каждая паренхимная клетка клубня содержит некоторый небольшой запас гормона, вызывающего клеточные деления. Чем больше пластинки, тем больше, очевидно, и общее количество содержащегося в ней гормона. Клетки, находящиеся возле пораненных поверхностей, под влиянием ранения поглощают запас гормона из всех других клеток пластинки и благодаря этому в конце концов приобретают способность делиться.

Выводы, сделанные Габерляндтом впервые из его опытов с

картофельными клубнями, имеют безусловно гораздо более широкое значение и до известной степени могут быть обобщены. За это говорят дальнейшие его исследования, над другими растительными объектами. Вырезая кусочки различной величины из разных частей стебля *Sedum spectabile* и *Althaea rosea*, а также из клубня кольраби (*Brassica oleracea gongyloides*) и культивируя их в тех же условиях, как и пластинки картофеля, Габерляндт установил, что у всех этих растений клеточные деления в пораненных тканях наблюдаются лишь там, где есть проводящие пучки. И здесь точно так же ясно обнаруживалось особое значение лептома.

Ученик Габерляндта Лямпрехт (Lamprecht 1918) поставил такие же опыты с листьями некоторых растений: *Peperomia* (сем. Piperaceae), *Bryophyllum*, *Kalanchoe*, *Crassula* (сем. Crassulaceae). Если вырезать из мясистых пластинок этих растений небольшие кусочки и культивировать их на свету во влажной камере, напр., вставивши одним концом в пропитанный водою песок, то через некоторое время клетки мезофилла возле пораненных поверхностей начинают делиться, образуя защитный слой пробки. Лямпрехт заметил, что перегородок появляется больше в тех местах, где недалеко от поверхности разреза проходит проводящий пучок. Но особенно ясно можно наблюдать влияние пучка, разрезавши кусочек листа в тангентальном направлении на две части так, чтобы одна из них состояла только из мезофилла и эпидермиса, а другая содержала кроме того еще все пучки, что легко удается сделать, благодаря значительной толщине листьев всех названных растений. В таких случаях клетки делятся лишь там, где есть пучки, а в беспучковых участках листовой мякоти, даже если они имеют сравнительно крупные размеры, клеточные деления совсем отсутствуют. Однако, и в этих участках можно вызвать деления; для этого достаточно снова приложить обе половинки кусочка одну к другой и в таком виде их и культивировать. При этом в беспучковом участке прежде всего начинают делиться те клетки паренхимы, которые расположены возле проводящих пучков. Таким образом, и здесь влияние пучка передается через пространство между двумя пораненными поверхностями, т. е., по всей вероятности, путем диффузии какого-то вещества.

Если тангентальные срезы делать так, чтобы поверхность разреза в одних случаях проходила ближе к верхнему эпидермису, а в других — к нижнему, по одну или по другую сторону пучков, то в первом случае ближе к поверхности ранения будет находиться, очевидно, ксилема, а во втором — флоэма. Прикладывая к беспучковым участкам паренхимы такие неодинаково приготовленные кусочки листа с пучками, Лямпрехт убедился, что большее количество клеточных делений в беспучковой половине вызывали те кусочки, которые были обращены к поверхности контакта своими лептомными элементами.

Некоторый шаг вперед по сравнению с исследованиями Габерляндта представляют опыты Лямпрехта с трансплантацией. Он вырезал из листа, большей частью с нижней его стороны, небольшие кусочки в форме пластинки, постепенно утончавшейся к краям и состоявшей только из паренхимы и эпидермиса, без пучков. На другом листе Лямпрехт делал небольшие углубления, по форме и размерам вполне отвечавшие приготовленным пластинкам, и в них помещал эти последние. Трансплантаты закреплялись здесь при помощи расплавленного парафина. Оказалось, что деление клеток, образование каллюса и раневой пробки, а иногда и частичное срастание трансплантированного среза с листом другого растения наблюдаются даже в тех случаях, когда это растение принадлежит к другому виду или даже к другому роду. Например, кусочки, вырезанные из листьев *Bryophyllum*, хорошо приживались на листьях *Kalanchoe*, и наоборот. Таким образом был установлен интересный факт, что вещество, вызывающее деления клеток, не специфично и действует не только между родственными видами, но даже и между близкими родами растений.

Главный вывод из всех этих опытов заключается, как указывает Габерляндт в одной из своих дальнейших работ (Haberlandt 1922), в том, что «у исследованных растений клеточные деления, приводящие к образованию раневой пробки, происходят почти исключительно в тех случаях, когда к раздражению от раны присоединяется действие выделяемого лептомом сосудистых пучков стимулирующего вещества (Reizstoff), или гормона клеточных делений (Zellteilungshormon)».

II

В начале этой главы мы уже упоминали о том, что Габерляндт поставил своей задачей выяснить, почему не делятся изолированные клетки растений. Все только что описанные опыты его вызвали мысль, что основной причиной этого является недостаточная концентрация того вещества, которое вызывает клеточные деления (Zellteilungshormon). Отсюда естественно было сделать вывод, что увеличивши концентрацию этого вещества, можно заставить клетку делиться. Чтобы увеличить концентрацию веществ, растворенных в клеточном соку или в протоплазме, достаточно извлечь из клетки часть воды, например, путем плазмолиза.

Исходя из таких соображений, Габерляндт (1919 а, 1919 б, 1920) поставил ряд опытов с плазмолизом. Ему действительно удалось найти несколько объектов, у которых после долговременного пребывания в крепких растворах виноградного сахара (0,5 н — 1,0 н) наблюдались картины деления плазмолизированных протопластов с образованием целлюлезных перегородок. Такие результаты давали волоски *Coleus Rehneltianus*, клетки эпидер-

миса наружной стороны чешуек луковичы *Allium* сера, зубчики листьев *Elodea densa* и некоторые другие. Процесс деления большей частью проходил нетипично в том смысле, что ядро не принимало непосредственного участия в образовании новой перегородки, как при нормальном делении клеток. В большинстве случаев оно само при этом совсем и не делилось. Впрочем, иногда в ядрах плазмодизированных клеток вместо обычной тонкозернистой структуры наблюдалось грубозернистое строение и даже слияние отдельных зерен в хромозомоподобные образования, что, по Габерляндту, можно рассматривать, как некоторый намек на подготовку к митозу.

Габерляндт отмечает, что эти явления можно объяснять различно. Однако, по его мнению, причину деления плазмодизированных клеток едва ли следует искать в механическом их повреждении при плазмолизе. Против этого говорит тот факт, что клетки, которые были погружены в плазмодизирующий раствор на короткое время, обычно не делятся. Наиболее вероятным автор считает предположение, что непосредственной причиной делений является увеличение концентрации некоторого вещества (*Zellteilungshormon*), растворенного в клеточном соку или в протоплазме.

В то время когда Габерляндт заканчивал свои опыты с плазмодизмом, у него еще не созрела идея «раневых гормонов», развитая им в дальнейших исследованиях. С точки зрения этих более поздних его взглядов представляется все же весьма вероятным, что главной причиной клеточных делений при продолжительном плазмолизе было именно повреждение протоплазмы и связанное с ним новообразование веществ типа «раневых гормонов». Отрицательные результаты опытов с кратковременным плазмодизмом еще не дают оснований отбросить эту гипотезу, так как естественно допустить, что количество образовавшегося в клетке раневого вещества должно зависеть как от интенсивности повреждения, так и от продолжительности его воздействия. Подобные мысли высказывает и сам Габерляндт в дальнейших своих работах, к которым мы теперь и перейдем.

Как уже было упомянуто, по Габерляндту неизменным условием клеточных делений в постоянных тканях является взаимодействие вещества, выделяемого из лептома пучков (лептогормон, или *Zellteilungshormon*), с раздражением от раны. Возникает вопрос о природе этого последнего фактора — раневого раздражения.

Поранение живой растительной ткани вызывает, как известно, в клетках, граничащих с поврежденными, ряд реакций: перемещение ядра, гуммозис, изменения в ферментативном аппарате и, наконец, деление клеток, которое приводит обычно к образованию так называемой раневой пробки (Brieger 1924). Этому последнему явлению всегда уделялось особенно много внимания и с морфологической точки зрения оно изучено довольно подробно.

Что же касается физиологии заживления ран у растений и, в частности, вопроса о внутренних причинах образования пробки возле пораненных мест, то в этом отношении наши знания до последнего времени были крайне скудны. У многих исследователей (Визнер — Wiesner 1892, Габерляндт 1902, Йост — Jost 1904, Кюстер — Küster 1916) мы встречаем мысль, что основную причину деления клеток постоянных тканей, наблюдаемого в результате ранений, нужно искать, по всей вероятности, в действии веществ, выделяемых поврежденными клетками. Первая попытка подтвердить эту гипотезу экспериментально, была предпринята Габерляндтом (1921 а, б).

Объектами новых опытов Габерляндта были те же растения, с которыми он и его сотрудники работали уже раньше: клубни кольраби и картофеля, листья Crassulaceae и, наконец, волоски и клетки эпидермиса Coleus, Pelargonium, Saintpaulia и некоторых других растений. Из клубней Габерляндт прежде всего вырезал несколько поперечных ломтиков, толщиной от 1 до 2 см. Обычно из каждого объекта он готовил три ломтика; в других опытах один ломтик он разрезал на три одинаковых сектора. Потом два из этих ломтиков (или, соответственно, два сектора) промывал от 5 до 20 минут под струей водопроводной воды, после чего покрывал один из них тоненьким слоем измельченных путем растирания в ступке тканей из остатков опытного объекта. Третий ломтик (или третий сектор) сохранялся в качестве контрольного.

Все три ломтика или сектора, приготовленные из одного объекта, помещались на поверхность увлажненной фильтровальной бумаги в стеклянной чашечке с крышечкой. Здесь они находились, самое большее, 2—3 недели, при 16—18°C, а затем их исследовали под микроскопом.

Габерляндт указывает, что он пользовался «обычными приемами», чтобы по возможности избежать образования на непромытых или покрытых тканевой кашицей поверхностях ранений продуктов жизнедеятельности бактерий, и что хотя ему не удалось совсем предотвратить развитие этих последних, все же они никогда не развивались на его препаратах в заметном количестве. Вообще, по Габерляндту, деятельность бактерий совсем не отражается на делениях клеток при образовании каллюса и раневой пробки. За это говорит, по его мнению, уже тот известный факт, что многочисленные деления наблюдаются и внутри растительных органов, возле очагов некроза, в таких условиях, которые совершенно исключают возможность развития бактерий.

Если, однако, даже допустить, что при внутренних некрозах бактерии совершенно отсутствуют в пораженных тканях (что, по видимому, не всегда верно), то отсюда еще не следует, что они не играют никакой роли и при поверхностных ранениях. Позднейшими исследованиями было установлено, что жизнедеятельность самых разнообразных микроорганизмов часто сопровождается выделением веществ, обладающих свойствами гормонов и влия-

ющих как на рост клеток высших растений, так и на процессы деления их. Приходится пожалеть, что Габерляндт не поставил хотя бы часть своих опытов в строго стерильных условиях.

Перейдем к результатам, полученным Габерляндтом при этих его исследованиях. Опыты с пластинками из клубней кольраби показали, что под промытыми раневыми поверхностями клеточных делений наблюдается значительно меньше или они, по крайней мере, появляются в меньшем числе слоев паренхимы, чем под непромытыми поверхностями. Если же промытая поверхность пластинки была покрыта тоненьким слоем тканевой кашицы, приготовленной из клубня этого растения, то под ней возникали столь же, а иногда даже еще более многочисленные деления, чем под непромытыми раневыми поверхностями. На рис. 1 мы видим результат одного из типичных опытов.

По мнению Габерляндта, эти опыты доказывают, что продукты химических изменений, происходящих в убитых или поврежденных клетках, действуют как гормоны делений (*Teilungshormone*).

Любопытно, что в пластинках кольраби, покрытых сверху кашицей, приготовленной путем растирания картофельного клубня, клеточные деления наблюдались не чаще, чем под промытыми поверхностями (см. рис. 1, D). Отсюда Габерляндт делает вывод, что образующиеся в убитых и поврежденных клетках вещества (гормоны) обладают известной видовой специфичностью.

Окончательно удалить все остатки протоплазмы из перерезанных клеток путем одного промывания, конечно, невозможно. Кроме того, в момент перерезывания тканей часть клеточного сока вместе с небольшими кусочками протоплазмы проникает в силу капиллярности в межклеточные пространства. Этим Габерляндт объясняет тот факт, что и под промытыми раневыми поверхностями клетки все таки делятся.

Габерляндт обращает также внимание на неодинаковое развитие «каллисовых пузырьков», т. е. крупных выступающих наружу клеток на промытых и непромытых поверхностях пластинок кольраби: на первых они не так многочисленны, имеют меньшие размеры и более простое строение. Однако, и тонкий слой тканевой кашицы также задерживает их развитие (см. рис. 1, C). Отсюда, по мнению Габерляндта, следует заключить, что образование каллисовых пузырьков зависит от раневых гормонов, но что избыток этих веществ вызывает «перераздражение» (*Ueberreizung*), задерживающее разрастание клеток в пузырьки.

Опыты Габерляндта с клубнями картофеля не дали таких отчетливых результатов: по большей части разницы между промытыми и непромытыми пластинками нельзя было заметить, и образование раневой пробки в обоих случаях происходило одинаково. Только у одного сорта (*Gratiola*) Габерляндт наблюдал явления, сходные с теми, которые он описал для кольраби.

Объяснить, почему именно некоторые сорта и клубни картофеля совсем не реагируют на промывание, по мнению Габерляндта, можно тем, что они обладают слишком высокой чувствительностью к раневым гормонам и что поэтому даже уменьшенное промыванием количество этих веществ вызывает здесь максимальную реакцию и нормальное образование пробки.

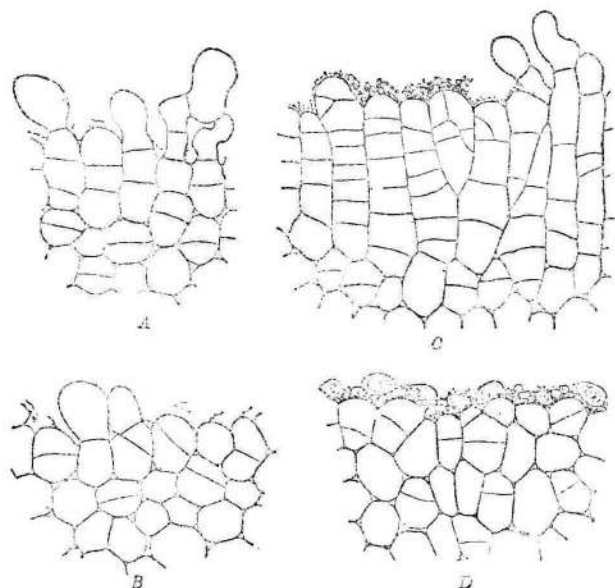


Рис. 1. Деление клеток под раневыми поверхностями четырех секторов пластинки, вырезанной из клубня кольраби. А — раневая поверхность не обмыта; В — раневая поверхность обмыта водой; С — раневая поверхность обмыта и покрыта кашицей из клубня кольраби; D — раневая поверхность обмыта и покрыта кашицей из клубня картофеля. По Габерляндту.

Особенно интересны результаты опытов Габерляндта с листьями Crassulaceae: *Sempervivum*, *Sedum*, *Echeveria*, *Bryophyllum* и др. Здесь наряду с обычным приемом — разрезывания листовой пластинки, промывания раневых поверхностей и т. д. — был применен еще метод разрывов. Он заключался в том, что около верхушки отрезанного листа бритвой делался продольный надрез длиной около 1,5 мм, после чего лист осторожно разрывали на две половинки, начиная от этого надреза. Благодаря рыхлому строению мезофилла при этом почти всегда получались ровные сухие поверхности разрыва, без всякого повреждения клеток паренхимы мякоти листа: разъединение их происходило по межклетным пространствам и по межклетным пластинкам, и только в эпидермисе имели место также разрывы отдельных клеток. За-

тем одну из половинок оставляли для контроля без всякой дальнейшей обработки, а на другой — параллельно поверхности разрыва и возле нее бритвой делали разрез. После этого обе половинки листа помещались во влажную камеру и через 5—8 дней исследовались под микроскопом.

Поставленные по этому методу многочисленные опыты всегда давали одни и те же результаты, а именно: на половинках с поверхностями разреза всегда можно было наблюдать побурение этих поверхностей, деление всех клеток ближайшего к ране слоя паренхимы и типичное образование пробки. Наоборот, поверхности разрыва оставались зелеными, и клеточных делений под ними почти совсем не было; делились иногда только те клетки мезофиллы, которые непосредственно граничили с разорванными клетками эпидермиса. Кроме того, на поверхностях разрыва клетки, разрастаясь, образовывали часто типичные каллюсовые пузырьки (см. рис. 2).

Из этих опытов Габерлянтд делает вывод, что и в листьях *Crassulaceae* продукты распада убитых протопластов или раневые гормоны необходимы для того, чтобы под поврежденными поверхностями началось деление клеток. Однако, здесь, в отличие от кольраби, рост клеток на поверхности ранения и превращение их в каллюсовые пузырьки в очень малой степени или даже совсем не зависят от наличия этих веществ.

Следует еще отметить, что деление клеток в листьях *Crassulaceae* можно было вызвать и под поверхностями разрыва: для этого достаточно было покрыть их тоненьким слоем кашицы или соком из тканей листьев тех же растений. И даже сок, выдавленный из листьев растений других видов и родов, иногда вызывал клеточные деления, при чем активность его ни в какой мере не зависела от систематического родства опытных растений.

Большого внимания заслуживают также исследования Габерлянтда над волосками и клетками эпидермиса, так как здесь можно было изучать реакцию на механическое повреждение у отдельных клеток или, по крайней мере, небольших клеточных комплексов. Объектами опытов с волосками были *Coleus Rehneltianus* и *C. hybridus*, а также *Saintpaulia ionantha* и *Pelargonium zonale*. У всех этих растений Габерлянтд наблюдал деления кле-

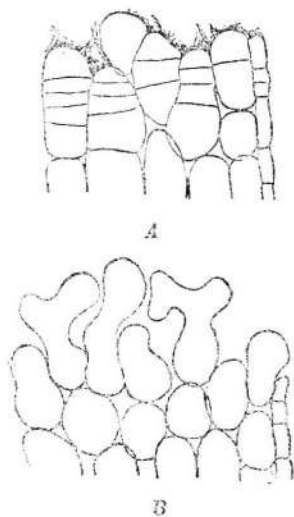


Рис. 2. А — деления клеток под поверхностью разреза через лист *Sedum spectabile*. В — каллюсовые пузырьки на поверхности разрыва у того же объекта. По Габерлянтду.

ток, ближайших к поврежденному месту, или даже самих поврежденных — под влиянием самых разнообразных механических воздействий: срезывания верхней части волоска, трения, надавливания и т. п. На рис. 3 слева (А) мы видим ампутированный острыми ножницами волосок *Coleus Rehneltianus*, в котором, кроме перерезанной клетки, отмерла еще одна соседняя с ней, а следующая разделилась в апикальной части двумя поперечными перегородками. Своеобразные деления, как будто с тенденцией регенерировать поврежденный волосок, мы видим также на рис. 3 В.

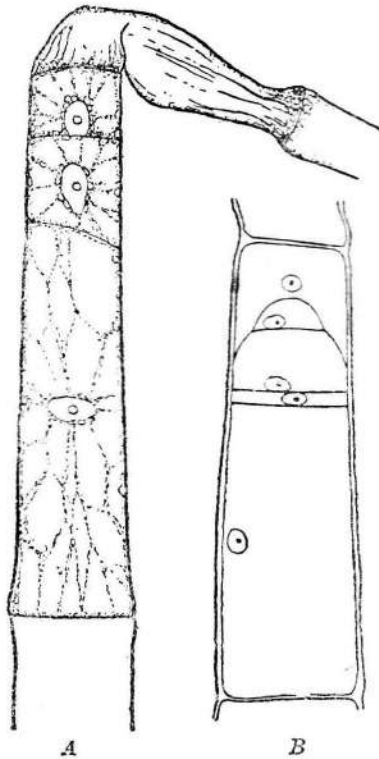


Рис. 3. Клеточные деления в ампутированных волосках *Coleus Rehneltianus*. На рис. В изображены только стены и ядра. По Габерляндту.

ных клеток в полость поврежденных и отмерших волосков *Pelargonium zonale* (рис. 4). Влияние поврежденных волосков иногда распространялось и на лежащие между ними клетки эпидермиса, которые тоже начинали делиться. При этом их веретеновидные ядра изменяли свою форму и становились округлыми (см. рис. 5).

Интересны наблюдения Габерляндта над повреждением кле-

У *Saintpaulia ionantha* Габерляндт повреждал волоски листового черешка трением, проводя по черешку несколько раз пальцами. Механическая деформация, которой подвергались при этом волоски, вызывала деления в поврежденных или в соседних с ними клетках. Аналогичные явления Габерляндт наблюдал также на волосках герани (*Pelargonium zonale*). Основываясь на этих наблюдениях, он высказывает мысль, что в ранее описанных опытах его с плазмоллизированными волосками *Coleus'a* возможно, также образовывались раневые гормоны вследствие повреждения, связанного с отделением протоплазмы от оболочки, и что эти вещества, вместе с «первичным» гормоном клеточных делений, сохранившимся еще в волосках, побуждали их клетки делиться.

Клетки, делящиеся вследствие раневого раздражения, обычно при этом еще и разрастаются (см. рис. 1 С). Габерляндт описывает картины вращающихся эпидермальных

ток устьичного аппарата. Во многих случаях обе замыкающие клетки или, по крайней мере, одна из них отмирали, и тогда соседние с ними обычные клетки эпидермиса делились перегородками, которые в основном располагались параллельно наружным очертаниям устьичного аппарата (рис. 6 А). В тех случаях, когда замыкающие клетки оставались живыми, они также иногда

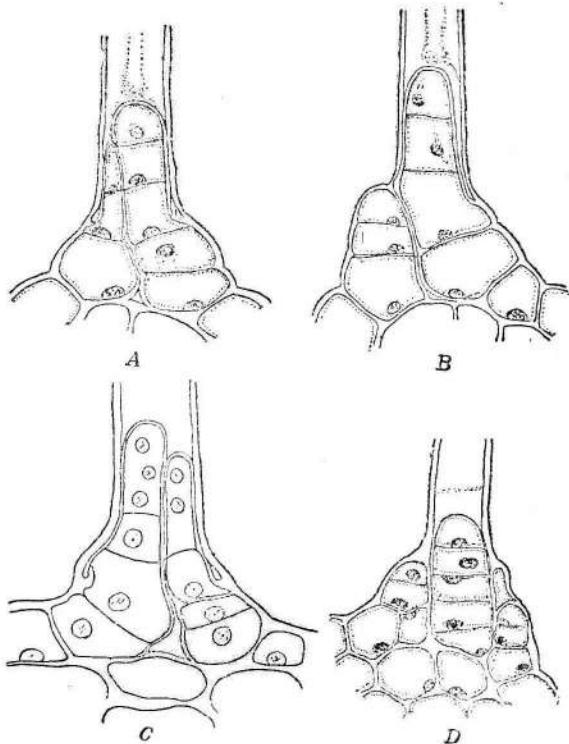


Рис. 4. А, В и С — вращание клеток в поврежденные и отмершие волоски *Pelargonium zonale*. D — инкапсулирование протоплазмы в основной части поврежденной клетки с последующими повторными делениями и с образованием сверху толстой оболочки в виде колпачка. По Габерляндту.

делились (рис. 6 D), но по большей части они реагировали на повреждение только тем, что в них увеличивалась масса протоплазмы и немного выросло ядро, которое, кроме того, начало лучше краситься (рис. 6, В, С). Клетки эпидермиса, расположенные возле этих поврежденных, но живых устьиц, обычно тоже делились.

Расположение возникающих при этом клеточных перегородок, по Габерляндту, зависит в первую очередь от направления диф-

фузии раневого гормона: оси ядерных веретен располагаются параллельно, а перегородки — перпендикулярно к диффузионному потоку. Если при этом получается «конфликт с принципом наименьшей площади», то обычно влияние диффузии берет верх. Иногда же положение новых перегородок определяется равнодействующей обеих тенденций (рис. 6 А).

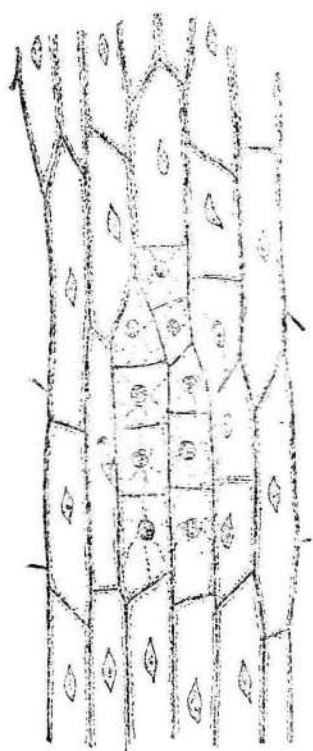


Рис. 5. Группа делящихся клеток эпидермиса цветоноса *Pelargonium zonale*, подвергнутого трению. Все клетки живые. По Габерляндту.

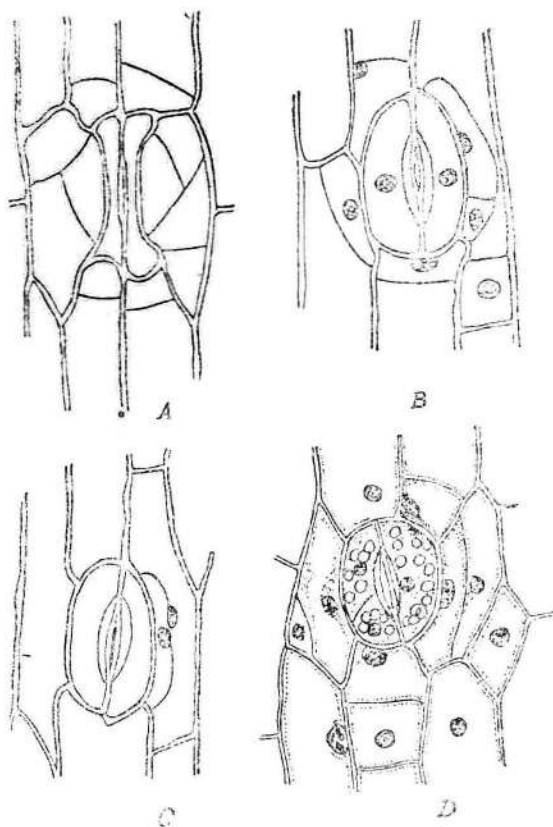


Рис. 6. Устьица подвергнутого трению цветоноса *Pelargonium zonale*. Объяснение в тексте. По Габерляндту.

Интересные результаты дали также опыты Габерляндта с пластинками молодых листьев герани. Раздражение вызывалось тем, что по поверхности листа несколько раз проводили щеткой из конского волоса. При умеренном давлении щетки эпидермис по большей части оставался неповрежденным, и только волоски испытывали механическую деформацию. Соседние з ними клетки эпидермиса начинали разрастаться, образуя с наружной стороны одноклеточные или даже многоклеточные волоски (рис. 7 А).

То же самое можно было наблюдать возле основной части нежных железистых волосков (рис. 7 В). Выросты в форме сосочков образовывали часто и другие, более удаленные от волосков клетки эпидермиса (рис. 7 С).

Если увеличить давление щетки на поверхность листа, то трение повреждает и эпидермальные клетки: в некоторых местах они отмирают целыми островками. В таких местах палисадная паренхима всегда делится поперечными перегородками и со вре-

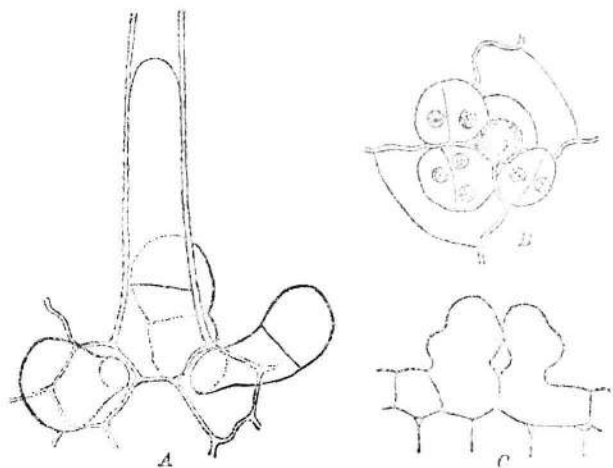


Рис. 7. Эпидермальные выросты на потертой щеткой верхней поверхности листа *Pelargonium zonale*. А — три выроста у основания волоска; В — три выроста, образовавшихся из трех клеток эпидермиса, прилегающих к отмершей базальной клетке железистого волоска; четвертая клетка только дважды разделилась; С — два эпидермальных выроста на поперечном разрезе через лист. По Габерляндту.

менем образует раневую пробку. В опытах Габерляндта иногда щетка сдирала более или менее значительные кусочки эпидермиса целиком, оголяя неповрежденные клетки палисадной паренхимы. Интересно, что ранения такого рода никогда не вызывали клеточных делений в палисадной паренхиме, как и следовало ожидать на основании опытов с разорванными листьями *Crassulaceae*. Если же на таком оголенном участке листовой поверхности оставались отдельные островки отмерших клеток эпидермиса, то под ними палисадные клетки вытягивались и делились несколько раз, образуя впоследствии небольшие пробковые бородавочки (рис. 8).

Из опытов с повреждением волосков, клеток эпидермиса и устьичного аппарата Габерляндт делает вывод, что вещества, вызывающие деление, образуются как в живых клетках, вслед-

ствие повреждения, так и в отмерших, находящихся в состоянии распада. Это последнее обстоятельство послужило поводом к введению термина «некрогормон», применяемого некоторыми авторами, как синоним «раневого гормона»¹⁾.

III

Общий вывод, сделанный Габерляндтом из всей совокупности его исследований, сводится к тому, что в отмерших и в поврежденных клетках растения образуются особые вещества, которые функционируют и как гормоны клеточных делений, и как рост-

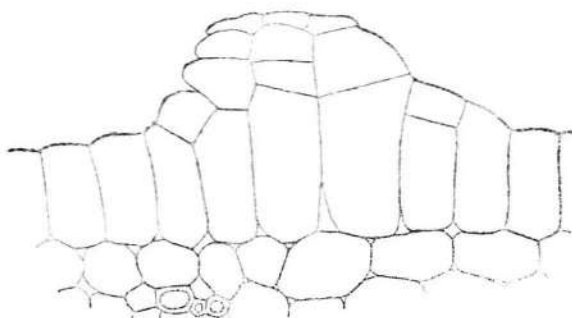


Рис. 8. Часть поперечного разреза через потертый щеткой лист *Pelargonium zonale*. Там, где клетки эпидермиса совсем удлинены, клетки палисадной паренхимы не делятся. Под тремя уцелевшими отмершими клетками эпидермиса произошло деление. По Габерляндту.

вые гормоны. Он считает доказанным существование у растений двух видов веществ, вызывающих клеточные деления: 1. образующихся в лептоте пучков, или лептогормонов, и 2. раневых, или некрогормонов. Кроме того, он считает возможным, что в первичной и вторичной меристеме содержится еще третья группа веществ, также обладающих способностью вызывать деление клеток.

Вопрос о характере взаимодействия между раневыми гормонами и лептогормонами Габерляндт оставляет открытым. Он не делает также попыток выяснить механизм их действия на протоплазму, ограничиваясь предположением, что раневые гормоны, вероятно, инактивируют вещества, препятствующие делению клеток постоянных тканей. В его работах мы не находим и указаний

¹⁾ Следует отметить, что сам Габерляндт под некрогормонами подразумевает только те вещества (Reizstoffe), которые возникают как продукты распада клеток, отмирающих не вследствие внешнего повреждения, а под влиянием внутренних, неизвестных нам причин (см. его статью в *Biol. Zentralbl.*, Bd. 42, 1922. S. 158).

относительно химической природы некро- и лептогормонов. Только в одном месте Габерляндт высказывает мысль, что эти вещества, быть может, относятся к «биогенным аминам». «Весьма вероятно,—говорит он там же,—что раневые гормоны образуются в мертвых или поврежденных протопластах в результате автолитических процессов; однако опыты мои с полученными путем автолиза экстрактами из тканей до сих пор не дали никаких определенных результатов». С другой стороны, опыты с кольяри показали, что под слоем прокипяченной тканевой кашицы наблюдается гораздо меньше клеточных делений, чем под слоем обыкновенной, не прогретой. По мнению Габерляндта, это говорит за то, что в образовании раневых гормонов принимают участие эизимы — возбудители автолитических процессов.

Ценные дополнения к исследованиям Габерляндта над некрогормонами мы находим в работе его ученицы Г. Рейхе (Reiche 1924). Рейхе инъецировала в межклеточные ходы основной паренхимы различных растительных органов (стебля, черешка) сок, выдавленный из тех же тканей и процеженный через полотно. Такой сок был мутным, так как содержал в себе частички протоплазмы, остатки клеточных органелл, иногда даже маленькие раздавленные клетки. Опыты показали, что сок, профильтрованный до полной прозрачности, т. е. лишенный взвешенных частичек, у некоторых объектов не дает того физиологического эффекта, какой наблюдается при употреблении мутного раствора. В межклетниках, наполненных инъецированным соком, из него с течением времени (через 1—2 дня) выпадал осадок, покрывавший стенки соседних клеток буроватым слоем. Этот осадок (Injektionsrückstand, или Ablagerungsschicht) в наблюдениях Рейхе, как мы увидим, играл особую роль.

Объектами опытов были — из растений с узкими межклеточными ходами — *Solanum tuberosum*, *Saintpaulia ionantha*, листья *Crassulaceae*, из растений с широкими ходами, преимущественно водяных, — *Nymphaea Leydeckeri*, *N. dentata*, *Myriophyllum brasiliense* и некоторые другие. В контрольных опытах вместо выдавленного из растений сока впрыскивалась водопроводная вода.

В полном согласии с данными Габерляндта все опыты Рейхе показали, что инъецированный сок вызывает в клетках постоянных тканей возобновление роста и деление клеток. На рис. 9 мы видим результат опыта с этиолированным побегом картофеля — через 8 дней после наполнения межклетников процеженным соком. На рис. 10 в двух клетках того же объекта можно видеть образование оболочек как раз в том месте, где в межклетнике находится осадок из инъецированного сока.

Вообще регулярное деление клеток, по Рейхе, наблюдалось только непосредственно под слоем осадка, при чем новые оболочки всегда располагались параллельно этому слою или перпендикулярно к направлению тока веществ, диффундирующих из межклетников в клетки.

Следует отметить, что по данным Рейхе клетки под влиянием инъецированных веществ не только делились, но и увеличивались в длину. У растений с широкими воздушными ходами, кроме того, некоторые клетки в стенках этих ходов разрастались в типичные каллюсовые волоски значительной длины. Интересно,

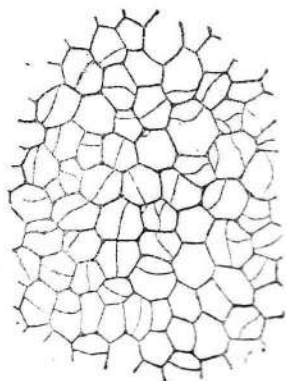


Рис. 9. *Solanum tuberosum*. Реакция при почти полной инфльтрации межклетников: множество делений. По Рейхе.

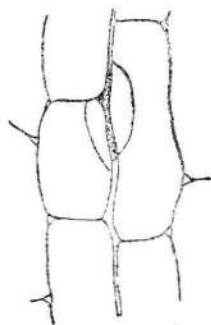


Рис. 10. *Solanum tuberosum*. Межклеточное пространство в виде щели, с местным отложением "инъекционного осадка". В двух соседних клетках видны только что образовавшиеся перегородки. По Рейхе.

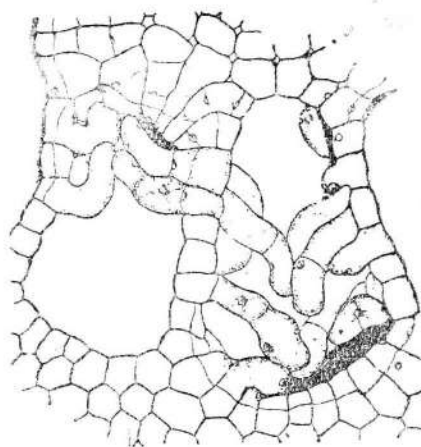


Рис. 11. *Viscera amplexicaulis*. Воздушные каналы коры стебля с односторонне осевшим инъекционным осадком. Гипертрофированные клетки растут, изгибаясь по направлению к осадку. По Рейхе.

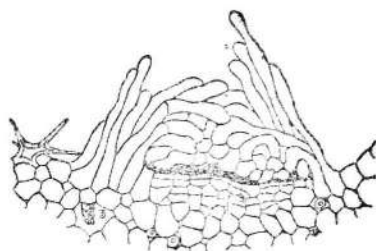


Рис. 12. *Nymphaea Leydeckeri*. Гипертрофически разросшиеся клетки в воздушном канале листового черешка: деления и хемотропические изгибы. По Рейхе.

что при этом они всегда были наклонены в сторону осадка, выпавшего из инъецированного сока в межклетниках, обнаруживая как бы положительный хемотропизм. На рис. 11 и 12 изображены такие изгибы у *Vasora amplexicaulis* и *Nymphaea Leydeckeri*.

В опытах Рейхе инъецированный сок иногда попадал не только в межклеточные ходы, но и в полости сосудов и механических волокон. В таких случаях паренхимные клетки, окружающие эти элементы, начинали разрастаться в радиальном направлении. По большей части они обнаруживали и многочисленные деления. Замечательно, что утолщенные одревесневшие оболочки клеток древесной паренхимы при этом становились тоньше и не давали больше реакций на лигнин, изменяясь, следовательно, в сторону приближения к первичному эмбриональному состоянию.

Следует упомянуть также об опытах Рейхе с спиртовыми, эфирными и толуоловыми вытяжками из растертых тканей. После удаления растворителя сухой остаток растворялся в воде, и полученный раствор вырыскивался в межклетники. Никакого действия такие растворы не оказывали. С другой стороны, кипячение обычной водной вытяжки (со взвешенными в ней частицами) не лишало ее способности вызывать клеточные деления. Отсюда следует, что от автолитических процессов активность сока, по видимому, не зависит. Так как, однако, все опыты Рейхе велись не в стерильных условиях и так как она сама в некоторых случаях наблюдала развитие микроорганизмов в осадке на стенках клеток, то не исключена возможность, что ферментативная деятельность бактерий была причиной возникновения веществ, вызывавших деление и разрастание клеток.

Из позднейших работ, посвященных проблеме раневых гормонов, заслуживает упоминания исследование Венельта (Wehelt 1927). Объектом его опытов был околоплодник молодых бобов фасоли. Внутренняя сторона плодолистиков этого растения состоит из массивной паренхимы, свободной от проводящих пучков. Оказалось, что если на эпидермис, покрывающий эту ткань, нанести каплю сока, выжатого из молодых листьев того же растения, то через несколько дней клетки ее начинают разрастаться и делиться тангентальными перегородками. В результате здесь образуется утолщение в форме бугорка¹⁾. В отличие

¹⁾ Способность паренхимы внутренней стороны околоплодника бобовых быстро образовывать массивный каллюс под действием сока тех же растений и различных других веществ, несомненно, имеет приспособительный характер и представляет собой защитную реакцию организма, помогающую ему ликвидировать вредные последствия повреждений, наносимых молодым плодам гусеницами некоторых насекомых. Мне приходилось наблюдать в полях желтого lupina (*Lupinus luteus*) в период интенсивного роста бобов больших зеленых гусениц, которые прогрызали стенку околоплодника и выедали одно из находящихся там еще сочных семян. После этого гусеница оставляла поврежденный плод и переползала на другой, где проделывала то же самое. Около прогрызенного «окна», по обе стороны его, скоро обра-

от данных Рейхе, Венельт нашел, что и отфильтрованный, прозрачный сок вызывает деление клеток у этого объекта. В спиртовой вытяжке, приготовленной из молодых листьев фасоли, Венельт также обнаружил наличие веществ, вызывающих деление и разрастание клеток паренхимы. Затем им было испытано действие различных органических и неорганических соединений. Оказалось, что куриный белок, сыворотка лошадиной крови, альбумоза, различные препараты инсулина и даже чистый агар-агар при нанесении их на внутреннюю поверхность околоплодника фасоли дают такой же эффект, как и собственный сок этого растения. Чистая вода делений не вызывала, но было отмечено разрастание клеток паренхимы и эпидермиса.

Аналогичные результаты получил Орсо (Orsó 1936) при своих опытах с пластинками, вырезанными из клубня кольраби. Применяя различные высшие продукты гидролиза белков, пептон, переваренный яичный глобулин, фибрин и свернувшийся белок кольраби, Орсо наблюдал у этого объекта деление и разрастание клеток, при чем характер реакции зависел как от возраста клубней; так и от концентрации действующих растворов. Так как очень активным оказался тирозин, то, по мнению Орсо, весьма вероятно, что именно это вещество обуславливает наблюдаемый физиологический эффект.

Следует отметить, что как Венельт, так и Орсо ставили свои опыты в стерильных условиях и, следовательно, участие бактерий здесь было исключено, хотя возможно, конечно, что некоторую роль играли продукты жизнедеятельности микроорганизмов, образовавшиеся в растворах до их стерилизации или содержащиеся в исходных материалах.

В самое последнее время Иглиш и Боннер (English and Bonner 1937) сообщили, что им удалось экстрагировать из плодов боба и в значительной степени очистить вещество, обладающее способностью в разведении 1 : 100 000 вызывать деление клеток и образование опухолевидных выростов на внутренней стороне околоплодника того же растения. По данным этих авторов, найденное ими вещество, которое они назвали *травматин*ом, имеет свойства кислоты, растворимо в воде и этиловом спирте, не разрушается от нагревания до 100°. По предварительным анализам, эмпирическая формула метилового эфира этой кислоты $C_{11}H_{17}O_4N$.

Если окинуть взглядом всю совокупность фактов, установлен-
зовывался мощный каллюс, совершенно изолировавший ту часть плода, где находились еще не поврежденные семена, от сообщения с внешним миром через проделанное насекомым большое отверстие. Этим достигалось полное восстановление прежних условий, необходимых для развития семян (повышенная влажность и температура), и закрывался доступ внутрь плода различным другим вредителям. Источником «раздражения», вызывавшего деление клеток паренхимы около поврежденного листа, был, несомненно, сок, выделявшийся из стенок околоплодника и из семени при пережевывании их гусеницей, а также, может быть, и слюна животного.

ных Габерляндтом, его учениками и продолжателями при исследовании над так наз. раневыми гормонами, то мы должны прийти к выводу, что здесь мы имеем дело с чрезвычайно сложными явлениями, которые едва ли можно свести к одной общей причине. Нельзя, конечно, отрицать того, что целый ряд данных, приводимых Габерляндтом и др., может быть истолкован в пользу существования особых веществ, выделяемых поврежденными или отмирающими клетками и способных вызывать рост и клеточные деления в здоровых растительных тканях, которые при нормальных условиях не обнаруживают этих явлений. Однако, те же факты допускают и иные объяснения, которые в некоторых случаях следует признать даже более правдоподобными. Так, напр., Габерляндт и его сторонники совершенно упускают из виду то обстоятельство, что повреждение живой ткани растения всегда сопровождается явлениями, которые могут вызвать изменения в распределении и передвижении ростового гормона, нормально образующегося в определенных частях и органах растительного организма без всякого участия механических и других повреждений. Достаточно указать, например, на давно известный факт, что пораненные места становятся электроотрицательными по отношению к соседним неповрежденным участкам ткани растения. Этому должно соответствовать некоторое увеличение положительного заряда клеток, расположенных непосредственно под поверхностью раны. По данным Ф. В. Вента (1932), частично подтвержденным Холодным и Занкевичем (1937), ростовый гормон (ауксин) перемещается по живым растительным тканям в направлении возрастающего потенциала. Следовательно, ранение должно сопровождаться увеличением концентрации этого вещества в ближайших к поврежденному месту клетках, что, в свою очередь, может вызвать возобновление роста, усиление питания и деление этих клеток.

С этой точки зрения многие описанные Габерляндтом случаи деления паренхимных клеток, расположенных под поверхностями ранения, можно было бы объяснить усиленным притоком к этим клеткам «лептогормона» (по всей вероятности, тождественного с ауксином) из ближайших мест его образования или накопления (напр., из сопровождающих клеток луба).

Весьма вероятно, что стимулирующее клеточные деления и рост действие некоторых веществ, испытанных Венельтом и Орсоном, также представляет собою косвенный результат изменений электрического потенциала соответствующих клеток. На это указывает уже то обстоятельство, что по Орсоу действие продуктов расщепления белков сопровождается увеличением внутриклеточной концентрации водородных ионов.

Следует также отметить, что сок, полученный из молодых листьев фасоли, который в опытах Венельта вызывал усиленное деление и разрастание клеток околоплодника, несомненно, содержит в себе некоторое количество ауксина, образующегося

в листьях на свету. Имея в виду необычайную чувствительность исследованного Венельтом объекта, естественно предположить, что этого незначительного количества ростового гормона было достаточно, чтобы получить заметную реакцию. Таким образом, гипотеза «раневых гормонов» и в этом случае становится излишней.

IV

Идея «раневых гормонов» возникла у Габерляндта при исследовании образования раневой, или защитной пробки. Естественно было поставить вопрос, не играют ли какой-либо роли эти гипотетические вещества в истории развития обыкновенной пробковой ткани, нормально сменяющей кожицу на поверхности стебля и некоторых других органов у очень многих растений на определенной стадии их развития. Чтобы ответить на этот вопрос, Габерляндт подверг анатомическому исследованию целый ряд объектов. Оказалось, что во многих случаях деление клеток коровой паренхимы, предшествующее образованию пробки, начинается как раз в тех местах, где на поверхности растения находятся отмирающие волоски или клетки эпидермиса с побуревшим содержимым. Отсюда Габерляндт делает вывод, что первый толчок к делению клеток и к образованию феллогена дают некрогормоны, выделяемые этими отмирающими элементами. Он отмечает, что здесь так же, как и при образовании раневой пробки, первые перегородки всегда залагаются перпендикулярно к направлению диффузионного тока этих веществ. Однако, при ближайшем знакомстве с данными, содержащимися в работе Габерляндта, у непредубежденного читателя возникают серьезные сомнения в правильности его гипотезы. Во-первых, у некоторых растений из числа тех, у которых пробка залагается в эпидермисе, Габерляндт не мог подметить никакой зависимости между этим явлением и отмиранием каких-либо элементов периферических тканей. Так обстоит дело у *Cydonia vulgaris* и *Viburnum lantanum*. Во-вторых, у некоторых растений из этой же группы (*Nerium Oleander*), а также из той, где инициальным слоем перидермы является первый ряд паренхимных клеток коры, расположенный непосредственно под эпидермисом (*Acer negundo*), первые деления наблюдаются в тех местах, где в наружных стенках клеток кожицы имеются только трещины или углубления, при чем в содержимом этих клеток не заметно еще никаких признаков отмирания. Габерляндт полагает, что в таких случаях некрогормоны возникают в самих оболочках,— предположение, конечно, мало вероятное. Наконец, что особенно важно, из данных Габерляндта не видно, действительно ли отмирание определенных клеток предшествует появлению первых перегородок в инициальном слое. Все приводимые им анатомические картины, за исключением одной, о которой речь будет дальше, можно истолковать и в том смысле, что отмирание определенных пери-

ферических элементов коры происходит одновременно с делением клеток в инициальном слое или даже несколько позже его.

Все это, вместе с отмеченным раньше отсутствием убедительных доказательств в пользу существования некрогормонов, дает нам основание выдвинуть вместо гипотезы Габерляндта другую, которая, как нам кажется, не хуже объясняет все факты, установленные им в работе об образовании нормальной пробковой ткани. Устьица, под которыми особенно часто начинается этот процесс, выступающие над поверхностью эпидермиса живые волоски, трещинки и углубления в кутикуле клеток кожицы, наконец, отдельные клетки или группы клеток эпидермиса, поврежденные какими-либо внешними воздействиями,— все это те точки поверхности растения, где особенно интенсивно испаряется вода и куда, следовательно, она непрерывно притекает из глубже лежащих тканей. Это создает условия для накопления здесь ростового гормона и питательных веществ. Когда концентрация ауксина достигает определенной величины, возобновляются явления роста, а затем начинается и деление клеток. Усиленное потребление питательных веществ вместе с наступающим вскоре опробкованием клеточных оболочек вызывают голодание и отмирание тех элементов коры, которые лежат кнаружи от этих очагов пробкообразования. Таким образом, с этой точки зрения, отмирание этих клеток является не причиной, а следствием роста и деления глубже расположенных элементов паренхимы, выведенных из состояния покоя притоком ростового гормона. Правда в одном случае, а именно у *Ribes aureum*, у которой пробка закладывается в перицикле, по Габерляндту, «сначала отмирает паренхима коры, и только затем под нею происходят первые деления, приводящие к образованию феллогена». Однако, это указание противоречит более старым данным Де-Бари (1877) и, по-видимому, нуждается в проверке. Но если даже допустить, что последовательность явлений при образовании пробки у *Ribes aureum* действительно отвечает описанию Габерляндта, то все же весьма вероятно, что раннее отмирание паренхимы коры у этого растения обуславливается тем, что клетки перицикла еще задолго до деления приходят в активное состояние, начинают усиленно питаться и перехватывают те питательные вещества, которые до этого свободно диффундировали из флоэмы через перицикл в периферическую часть стебля.

Как известно, Габерляндт сделал также попытку применить гипотезу раневых гормонов и некрогормонов к объяснению явлений, происходящих в семязпочке и зародышевом мешке цветковых, а также в архегонии некоторых споровых растений при нормальном оплодотворении, при партеногенезе и при образовании придаточных зародышей (*Adventivembryone*). В этих его работах эксперимент играл очень ограниченную роль. Однако, ему удалось все же показать, что легкое механическое повреждение (надавливание и накалывание) кастрированной завязи у *Oenothera*

Lamarckiana вызывает начало партеногенетического развития яйцеклетки, а также образование адвентивных зародышей, возникающих путем деления клеток нуцеллуса семязпочки и врастающих в зародышевый мешок. Причину этих явлений Габерляндт видит в стимулирующем действии раневых гормонов. Отсюда — дальнейший его вывод, что и при спонтанном образовании придаточных зародышей у различных растений, а также при партеногенезе и даже при нормальном оплодотворении решающую роль играют некрогормоны. Многочисленными наблюдениями в ряде работ Габерляндт показывает, что у самых разнообразных растений в женском половом аппарате на первых стадиях развития нормальных и адвентивных зародышей можно обнаружить отмирающие клетки.

Однако, ко всем этим наблюдениям Габерляндта можно отнести то основное возражение, которое было сделано нами по поводу его попытки применить гипотезу некрогормонов к истории развития пробковой ткани. Здесь так же, как и там, нельзя установить, что чему предшествует: происходит ли сперва отмирание некоторых клеток полового аппарата, а затем деление яйцеклетки и соматических элементов, дающих начало придаточным зародышам, или же явления протекают в обратном порядке, т. е., другими словами, первые стадии развития зародышей вызывают ослабление и отмирание наименее жизнеспособных клеток окружающих тканей. Второе предположение представляется нам гораздо более вероятным: известно, что отношения между зародышем и материнским растением во многом напоминают отношения, существующие между паразитом и питающим его организмом хозяина. Перехватывание питательных веществ энергично растущими и размножающимися клетками зародыша, несомненно, должно сопровождаться отмиранием ряда элементов, недостаточно сильных, чтобы отвоевать свою долю в борьбе с этим мощным конкурентом, и обреченных поэтому на гибель.

Что же касается опытов Габерляндта с механическим повреждением завязи, то к ним применимо то соображение, которое было уже нами высказано по поводу его попытки объяснить образование защитной пробки действием раневых гормонов. Здесь также само собой напрашивается предположение, что надавливание или поранение уколами тканей завязи, изменяя нормальное распределение электрических потенциалов в репродуктивных органах растения, вызывает приток ростового гормона — ауксина к пораненным или поврежденным местам из соседних тканей, а вслед за этим рост и деление тех клеток в сфере полового аппарата, которые получили наибольшее количество этого вещества или же обладают особо высокой чувствительностью к его действию.

Следует отметить, что недавно опыты Габерляндта по получению адвентивных зародышей с помощью ранений были повторены в большом масштабе Куртом Бетом (K. Beth 1938). Автор

работал главным образом с *Oenothera Lamarckiana*, но ряд опытов был поставлен также с различными видами тюльпана, фуксии, ириса и с другими растениями. Эти опыты не подтвердили данных Габерляндта. Правда, у энотеры, у фуксии и у *Ornithogalum pitagorae* наблюдалась более или менее выраженная партенокарпия, но независимо от ранения. Ни в одном случае повреждение завязи не сопровождалось образованием семян. При микроскопическом исследовании не было обнаружено никаких признаков образования апомиктических зародышей. По мнению Бета, зародыши, которые наблюдал Габерляндт при своих опытах и которым он приписывал нуклелярное происхождение, возникали не вследствие повреждения тканей завязи и образования раневых гормонов, а благодаря опылению, которое могло иметь место как результат неполной кастрации. Не отрицая полностью возможной роли раневых веществ в стимулировании развития адвентивных зародышей, автор считает, что опыты Габерляндта неубедительны в этом отношении и не могут послужить основой для построения общей теории нуклелярной эмбриогении.

Подводя итог всему сказанному выше, мы приходим к выводу, что все учение Габерляндта о раневых гормонах и некрогормонах нуждается в пересмотре с точки зрения современных наших знаний о нормальном ростовом гормоне, о законах его распределения и передвижения по тканям растений и о тех сложных функциях, которые выполняет в растительном организме это «физиологически поливалентное» и необычайно активное вещество. Равным образом нужны дополнительные исследования, чтобы выяснить ближе химическую природу и физиологическое значение так наз. лептогормона, который, по мнению Габерляндта, образуется в сопровождающих клетках луба и который он считает специфическим возбудителем клеточных делений. Как мы уже указывали, весьма вероятно, что это вещество окажется тождественным с ауксином. Ауксин найден также в меристеме точек роста и в других образовательных тканях растений, и, таким образом, частично подтверждено предположение Габерляндта о наличии здесь «гормона клеточных делений». Существуют ли в этих тканях какие-либо иные вещества гормонального типа (напр., из группы биоса).— предстоит выяснить дальнейшими исследованиями, начало которым уже положено работами Кёгля, Дагиса и других. В свете новейших данных о роли витаминов (в особенности тиамина, или витамина B_1) и других активных веществ в эмбриональном росте растений (см. гл. 4) представляется весьма вероятным, что в явлениях, изученных Габерляндтом и его учениками, принимает участие не одно какое-либо вещество из группы фитогормонов, а целый комплекс их и что состав этого комплекса в значительной мере определяет направление и скорость процессов, разыгрывающихся в растительных тканях как при заживлении ран, так и при нормальном делении клеток.

ФИТОГОРМОНЫ И ТРОПИЗМЫ

I.

Истоки современного учения о ростовом гормоне восходят, как мы уже видели, к исследованиям Ч. Дарвина (1880) над передачей фототропического и геотропического «раздражения» у высших растений. Спустя 13 лет опыты Дарвина над фототропизмом были повторены и в основном подтверждены Ротертом (1893), применившим более совершенную методику. Необычайно тщательная работа Ротерта, выполненная в одной из лучших лабораторий того времени (в Лейпциге, у В. Пфеффера), имела большое значение в том смысле, что она привлекла внимание широкого круга исследователей к проблеме, поставленной Дарвином, но в последующие годы заброшенной, благодаря несправедливой и пристрастной критике, которой опыты Дарвина подверглись со стороны двух выдающихся физиологов, его современников — Ю. Сакса и Ю. Визнера.

Ротерт, между прочим, сделал попытку точнее установить, по каким тканям передается «фототропическое раздражение» в coleoptile овса из верхушки в базальную его часть. Как известно, в этом органе имеется два сосудисто-волокнистых пучка, расположенных один против другого. Делая поперечные надрезы через эти пучки и освещая затем верхушку coleoptilia выше надрезов с одной стороны, Ротерт получал хорошие фототропические изгибы в нижней (затемненной) части органа. Отсюда он заключил, что фототропическое раздражение передается по паренхиме основной ткани.

Фиттинг (1907), пользуясь тем же методом надрезов, исследовал ближе вопрос о путях передачи фототропического раздражения в coleoptile овса и пришел к выводу, что оно одинаково хорошо распространяется и по освещенной, и по затененной стороне органа и что если сделать на противоположных сторонах coleoptilia два глубоких надреза, захватывающих более половины всего поперечника, то все же фототропический стимул от освещенной верхушки проходит в основную часть органа, при чем распространение его, по мнению Фиттинга, происходит по живым тканям, в обход пораненных мест.

Эти выводы, однако, не были подтверждены Бойсен-Иенсеном (1911), который, повторяя опыты Фиттинга с противоположными надрезами, сделал еще шаг дальше и попробовал совсем отрезать верхушку колеоптиля, а затем при помощи 10% желатины приклеить ее в прежнем положении к тому же органу. Оказалось, что и такая операция не препятствует передаче фототропического раздражения из верхушки в основную часть колеоптиля, т. е., что это «раздражение» может передаваться не только по живым тканям, но и через тонкий слой желатины. С другой стороны, Бойсен-Иенсен показал, что колеоптиль, верхушки которых получают одностороннее освещение, реагируют неодинаково на надрезы, сделанные с передней (освещенной) или с задней (затененной) стороны, если принять меры к тому, чтобы между краями раны не было непосредственного контакта (если, напр., вставить в надрез тончайшую пластинку слюды или стекла): в первом случае наблюдается ясный фототропический изгиб, во втором — фототропическая реакция отсутствует. Отсюда можно было заключить, что «фототропическое раздражение» передается главным образом, или даже исключительно, по затененной стороне органа.

Для непредубежденного наблюдателя замечательные факты, установленные Бойсен-Иенсеном, были бы, конечно, убедительным доводом в пользу высказанного Ч. Дарвином предположения, что передача фототропического стимула из верхушки колеоптиля в базальную его часть связана с распространением какого-то вещества. Однако сам Бойсен-Иенсен, находившийся под сильным влиянием общепринятого в то время взгляда, что тропизмы растений имеют много общего с нервно-физиологическими явлениями у животных, не сумел сразу сделать из своих опытов вполне ясные и недвусмысленные выводы. Пытаясь дать им объяснение, он говорит следующее: «Мы можем представить себе эти явления приблизительно так. Под влиянием одностороннего освещения в верхушке колеоптиля... возникает дифференциация между передней и задней стороной. Мы оставляем пока в стороне вопрос, имеет ли эта дифференциация энергетическую или материальную природу. Из задней части верхушки раздражение передается затем вниз по задней стороне колеоптиля». Останавливаясь далее на вопросе о природе самой этой передачи, автор обращается в первую очередь к явлениям, разыгрывающимся в нервах животных, и описывает опыты Леманна с «искусственным нервом» — моделью, построенной из цинковых пластинок, погруженных в раствор сернокислого цинка и соединенных медными проволоками. Описавши вкратце опыты Леманна, Бойсен-Иенсен указывает далее, что его собственные «опыты с передачей раздражения в колеоптиле овса, повидимому, делают вероятным, что в этом случае передача раздражения имеет материальную природу и вызывается изменениями концентрации в верхушке колеоптиля». Так как в предыдущем изло-

жении автор упоминает только об изменениях в концентрации ионов, лежащих в основе передачи импульса по нервной ткани, то отсюда можно заключить, что это именно явление он и имеет в виду, когда глухо говорит об «изменениях концентрации в верхушке колеоптиля». Правда, в заключительном абзаце работы Бойсен-Иенсена мы находим замечание о том, что некоторые из описанных им опытов можно объяснить только гипотезой, что передача раздражения должна быть связана с миграцией вещества или ионов (*une migration de substance ou d'ions*), но о каком веществе здесь идет речь, остается неизвестным, и читатель, в конце концов, получает впечатление, что сам автор все же склоняется к мысли, что в описанных им явлениях решающую роль играют ионы, как переносчики «раздражения», подобно тому, как это имеет место в нервной ткани животных.

Значительно более ясную позицию в этом вопросе занимает Пааль (1918), дополнивший результаты Бойсен-Иенсена новыми экспериментальными данными. Ему удалось показать, что передача фототропического раздражения в колеоптиле овса может происходить и в том случае, если между отрезанной верхушкой и остальной частью колеоптиля находится слой желатины толщиной в 50 — 100 μ , но что она отсутствует, если в разрез вставлена тончайшая платиновая пластинка. Кроме того, насаживая отрезанную верхушку на декаптитированный колеоптиль в таком положении, чтобы с ней соприкасалась только половина поверхности среза, Пааль наблюдал ясные изгибы в ту сторону, где не было контакта между верхушкой и колеоптилем. Отсюда он сделал вывод, что из верхушки колеоптиля выделяется особое вещество (или смесь веществ), которое он называет «носителем корреляции» (*Korrelationssträger*) и которое играет существенную роль как в регулировании роста колеоптиля вообще, так и в осуществлении фототропического изгиба. Это вещество, говорит Пааль, «при нормальных условиях распространяется из верхушки вниз равномерно по всем сторонам колеоптиля, но при освещении верхушки нарушается его образование, или происходит фотохимическое разложение, или, наконец, вследствие каких-то изменений в протоплазме затрудняется его передвижение, и при том в более сильной степени на лучше освещенной стороне. Следствием этого должно быть, конечно, уменьшение роста на соответствующей стороне и изгиб в сторону источника света».

Таким образом, в работе Пааля мы впервые находим ясное указание на связь между регулированием роста при помощи какого-то выделяемого самим растением вещества и фототропическими изгибами.

Напомним, что годом раньше (1917) такая же идея была высказана Дж. Лёбом относительно геотропических движений стебля. Преимущество концепции Лёба заключалось в том, что он ясно сознавал физиологическое сходство веществ, регулирующих рост растений, с гормонами животного организма.

Опыты Пааля с декапитированными колеоптилями, на которые были асимметрически насажены их верхушки, позволяли сделать вывод, что вещество, выделяемое верхушкой, ускоряет рост колеоптиля, так как сторона органа, снабженная этим веществом, всегда росла быстрее противоположной. Однако, обосновать этот вывод прямыми измерениями приростов Пааль не вытался. Такие опыты были поставлены несколькими годами позже Сёдингом (1923) и Холодным (1924). Первый экспериментировал с проростками овса, второй — с проростками кукурузы. В обоих случаях оказалось, что рост декапитированных колеоптилей значительно ускоряется, если на них насадить отрезанные верхушки тех же органов. В работе Сёдинга мы впервые встречаемся с термином «ростовый гормон» (*Wuchshormon*) в применении к веществу, выделяемому верхушкой колеоптиля. Несколько позже Бейер (1925) показал, что у проростков подсолнечника верхушечная почка (*plumula*) выделяет ростовый гормон подобно кончику колеоптиля у овса или кукурузы. Это представляло интерес в связи с указаниями Ч. Дарвина, что у проростков некоторых двудольных растений верхушки их стеблей по отношению к фототропической реакции играют такую же роль, как кончик колеоптиля у злаков.

Ч. Дарвин ставил свои опыты не только с надземными органами проростков, но и с корнями. Ему удалось установить, что при геотропических и других движениях корней их кончик выполняет ту же функцию, что и верхушка колеоптиля при его изгибах в сторону света. Эти данные встретили скептическое отношение со стороны многих физиологов, но были подтверждены Холодным (1906, 1908), который распространил выводы Дарвина и на хемотропические движения корня, существование которых Дарвину было еще неизвестно. Тот факт, что самые разнообразные «раздражения» воспринимаются только кончиком корня и что отсюда в зону роста передается импульс к определенному движению — изгибу, невольно вызывал предположение, что здесь, так же как в колеоптиле, мы имеем дело с выделением из верхушки какого-то регулирующего рост вещества (Холодный 1918).

Следует отметить, что передачу геотропического раздражения в колеоптиле изучал уже Бойсен-Иенсен (1911), при чем он пользовался теми же методами, какие были применены им при исследовании передачи фототропического стимула. Эти опыты привели Бойсен-Иенсена к выводу, что геотропическое раздражение, подобно фототропическому, может передаваться из верхушки колеоптиля в основную его часть и при отсутствии органической связи между этими частями, через сквозной разрез. Кроме того, он установил, что в горизонтально расположенном колеоптиле передача геотропического раздражения происходит по той его стороне, которая обращена вниз. Аналогичные опыты Бойсен-Иенсен ставил также с корнями лупина, гороха и конских бо-

бов; однако, положительных результатов ему не удалось получить.

Гораздо удачнее были опыты Сноу (1923). Приклеивая (с помощью желатины) отрезанные корневые верхушки к декапитированным корням конских бобов, этот исследователь у 60% своих опытных объектов наблюдал ясные (от 30° до 90°) положительные геотропические изгибы, тогда как у контрольных (просто декапитированных) корней изгибы (и в большинстве случаев слабые) наблюдались только у 12%.

Подобные же опыты, но без применения желатины, которая была заменена просто водой, ставились также с корнями различных других растений (кукуруза, синий люпин) автором этой книги (Холодный 1924), при чем в некоторых случаях наблюдались положительные геотропические изгибы, но недостаточно отчетливые. Так как отрезаемые при декапитации корневые верхушки состоят почти исключительно из нежной образовательной ткани — меристемы, которая скоро теряет свою жизнеспособность, будучи изолирована от источников питания, то представлялось весьма вероятным, что продукция ростового гормона в кончике корня должна прекращаться (после декапитации) гораздо скорее, чем в верхушке coleoptily, где меристема нет совсем и где в то же время имеются некоторые запасы питательных веществ в виде крахмала и других соединений. Естественно возникла мысль — попробовать заменить корневую верхушку этим более стойким образованием, т. е. насадить на декапитированный корень отрезанный кончик coleoptily. Такие опыты были поставлены вторым (Холодный 1924) и увенчались полным успехом. Оказалось, что корни кукурузы, снабженные верхушками coleoptилей того же растения и приведенные в горизонтальное положение, образуют в течение короткого времени интенсивные геотропические изгибы, часто превышающие по своей кривизне изгибы контрольных неповрежденных корней (см. рис. 13). Контрольные декапитированные корни в течение того же времени никаких изгибов не давали. Этот неожиданный и интересный результат ясно говорил, что корню для осуществления геотропической реакции, повидному, необходимо то же вещество, которое принимает участие, как регулятор роста, в фототропических и геотропических изгибах coleoptily и других надземных органов растения. Дальнейшие опыты показали, что это вещество не специфично: верхушки coleoptилей кукурузы, насаженные на декапитированные корни синего люпина, вызывали и у этих последних отчетливые геотропические изгибы (рис. 14), несмотря на то, что взятые для опыта растения относились к различным, далеко друг от друга отстоящим семействам.

При обсуждении результатов опыта с насаживанием верхушек coleoptилей на декапитированные корни нельзя было не остановиться на вопросе, почему одно и то же вещество, выделяемое

этими верхушками, проникая в зону роста горизонтально ориентированных органов, в одних случаях (у корней) вызывает положительный, а в других (у coleoptилей) — отрицательный геотропический изгиб, т. е. изгибы, направленные в диаметрально противоположные стороны. Так как тропизмы относятся к росто-

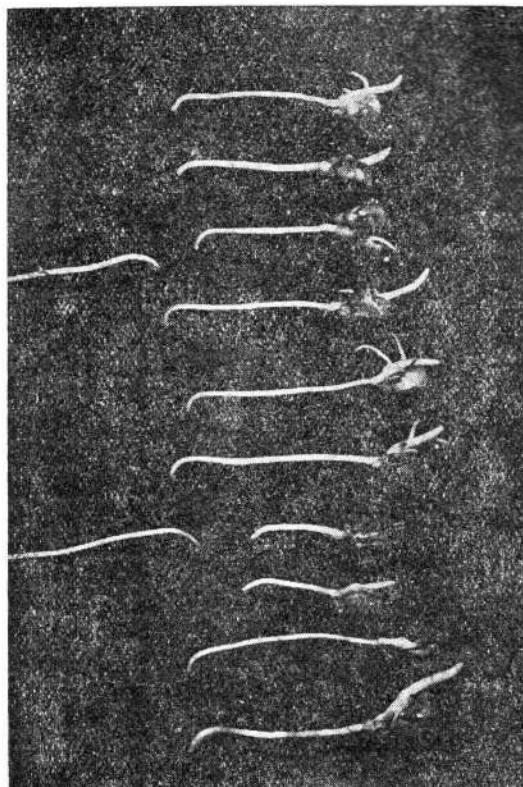


Рис. 13. Справа — десять проростков кукурузы с декапитированными корнями, на которые насажены верхушки coleoptилей того же растения. Слева — два контрольных неповрежденных $\frac{1}{2}$ корня. Продолжительность опыта $3\frac{1}{2}$ часа. По Холодному.

вым движениям, то естественно было обратиться к исследованию влияния, оказываемого выделением coleoptиля на рост корней, чтобы сравнить его с изученным раньше действием этого выделения на рост декапитированных coleoptилей. Оказалось, что декапитированные корни кукурузы, несущие на поверхности разреза верхушки coleoptилей того же растения, растут значительно медленнее, чем корни, просто декапитированные. Если прирост этих последних за 3—4 часа после декапитации

принять за 100, то прирост первых оказывается, в среднем, равным только 64; другими словами, наблюдается уменьшение скорости роста на 36%. Аналогичные опыты с декапитированными колеоптилями кукурузы обнаружили ускорение роста на 44%.

Таким образом, было установлено, что неодинаковой реакции на действие силы тяжести положительно- и отрицательно-

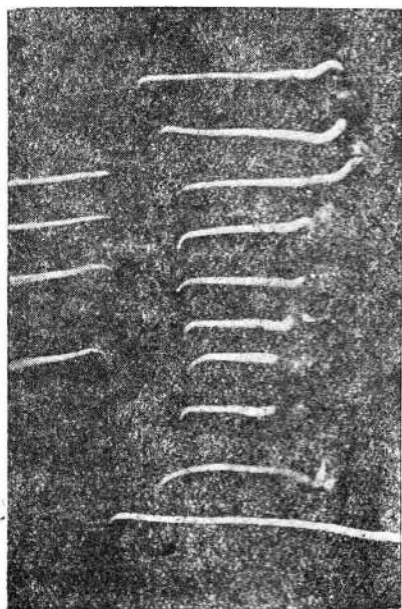


Рис. 14. Справа — десять проростков синего лупина с декапитированными корнями, на которые насажены верхушки колеоптилей кукурузы. Слева сверху — три декапитированных корня лупина, на которые вновь насажены их собственные верхушки; внизу — один контрольный неповрежденный корень. По Холодному.

геотропичных органов растения соответствуют столь же резкие различия в действии, оказываемом на рост этих органов ростовым гормоном из верхушек колеоптилей. А так как давно уже было известно, что геотропические изгибы этих органов объясняются тем, что рост одной стороны их (становящейся выпуклой) ускоряется, а рост другой (становящейся вогнутой) — замедляется, то естественно было заключить, что в основе как отрицательных, так и положительных геотропических изгибов лежит одно и то же явление, а именно накопление ростового гормона в клетках обращенной вниз стороны. В самом деле, у колеоптилей это явление должно было бы сопровождаться ускорением роста клеток с нижней стороны и, следовательно, изгибом всего органа вверх, у корней, наоборот, — замедлением роста клеток обращенной вниз стороны и, соответственно, изгибом вниз.

Такое представление о причинах различия геотропической реакции у положительно- и отрицательно-геотропичных органов растения сложилось у автора этих строк еще в 1924 г. в связи с только что описанными опытами его над корнями. Однако, чтобы придать своим выводам более общий и более достоверный характер, он считал необходимым поставить опыты еще и с такими объектами, относительно которых было известно, что их верхушки не являются специализированными органами «восприятия действия силы тяжести». К числу таких объектов принадлежат, напр., гипокотили многих растений: удаление верхушки не лишает их способности совершать нормальные геотропиче-

ские изгибы. С гипокотилиями синего lupina и были поставлены дальнейшие опыты автора (Холодный 1926).

Приступая к этим опытам, автор рассуждал следующим образом. Если любой отрезок в зоне роста гипокотилия способен к геотропической реакции и если, с другой стороны, верно предположение, что неравномерный рост различных сторон органа при изгибе связан с наличием в нем ростового гормона, то необходимо допустить, что по всей растущей зоне распределены элементы, выделяющие это вещество. Так как двигательная реакция осуществляется, главным образом, паренхимными клетками коры гипокотилия, которая является, таким образом, «моторной зоной» этого органа, то, исходя из аналогии с корнем и колеоптилем, в гипокотиле следовало искать клетки, выделяющие ростовой гормон, в тех тканях, которые не принимают непосредственного участия в двигательной реакции, т. е. в центральном цилиндре. Поэтому, чтобы произвести операцию, эквивалентную декапитации корня или колеоптиля, здесь нужно было удалить весь центральный цилиндр. Для этой цели был изготовлен особый металлический буравчик в виде тонкостенного полого цилиндра с острым режущим краем на одном конце. Диаметр этого буравчика был подобран так, чтобы он был чуть-чуть больше поперечника центрального цилиндра в растущей части гипокотилия. С помощью этого прибора, соблюдая известные предосторожности, можно было высверлить всю центральную часть из отрезка гипокотилия длиной около 3 см. При этом получались полые цилиндрики, стенки которых состояли обычно только из эпидермиса и паренхимы коры. Оперированные таким образом стрезки обнаруживали во влажной камере некоторый рост, хотя и значительно более слабый, чем контрольные, невысверленные. Однако, в горизонтальном положении оперированные гипокотили продолжали большей частью расти прямо, не обнаруживая никаких следов геотропической реакции. Если же в центральную полость их вводились отрезанные от колеоптилей кукурузы верхушки, то вскоре получались отчетливые изгибы вверх (см. рис. 15). Одновременно наблюдалось и значительное ускорение роста.

В тех случаях, когда высверленные гипокотили и без верхушек колеоптилей внутри их обнаруживали слабые геотропические изгибы, при анатомическом исследовании всегда оказывалось, что стенки их состоят не только из паренхимы коры, но содержат и часть центрального цилиндра с элементами флоэмы.

Таким образом, представлялось вероятным, что в неповрежденном гипокотиле lupina ростовой гормон выделяют какие-то элементы луба, напр., так наз. сопровождающие клетки, функция которых до сих пор точно неизвестна и которые обладают, подобно типичным клеткам выделительной (железистой) ткани, густой протоплазмой и большими ядрами.

II

Все описанные до сих пор опыты привели автора (Холодный 1926) к следующему представлению о сущности геотропической реакции растений. Во всех их органах, способных к ориентировочным ростовым движениям, зона роста их снабжается из того или иного источника особым веществом, регулирующим скорость роста их клеток. В coleoptиле и корне таким источником является их верхушка, в гипокотиле — некоторые клетки флоэмы. В нормальном для данного органа положении это вещество — ростовый гормон — распределяется равномерно по всей периферии зоны роста, вызывая одинаковые приросты различных ее сторон и поддерживая таким образом прямолинейный рост органа. Но если орган выведен из этого нормального положения, если, напр., корень или гипокотиль помещены горизонтально, то это равномерное распределение гормона нарушается. Сторона, обращенная вниз, получает теперь больше ростового гормона, чем противоположная, верхняя и, в зависи-

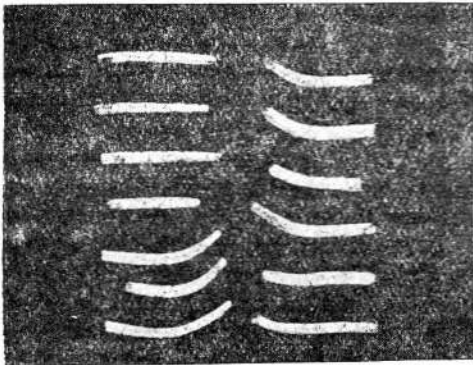


Рис. 15. Справа — шесть высверленных гипокотилей лупина (*Lupinus angustifolius*), из которых каждый содержит внутри по одной верхушке coleoptиля кукурузы. Слева, наверху — четыре высверленных гипокотилей лупина без верхушек coleoptилей; внизу — три контрольных невысверленных гипокотилей. Снято через 23 ч. после начала опыта. По Холодному.

мости от природы органа, реагирует на это либо уменьшением, либо увеличением скорости роста. В первом случае получается положительный, во втором — отрицательный изгиб.

На вопрос, в чем же заключается причина увеличения концентрации ростового гормона в нижней части органа, можно было пока дать только гадательный ответ. Автор, исходя из своих прежних исследований (1918), высказал предположение, что «в клетках коры под влиянием силы тяжести и в связи с неравномерным распределением различных фаз протоплазмы, а может быть, и других составных частей клетки, происходят какие-то физико-химические изменения, приводящие к тому, что клетки эти делаются физиологически-полярными в направлении действия силы тяжести». Эта именно полярность, по мнению автора, и является причиной увеличения скорости распространения ростового гормона в направлении сверху вниз¹⁾.

¹⁾ Явление физиологической полярности, индуцированной действием на ткани растения силы тяжести, в дальнейшем было действительно установ-

Несколько позже (1929) мною было выдвинуто предположение, что физико-химические изменения, обуславливающие физиологическую поляризацию тканей, сводятся к возникновению «электрической полярности», т. е. определенной разницы потенциалов между различно ориентированными сторонами органа. Это предположение было подтверждено опытами Браунера (1930), открывшего так наз. «геоэлектрический эффект», и легло в основу электрофизиологической гипотезы перемещения и распределения ауксина в растительных органах, разработанной Ф. В. Вентом (1932).

Таков был первый набросок гормональной теории, или гипотезы тропизмов, пока только в отношении ростовых движений, индуцируемых действием силы тяжести. Как мы видим, основная идея этой гипотезы, отличавшая ее от других, ранее высказанных в этой области предположений (напр., гипотезы Лёба), сводилась к тому, что различие в скорости роста различно ориентированных сторон органа объяснялось не действием специфического вещества, возникающего только в условиях «геотропического раздражения», а изменением в распределении наличного количества ростового вещества, или отклонением его нормального потока, равномерно охватывающего все стороны органа, к физически-нижней стороне. Эта гипотеза представляла, следовательно, дальнейшее углубление идей, высказанных Палем (1918). Ее основная особенность заключалась в том, что она отходила от традиционной и, по существу, лишенной реального содержания схемы «раздражение — возбуждение — реакция» и пробовала свести явления тропизмов к проблеме воздействия на растущие клетки особых химических веществ.

Естественно было попытаться распространить те же идеи на другие виды тропизмов. В отношении фототропизма это было вскоре сделано автором этих строк (Холодный 1927). Исходной точкой его рассуждений были при этом опыты Бойсен-Иенсена и Нильсена (1925), поставленные с целью проверить правильность предположений Пааля (1918) относительно возможных причин

лено некоторыми исследователями. Из новейших работ в этой области отметим интересные наблюдения Ботьеса (Botjes 1938) над томатами. Этот автор подтвердил указания Циммермана и Хичкока (Zimmerman and Hitchcock 1936), что томаты, выдержанные в течение нескольких дней в темноте, не содержат больше в своих органах никаких следов ростового гормона. Стебли таких растений перестают реагировать изгибами на геотропическое раздражение. Однако, если их привести на некоторое время в горизонтальное положение, а затем поставить снова вертикально и ввести в их ткани ростовое вещество (гетероауксин), то получается отчетливый геотропический изгиб. Отсюда Ботьес заключает, что в растущей части стебля под влиянием силы тяжести происходит поляризация тканей, которая при наличии достаточного количества ауксина и приводит к неравномерному распределению этого вещества и к неодинаковому росту противоположных сторон стебля. Вместе с тем эти наблюдения говорят о том, что явление поляризации возникает независимо от того, содержат ли ткани, подвергаемые действию геотропического раздражения, ростовой гормон или не содержат.

фототропических изгибов. Как мы уже указывали, по Паалю эти причины следует искать в том, что под влиянием света происходит задержка в образовании или передвижении выделяемого верхушкой вещества-регулятора или же фотохимическое его разложение, при чем все эти изменения должны быть сильнее выражены на ярче освещенной стороне. Отсюда следовало, что одностороннее освещение coleoptily должно сопровождаться уменьшением скорости роста клеток на стороне органа, обращенной к источнику света. С другой стороны, Бойсен-Иенсен из своих первых описанных нами ранее опытов (1911) сделал вывод,

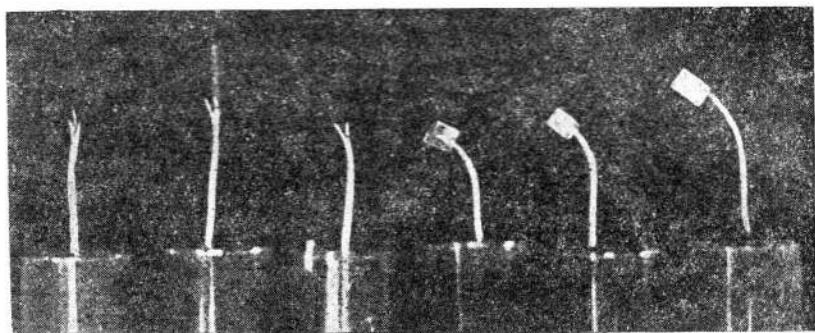


Рис. 16. Опыт Бойсен-Иенсена и Нильсена с расщепленными сверху coleoptильями овса. У трех растений слева была освещена только одна половина верхушки; у трех справа были освещены (сбоку) обе половины.

что «при положительном фототропическом изгибе передняя часть coleoptily сохраняет почти без изменения свою скорость роста». Это противоречие и послужило поводом к постановке новых опытов Бойсен-Иенсена и Нильсена. Верхушки coleoptильей овса расщеплялись посередине продольным разрезом, и между двумя их половинками вставлялась пластинка из тонкой листовой платины. Оперированные таким образом растения выставлялись затем на односторонний свет, при чем освещались только верхушки coleoptильей. В одних опытах свет был направлен параллельно, в других — перпендикулярно к платиновой пластинке. Согласно гипотезе Паалю, в обоих случаях следовало ожидать положительной фототропической реакции, так как необходимые для ее осуществления изменения, по Паалю, происходят в передней, обращенной к свету части органа. Между тем Бойсен-Иенсен и Нильсен наблюдали такую реакцию только в том случае, когда свет падал параллельно вставленной в надрез пластинке, т. е., когда обе половинки расщепленной верхушечной части coleoptily были освещены одинаково. Если же coleoptили располагались так, что лучи света были направлены перпендикулярно к поверхности платиновой пластинки, то фототропическая реакция отсутствовала или была еле заметна (рис. 16).

В другой серии опытов Бойсен-Иенсен и Нильсен пользовались декапитированными колеоптилями овса. После того как у колеоптилей были отрезаны верхушки (длиной около 4 мм), верхняя часть пенька расщеплялась продольным надрезом по середине, и в расщеп вставлялась платиновая пластинка таких размеров, чтобы свободная часть ее, выступающая из надреза вверх, достигала 5—6 мм. Затем по обе стороны от этой пластинки на поверхность среза колеоптиля симметрично насаживались две совершенно одинаковые верхушки таких же колеоптилей (рис. 17). Если теперь одна из них освещалась сбоку так, что свет был направлен перпендикулярно к платиновой пластинке, то получались отчетливые отрицательные изгибы, между тем как согласно гипотезе Пааля следовало ожидать, что колеоптиля либо образуют слабые положительные изгибы, либо даже останутся совсем прямыми.

Из всех этих опытов Бойсен-Иенсен и Нильсен делают вывод, что положительную фототропическую реакцию колеоптиля «ни в коем случае нельзя объяснить разрушением ускоряющих рост веществ на передней стороне освещенной верхушки колеоптиля, а скорее увеличением количества их на задней стороне той же верхушки». Распространяясь отсюда вниз по затененной стороне колеоптиля, эти вещества и вызывают здесь, по мнению авторов, ускорение роста, являющееся причиной фототропического изгиба.

Эти выводы представлялись в достаточной мере обоснованными. Однако, из них возникал новый вопрос: в чем заключается причина предполагаемого увеличения концентрации ростового гормона на теневой стороне верхушки колеоптиля? Является ли оно следствием увеличения продукции этого вещества выделяющими его клетками колеоптиля или же только результатом неравномерного распределения уже имеющегося, нормального его количества между двумя противоположными (по отношению к источнику света) сторонами этого органа? В цитируемой нами работе Бойсен-Иенсена и Нильсена этот вопрос совсем не ставился. Среди других же исследователей, работавших над тропизмами в то время, о котором здесь идет речь (1926—1927 г.г.), преобладал взгляд, что фототропические, геотропические и другие движения сопровождаются образованием особых веществ (Reizstoffe), ускоряющих или замедляющих рост, которым можно было бы дать название «тропогормонов». Такого взгляда придерживались Штарк, Градманн, Бейер и др. В противовес этому воззрению Холодный (1927), проанализировав описанные здесь опыты Бойсен-Иенсена и Нильсена, Брау-

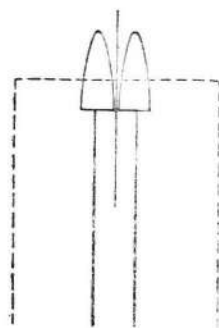


Рис. 17. Объяснение в тексте. По Бойсен-Иенсену и Нильсену.

нера (1922), Градманна (1925) и др., выдвинул гипотезу, отрицавшую существование тропогормонов и сводившую фототропические изгибы, так же как и геотропические, к изменениям нормального распределения ростового вещества в органах растений. Согласно этой гипотезе и в отличие от «теории фототропизма» Пааля, при одностороннем освещении верхушки колеоптиля выделяемое ею вещество — регулятор роста — не подвергается ни разложению, ни задержке в продвижении к базальной части органа. Под влиянием одностороннего освещения клетки колеоптиля (в освещенной зоне его) поляризуются, и вследствие этого непрерывно выделяемый верхушкой ростовой гормон начинает перемещаться от освещенной к затененной стороне значительно быстрее, чем в каком-либо другом направлении. Это и создает ту разницу в концентрациях ростового вещества на передней и задней сторонах органа, которую необходимо допустить, чтобы объяснить возникновение положительного фототропического изгиба.

В самом деле, все результаты опытов Бойсен-Иенсена и Нильсена легко понять, если принять изложенную нами гипотезу. В опытах с расщепленными сверху колеоптилями, у которых в надрез была вставлена платиновая пластинка, свет, падавший перпендикулярно к этой пластинке, не вызывал фототропических изгибов потому, что в этом случае не могли иметь места ни поляризация верхушки колеоптиля в целом, ни диффузия ростового гормона из передней (освещенной) половины в заднюю. В опытах с декапитированными колеоптилями, на которые были насажены две верхушки, отделенные одна от другой платиновой пластинкой, в передней, освещенной верхушке, очевидно, должны были происходить поляризация ее клеток и увеличение количества ростового гормона на теневой стороне. Но так как эта сторона соприкасалась с передним краем поверхности среза декапитированного колеоптиля, то передняя сторона колеоптиля, очевидно, должна была получать больше ростового гормона, чем задняя. Отсюда — ускорение роста этой стороны и отрицательный изгиб всего органа.

Столь же хорошо согласуются с нашей гипотезой и результаты более ранних опытов Бойсен-Иенсена (1911), обнаружившие, что передача фототропического «раздражения» совершается по теневой стороне колеоптиля и что положительный фототропический изгиб этого органа представляет собой результат усиления роста его задней стороны.

В эту же схему легко укладывались, наконец, и данные опытов Браунера (1922), который освещал декапитированные колеоптили с одной стороны, а затем насаживал на них не получавшие фототропического раздражения (находившиеся в темноте) их верхушки. Такие колеоптили обнаруживали затем (в темноте) отчетливую фототропическую реакцию. Очевидно, одностороннее освещение вызывало в пеньке такую же поляризацию, как и в

верхушке колеоптиля, вследствие чего ростовой гормон, поступавший в него из насаженной неполяризованной верхушки, скопился преимущественно на задней его стороне и вызывал здесь ускорение роста.

Относительно природы фотополяризации тканей колеоптиля при одностороннем их освещении в цитируемой нашей работе (Холодный 1927), опираясь на данные Уоллера (Waller 1900), Боза (1907) и Браунера (1927), было высказано предположение, что в основе ее лежит электризация тканей светом, так как упомянутые исследователи показали, что освещенная сторона органа становится электроотрицательной по отношению к неосвещенной.

Таковы были, в самых кратких чертах, основные контуры той «гормональной теории тропизмов», которая начала развиваться на основе классических исследований Ч. Дарвина и по существу, как мы видели, представляла собой развитие и углубление гениальной догадки, высказанной этим великим натуралистом по вопросу о природе передачи «фототропического раздражения» в органах высших растений. В построении фундамента этой теории принимал участие целый ряд исследователей, шедших по намеченному Ч. Дарвином пути. И если мы останавливались до сих пор, главным образом, на собственных работах, то для этого были объективные причины, поскольку в этих именно работах новая теория была впервые сформулирована с той четкостью и определенностью, которые обеспечили дальнейшее успешное развитие ее по самым разнообразным направлениям.

Заканчивая свою статью о ростовых гормонах и тропизмах у растений (1927), мы указывали, что в настоящий момент на наших глазах «из хаоса фактического материала постепенно выступают стройные очертания теории, которая обещает в недалеком будущем объединить на основе единого принципа и привести в порядок необозримое множество самых разнообразных экспериментальных данных».

Вент и Тиманн (1937) в своей книге о фитогормонах, цитируя эти строки, указывают, что заключающееся в них «предвидение» (prophetic statement) в значительной степени оправдалось. И это неудивительно. Курс, взятый почти 60 лет назад гениальным преобразователем биологии, оказался, как и следовало ожидать, правильным: об этом свидетельствуют как достигнутые уже успехи, так и переживаемое нами дальнейшее бурное развитие всего учения о росте и движениях растительного организма.

Очень важным этапом в развитии этого учения были блестящие исследования молодого голландского физиолога Ф. В. Вента, положившие начало длинному ряду работ, выполненных в той же лаборатории, в Утрехте, и посвященных изучению роли фитогормонов в росте и тропизмах растений. Первое

сообщение Вента¹⁾ по этому вопросу опубликовано вскоре после выхода в свет статьи Холодного²⁾, в которой была сделана первая попытка объяснить геотропические движения на основе гипотезы о накоплении ростового гормона в нижней части растущего органа под влиянием поляризации его тканей силой тяжести. Вент поставил своей целью изолировать ростовой гормон из верхушек колеоптилей овса. Исходя из опытов Пааля, который показал, что это вещество может диффундировать через довольно толстый слой желатины, Вент, чтобы извлечь ростовой гормон из срезанных верхушек, помещал их одну возле другой на поверхность пластинки из 10% желатины. Спустя час верхушки удалялись с пластинки, и желатина разрезалась на маленькие кубики. Нанося эти кубики на свежеедекапитированные колеоптили овса в таком положении, чтобы они соприкасались только с краем поверхности среза, Вент получал ясные изгибы в противоположную сторону, что свидетельствовало о наличии в желатине ускоряющего рост вещества.

Следует отметить, что подобный прием применялся уже и раньше различными исследователями (Штарк 1921, Зейберт 1925). В частности Зейберт примешивала к агару сок, выдавленный из верхушек колеоптилей, а затем испытывала кубики из этого агара на содержание в них ростового вещества тем же способом, каким пользовался и Вент. Однако, она наблюдала при этом только положительные изгибы (в сторону кубиков), очевидно, вследствие присутствия в соке колеоптилей каких-то других веществ, угнетающих рост клеток.

В дальнейших опытах Вент, приготовив желатиновые кубики, содержавшие ростовой гормон, помещал их на декапитированные колеоптили в таком положении, чтобы вся поверхность среза была покрыта желатиной, и приводил эти колеоптили в горизонтальное положение. Спустя 1,5 часа эти колеоптили образовывали нормальные геотропические изгибы, в некоторых случаях не уступавшие по интенсивности изгибам контрольных, неповрежденных растений.

Подводя итоги этим опытам, Вент высказывает предположение, что «причиной геотропической перцепции является полярное изменение в клетках колеоптиля. Ростовые регуляторы, вместо того чтобы равномерно распределяться при прямолинейном распространении их из верхушки к основанию, направляются больше к той стороне, которая во время геотропической стимуляции была обращена вниз». Как мы видим, это заключение полностью совпадает с тем, которое нами было сделано на основании наших опытов с декапитированными корнями и высверленными гипокотилиями (Холодный 1926).

1) F. W. Went, On growth-accelerating substances in the coleoptile of *Avena sativa*. Proc. Kon. Akad. Wet. Amsterdam, V. XXX, No 1. Communicated June 26, 1926.

2) N. Choldny, Beiträge zur Analyse der geotropischen Reaktion. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. LXV, H. 3 (Ausgeb. im Februar 1926).

На вопросе о причинах фототропической реакции Вент останавливается в другой своей работе («Wuchsstoff und Wachstum», 1928). Чтобы выяснить характер распределения ростового гормона в односторонне освещенной верхушке колеоптиля, он освещал некоторое время колеоптиль овса сбоку, а затем срезал их верхушки и помещал на две расположенные рядом одинаковые агаровые пластинки, отделенные друг от друга только тонкой прослойкой слюды. Верхушки располагались так, чтобы из одной половинки, обращенной во время опыта к источнику света, диффузия происходила в одну агаровую пластинку, а из другой половинки, находившейся в тени,— в другую пластинку. По истечении известного промежутка времени (от 70 до 122 мин.) верхушки снимались, а агаровые пластинки, имевшие продолговатую форму (2 мм × 12 мм), разрезались на равные участки, которые наносились сбоку на поверхность среза декапитированных колеоптилей. По интенсивности полученных изгибов можно было судить об относительном содержании ростового гормона в освещенных и затененных половинках верхушек. Оказалось, что содержание этого вещества в половинках, обращенных к свету, всегда значительно (более чем в 2 раза) уступало содержанию его в половинках противоположной стороны. В то же время количество ростового гормона, выделенное затененной половинкой, всегда превышало количество его, отдаваемое в агар половинкой контрольной неосвещенной верхушки колеоптиля.

Этот экспериментальный результат был существенным подтверждением гипотезы, высказанной нами по поводу опытов Бойсен-Иенсена и Нильсена (Холодный 1927). И вывод, к которому приходит Вент, также вполне совпадает с нашим. «Мы должны принять,— пишет он,— что вследствие падения интенсивности освещения в верхушке ростовое вещество, которое обычно направляется к основанию колеоптиля равномерным со всех сторон потоком, отклоняется в сторону и в течение некоторого времени движется в этом индуцированном направлении».

III

Гипотеза, предложенная Холодным и Вентом для объяснения тропизмов и коротко изложенная нами на предыдущих страницах, нуждалась, конечно, в дальнейшей разработке. Необходима была тщательная экспериментальная проверка отдельных ее положений и углубленный анализ установленных новых фактов. Большая работа в этом направлении была проведена рядом исследователей в последующие годы. Остановимся на более значительных из этих исследований.

Как мы уже указывали, Градманн, Штарк, Бейер и некоторые другие физиологи, работавшие над проблемой тропизмов, допускали, что наряду с ростовым гормоном, нормально выделяемым определенными клетками растительного организма,

в тех же или иных клетках под влиянием геотропического, фототропического и др. раздражений образуются еще особые вещества, тропогормоны, также обладающие способностью видоизменять скорость роста тех тканей, куда они проникают, что и является непосредственной причиной тропических изгибов. Это предположение доступно экспериментальной проверке. В самом

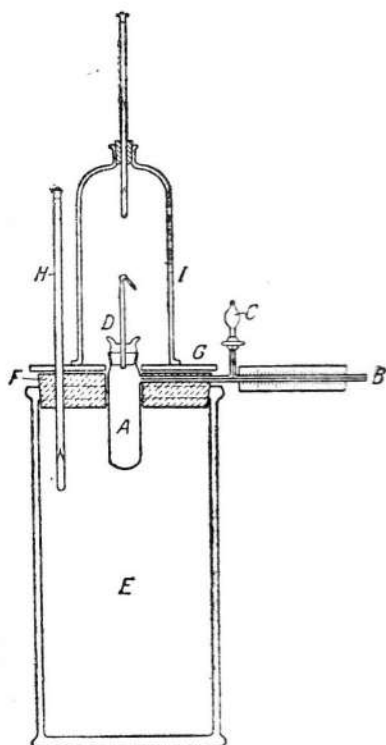


Рис. 18. Микропотометр.
По Холодному.

деле, если, напр., при геотропическом раздражении в стебле, помимо нормального количества ростового гормона, образуется еще некоторое дополнительное количество того же или иного вещества-регулятора, то скорость роста этого органа в вертикальном и горизонтальном положении должна быть неодинакова. Если, наоборот, тропогормонов не существует и различие в скорости роста различных сторон изгибающегося органа связано только с перераспределением наличного количества обычного ростового гормона, выделяемого и в состоянии покоя, то скорость роста органа должна быть совершенно независима от положения его в пространстве.

Решение этого вопроса затруднялось отсутствием надежных способов измерения приростов во время тропических изгибов. Для этой цели был выработан особый метод — микропотометрический (Холодный 1929). Сущность его заключалась в том, что отрезанный от проростка стебель или колеоптиль помещались в атмосферу, насыщенную парами воды, а поверхностью среза погружались в резервуар особого приборчика, построенного по типу обычного потометра, но снабженного очень узкой капиллярной трубкой, которая давала возможность отсчитывать весьма малые количества поглощаемой воды (рис. 18). Так как транспирации в этих условиях не было, то вся поглощаемая растением вода поступала в вакуоли растущих клеток и, следовательно, объем ее можно было принять равным увеличению объема растущего органа.

Точность этого метода довольно велика: он дает возможность отмечать количества воды, соответствующие увеличению длины органа на $\frac{1}{20}$ — $\frac{1}{30}$ мм.

Опыты велись таким образом, что исследуемый орган сначала некоторое время стоял вертикально, а затем приводился в горизонтальное положение. Сравнивая приросты в обоих положениях, можно было ответить на поставленный вопрос. Объектами опытов с геотропизмом были гипокотили синего люпина и подсолнечника. Оказалось, что эти органы и в вертикальном положении, и в горизонтальном, во время геотропического изгиба, растут с совершенно одинаковой скоростью.

Для опытов с колеоптилями овса пришлось применить микропотометр другого типа, гораздо более чувствительный, состоящий из очень тонкой капиллярной трубочки, на одном конце снабженной расширением, в которое отрезанный колеоптиль вставлялся своим основанием (рис. 19). Эти опыты (Холодный 1930) также показали, что скорость роста колеоптиля не зависит от его положения.

Кроме того, с колеоптилями овса были поставлены опыты, имевшие целью выяснить, не изменяется ли скорость роста этого органа во время фототропического изгиба. При этом, чтобы избежать нагревания, колеоптиль либо освещался с одной стороны в течение лишь нескольких секунд, а все остальное время находился в темноте, либо с самого начала опыта получал одинаковый свет с двух сторон, а затем с одной стороны свет выключался. И в этом случае никаких изменений роста всего органа в целом, связанных с образованием фототропического изгиба, не удалось подметить.

Из всех этих опытов со значительной долей вероятности можно было заключить, что ни геотропическая, ни фототропическая реакция не связаны с образованием каких-либо особых влияющих на рост веществ — тропогормонов — и что они не сопровождаются также заметными изменениями в продукции ростового гормона, нормально выделяемого теми или иными клетками растительных органов.

К такому же выводу пришел и Дольк (1930) в работе, посвященной взаимоотношениям между геотропизмом и ростовым гормоном. Он измерял приросты колеоптилей овса в вертикальном положении и в горизонтальном, во время вращения их на клиностате, и не мог обнаружить никакой разницы между теми и другими. Кроме того Дольк непосредственно сравнивал количества гормона, выделяемые верхушками колеоптилей, находившихся все время в вертикальном положении, и колеоптилей, получавших

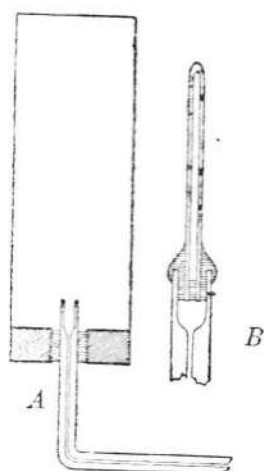


Рис. 19. Микропотометр для опытов с колеоптилями овса. По Холодному.

в течение 10 или 30 минут геотропическое раздражение, т. е. приведенных на это время в горизонтальное положение. Для сравнения верхушки колеоптилей срезались и помещались на 60 мин. на агаровую пластинку, которая затем разрезалась на блоки одинаковой величины. Эти последние помещались односторонне на поверхность среза декаптитированных колеоптилей, а затем измерялись изгибы, образовавшиеся вследствие проникновения ростового гормона из агара в ткани соответствующей стороны колеоптиля. Как показал Вент (1928), при такой постановке опыта интенсивность изгиба в известных пределах пропорциональна количеству гормона, содержащегося в агаре. В опытах Долька изгибы, вызванные верхушками с вертикальных и с горизонтальных колеоптилей, оказались совершенно одинаковыми.

Дольк исследовал также, как распределяется ростовой гормон в верхушках колеоптилей овса и кукурузы, находившихся некоторое время в горизонтальном положении. Для этой цели он пользовался тем же методом, какой раньше был применен Вентом (1928) при аналогичных опытах его по фототропизму. Срезавши с колеоптилей верхушки, Дольк помещал их на две агаровые пластинки, расположенные рядом и отделенные одна от другой только тонким лезвием «безопасной» бритвы, при чем все половинки верхушек, обращенные в время опыта вниз (нижние), находились по одну сторону лезвия, а все противоположные (верхние) — по другую. Спустя некоторое время определялось (методом Вента) содержание ростового гормона в обеих пластинках. Во всех без исключения случаях содержание гормона в нижних половинках оказалось значительно большим, чем в верхних (в среднем 62,5% и 37,5%¹). Дольк нашел, что такое распределение гормона в верхушке устанавливается уже через 15 минут после того, как колеоптиль приведен в горизонтальное положение, и исчезает спустя час после возвращения органа в нормальное положение. Таким образом, полярное распределение ростового гормона в верхушке колеоптиля под влиянием силы тяжести было доказано непосредственным опытом. Замечательно, что такое же распределение этого вещества (с тем же соотношением 62:38) наблюдалось и в цилиндриках, вырезанных из средней части колеоптиля, если они находились в горизонтальном положении и получали гормон извне через апикальную поверхность. Отсюда следует, что поляризация тканей колеоптиля силой тяжести происходит не только в верхушке, но и в других его частях, что должно, конечно, усиливать неравномерное распределение ростового гормона в зоне роста. Общий вывод, к которому Дольк приходит в результате своего обстоятельного исследования, сводится к тому, что геотропическая реакция у колеоптилей овса и кукурузы вполне

¹ Этот результат был впоследствии подтвержден Нэвиц и Робинсон (1933), получившими для нижней половинки несколько большую цифру — 73%.

может быть объяснена, на основе теории Вента и Холодного, изменениями в транспорте ростового гормона, связанными с переменной положения этих органов в пространстве.

У. Вебер (1931), исследуя рост и геотропические изгибы отдельных зон coleoptily у прорастающего ячменя, пришел к выводам, которые, по его мнению, противоречили теории Вента-Холодного. Однако, как показал Дийкман (1934), все установленные Вебером факты легко согласовать с этой теорией. К тому же, Вебер, регистрируя приросты и изгибы своих объектов с помощью кинематографического метода, не исследовал распределения в них ростового гормона.

Работа самого Дийкмана (1934) посвящена вопросу о взаимоотношениях между ростом и распределением ростового гормона при геотропических изгибах гипокотилей белого и синего люпина. Автор установил, что общее количество ростового гормона, образуемого этим органом, не зависит от действия силы тяжести, т. е. одинаково и в вертикальном, и в горизонтальном положении. Под действием силы тяжести изменяется только распределение этого вещества внутри органа, а именно нижняя половина его в горизонтальном положении получает настолько больше гормона, насколько меньше остается его в верхней. Разница в величине приростов верхней и нижней половины горизонтального гипокотыля, по данным Дийкмана, вполне соответствует установленным им различиям в содержании гормона. Таким образом, опыты этого автора являются хорошим подтверждением гормональной теории тропизмов Холодного и Вента.

Бойсен-Иенсен (1936) исследовал распределение ростового гормона во время геотропического изгиба в эпикотылях фасоли и конских бобов. Растущие части этих объектов расщеплялись вдоль двумя разрезами на три части, после чего из верхней и нижней части отдельно извлекался ростовой гормон по методу Тиманна — хлороформом с соляной кислотой. Содержание гормона в полученной вытяжке определялось количественно путем смешивания ее с отмеренным количеством агара, который затем испытывался обычным способом на декапитированных coleoptilyах овса. Оказалось, что в нижней части эпикотылей всегда содержится больше ростового вещества, чем в такой же по размерам верхней части, хотя это различие было не всегда достаточно велико, чтобы объяснить разницу в приросте соответствующих сторон неповрежденного органа. Причина этого несоответствия, по Бойсен-Иенсену, заключается, вероятно, в том, что ростовой гормон, как показал Боннер (1934), может находиться в клетках растений в двух формах: в активной, подвижной, и в неактивной, неподвижной форме. Обе они извлекаются хлороформом, при чем соляная кислота переводит и неактивную форму в активную. Так как, однако, эта часть извлеченного ростового вещества в неповрежденном стебле не оказывает никакого действия на рост, то весьма вероятно, что действительное со-

держание свободного ауксина в верхней и нижней половинах исследуемого органа как раз соответствует наблюдаемым отличиям в скоростях их роста.

Замечательно, что ненормальная геотропическая реакция, обнаруживаемая проростками некоторых растений в атмосфере, содержащей незначительную примесь этилена, также, повидимому, связана с особенностями распределения ростового гормона в органах этих проростков. Так, напр., эпикотили конского боба под влиянием этилена принимают вместо вертикального горизонтальное положение. По Ван дер Лаану (1934) это сопровождается накоплением ростового вещества в верхней стороне эпикотилиа, которая получает его значительно больше, чем нижняя.

Чтобы покончить с вопросом о геотропической реакции наземных, отрицательно-геотропичных органов, упомянем еще о некоторых случаях, которые представляют известные затруднения для изложенной здесь гормональной теории геотропизма. Бейер (1932) показал, что цветоносы одуванчика (*Tagetaxium*), гипокотили *Impatiens* и *Cucurbita*, а также стебли подсолнечника образуют геотропические изгибы еще некоторое время после того, как рост их в длину прекратился, при чем у подсолнечника эти изгибы сопровождаются сокращением верхней стороны стебля. Однако, как указывают Вент и Тиманн (1937), это явление может быть объяснено тем, что растительные ткани, достигшие известного возраста, нуждаются для поддержания роста в некотором минимуме ростового гормона (Дюбай — du Buy 1936). Объекты, с которыми работал Бейер, повидимому, находились именно в таком состоянии. Наличного количества ауксина, при равномерном его распределении, было недостаточно для поддержания роста во всех их клетках, сохранивших еще способность расти, но в горизонтальном положении, благодаря притоку ростового вещества к нижней стороне органов, концентрация его поднималась здесь выше предельной, и рост возобновлялся. Сокращение клеток верхней стороны в этих условиях могло быть просто механическим следствием сжатия, вызванного разрастанием противоположной, нижней стороны органа.

Более сложные явления наблюдаются при геотропических изгибах соломины злаков. Как известно, изгибы здесь осуществляются благодаря возобновлению роста нижней стороны листовых узлов. Как показал Шмитц (1933), эти узлы во взрослом состоянии не содержат ростового вещества, но оно появляется в узлах, если их привести в горизонтальное положение, при чем его можно обнаружить только в нижней половине узлов, где происходит рост. При вращении же горизонтально расположенных стеблей злаков на клиноstate ауксин образуется в клетках всего узла.

Таким образом, здесь мы, повидимому, имеем случай новообразования (или активирования) ауксина под влиянием геоиндукции, а не просто перераспределение его, как у других

лучше изученных объектов. Более детальные исследования, вероятно, прольют свет и на эту аномалию.

Обратимся теперь к корням. Здесь так же, как и при изучении надземных органов, существенное значение имеет вопрос, зависит ли скорость роста корня от положения его в пространстве. Этот вопрос исследовали Кибль, Нельсон и Сноу (1931), которые нашли, что корни проростков кукурузы при культивировании их во влажной камере растут быстрее в горизонтальном положении, чем в вертикальном. Однако, Холодный (1932) показал, что этот вывод неправилен и обусловлен дефектом метода: благодаря обильному увлажнению корней в опытах английских авторов верхушки их в вертикальном положении были окружены каплями стекающей вниз по корню воды, что вызывало замедление роста. Если устранить это явление, корни растут одинаково по всем положениям. К таким же результатам пришел и Нэвиц (1933).

Вопрос, как распределяется ростовой гормон в верхушке горизонтально расположенного корня, был впервые подвергнут экспериментальному исследованию Л. Хаукер (Hawker 1932). Корни *Vicia Faba* оставались на 3 часа в горизонтальном положении во влажной камере, а затем их декапировали. Срезанные корневые верхушки разрезались вдоль на две равные части так, чтобы отделить половину, которая в течение предыдущих трех часов была обращена вверх, от той, которая была обращена вниз. После этого «верхние» и «нижние» половинки помещались отдельно на 1 час на маленькие желатиновые кубики, по 4 половинки на каждый кубик. Тест-объектом на содержание ауксина в кубиках служили декапированные корни того же растения, которые все время росли в вертикальном положении. Кубики насаживались односторонне на поверхность среза этих корней, которые затем снова помещались во влажную камеру в вертикальном положении. Оказалось, что из корней, получивших желатину с выделением «нижних» половинок, 91,6% образовали изгибы, обращенные вогнутостью в сторону насаженного кубика, а из корней с желатиной от «верхних» половинок — только 66,6%. Интенсивность изгиба (отклонение от вертикали) у первых в среднем составляла 30,1°, а у вторых — 10,9°. Из этих опытов автор заключает, что в геотропически-индуцированном корне ростовой гормон накапливается в нижней половине его верхушки.

Аналогичные опыты с тем же объектом (корни *Vicia Faba*) ставил Бойсен-Иенсен (1933). Корни, находившиеся в горизонтальном положении 3,5—4 часа, декапировались, и верхушки их помещались (тоже в горизонтальном положении) на поверхность двух блоков из питательного агара так, как это изображено на рис. 20. Агар содержал декстрозу и минеральные соли.

По истечении 2—5 часов исследовалось содержание ростового гормона в блоках, находившихся в контакте с верхней и

нижней частью отрезанных корневых верхушек, при чем тест-объектом служили декапитированные колеоптилы овса. Оказалось, что верхние части верхушек выделяют почти в 2 раза меньше ростового вещества, чем нижние.

В других опытах Бойсен-Иенсен подвергал корни проростков боба действию центробежной силы (с ускорением $2g$) в течение 4 часов, а затем помещал срезанные верхушки на агаровые блоки так же, как в предыдущей серии опытов, но не в горизонтальном, а в вертикальном положении. Оказалось, что и в этом случае «нижние», т. е. более удаленные от центра вращения, части верхушек отдавали в агар приблизительно в 2 раза больше гормона, чем «верхние».

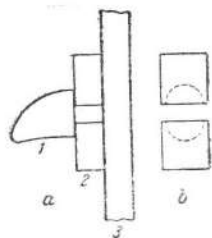


Рис. 20. Извлечение ростового гормона из горизонтально расположенной корневой верхушки. *а*: 1 — корневая верхушка; 2 — кубики агара; 3 — предметное стекло. *б*: Вид агаровых кубиков сверху, с отпечатками корневой верхушки.

По Бойсен-Иенсену.

Из всех этих опытов можно, по мнению Бойсен-Иенсена, с большой вероятностью сделать вывод, что «находящееся в корневой верхушке ростовое вещество под действием силы тяжести смещается вниз, вследствие чего нижняя сторона корня растет медленнее, чем верхняя».

Мы видим, что все эти экспериментальные данные, относящиеся к геотропическим движениям корней, находятся в полном соответствии с теорией тропизмов Холодного — Вента. В последнее время Фидлер (1936) указал на то, что изолированные корни кукурузы, культивируемые в стерильных условиях на искусственных питательных субстратах, спо-

способны образовывать геотропические изгибы, несмотря на то, что в них не удастся обнаружить ростовой гормон. Отсюда автор делает вывод о несостоятельности предложенной мною гормональной теории геотропизма.

В следующей главе мы разберем работу Фидлера подробнее, здесь же остановимся только на вопросе, насколько правильно его утверждение, что «корневая верхушка совсем не образует ростового вещества».

Фидлер пользовался методом, предложенным Бойсен-Иенсеном, т. е. извлекал ростовое вещество из отрезанных корневых верхушек, помещая их основаниями на 4 часа на поверхность агара с декстрозой. Агаровые кубики, содержавшие каждый выделения двух верхушек, наносились на декапитированные колеоптилы овса (по Венту); содержание в них ростового гормона определялось по интенсивности отрицательного изгиба. Оказалось, что верхушки, только что срезанные с корней неповрежденных проростков кукурузы, вызывают в среднем изгиб колеоптилы в 25° . Однако, после 24 часов культивирования на искусственном питательном субстрате, когда длина изолированного

корня достигала 7 мм, такая же проба давала изгиб всего только в 3,2°, а еще через 24 часа изгиб совсем не получалось.

Эти результаты говорят о том, что в условиях опытов Фидлера содержание ростового гормона в верхушке изолированного корня постепенно уменьшалось (по крайней мере, в течение первых 48—72 час.), падая ниже того предела, за которым оно еще может быть определено с помощью метода Вента. Заключать же, как это делает Фидлер, что «корневая верхушка совсем не образует ростового вещества», эти опыты не дают никаких оснований.

Вопрос о выделении ростового гормона корневой верхушкой, впервые поставленный автором этой книги еще в 1924 г., был тогда же решен им в положительном смысле. Однако, трудности экспериментирования с корнями и, в особенности, с изолированными корневыми верхушками, состоящими из нежной меристемы, привели к тому, что не у всех исследователей, работавших с этими органами, получались удовлетворительные результаты. Это было одной из причин, породивших большие разногласия в вопросе о продукции ростового гормона вегетационной верхушкой корня. Бойсен-Иенсен (1936), ван-Раальте (van Raalte 1937), Nagao (Nagao 1936—1938) и др. присоединяются к выводу об образовании ростового гормона в корневой верхушке. Вент (1932), Гортер (1932) и Тиманн (1934) придерживаются того мнения, что корневая верхушка не обладает способностью продуцировать ростовое вещество и сама получает его из выше лежащих органов.

Из трех названных сторонников этого последнего взгляда наиболее обстоятельно пытались обосновать его Гортер. Однако, ее работа страдает существенными методическими недостатками, и сделанные ею выводы совершенно не выдерживают критики (см. Холодный 1933, 1934). Вент высказывается против выдвинутого мною представления о корневой верхушке как об органе, продуцирующем ростовой гормон, только потому, что это представление противоречит его гипотезе о механизме распространения этого вещества в растительном организме. По Венту, растущая зона корня должна снабжаться ростовым гормоном не из верхушки, а сверху, из надземных органов, так как только это последнее допущение согласуется с установленным им распределением электрических потенциалов в различных органах высших растений и с предположением, что активная часть молекулы ауксина — ее анион — должна обязательно перемещаться в направлении возрастающего потенциала. Следует, однако, иметь в виду, что эта гипотеза Вента плохо согласуется с рядом фактов, позже установленных другими исследователями, и что в последнее время сам Вент склоняется к мысли о недостаточности предложенной им схемы для объяснения передвижения ауксина из одних частей растения в другие (см. монографию Вента и Тиманна о фитогормонах, 1937, стр. 104). Прямых опытов для ре-

шения вопроса о продукции ростового вещества корневой верхушкой Вент не ставил.

С более серьезным аргументом против предположения об образовании ростового гормона в верхушке корня мы встречаемся только в работе Тиманна (1934). Автор пользовался двумя различными методами. Он извлекал ростовое вещество из корневых верхушек овса непосредственно хлороформом и, кроме того, переводил его в агар (с декстрозой) путем диффузии, помещая отрезанные корневые верхушки основаниями на агаровые пластинки во влажной камере. В обоих случаях брались корневые верхушки длиной в 10 мм. Сравнивая количества гормона, выделенные из корней двумя указанными методами, Тиманн нашел, что метод диффузии никогда не дает больше гормона, чем простое экстрагирование, сколько бы часов ни находились отрезанные корни в контакте с агаром. Отсюда он и заключает, что «ростовое вещество не образуется в корневой верхушке, а только накапливается здесь, поступая сюда вследствие полярности своего движения». Полярность движения Тиманн трактует в этом случае в согласии с гипотезой Вента, как движение сверху вниз, т. е. от надземных частей растения к корню.

Нагао (1936) указал на большую ошибку, допущенную Тиманном при постановке его опытов и заключающуюся в том, что он оперировал со слишком длинными отрезками корней (10 мм). В самом деле, такие отрезки, охватывающие всю зону роста, включают в себя наряду с вегетационной верхушкой, которой приписывается функция гормонообразования, еще и ткани, потребляющие ростовое вещество. Поэтому метод диффузии, примененный к таким длинным отрезкам, не может дать нам никакого понятия о действительной продукции ростового гормона тканями кончика корня. Действительно, когда Нагао повторил опыты Тиманна с верхушками корней овса, имевшими в длину всего 2 мм, он нашел, что путем диффузии в агар с декстрозой из них в течение 6 часов можно извлечь ростового гормона в 2 раза больше, чем путем экстрагирования хлороформом.

Бойсен-Иенсен (1936) ставил такие же опыты с корневыми верхушками *Vicia Faba* и получил еще более значительную разницу: в течение 20 час. эти верхушки, имевшие в длину 4 мм, отдавали в подсахаренный агар ростового вещества в 21 раз больше, чем можно было извлечь из них хлороформом.

По мнению обоих названных авторов, их опыты, опровергая выводы Тиманна, позволяют заключить, что ростовой гормон действительно образуется в корневой верхушке.

Нагао (1937, 1938) повторил также опыты Фидлера с культивированием изолированных корневых верхушек в стерильных условиях на поверхности питательного агара. Объектами исследования были корни проростков подсолнечника, гороха и кукурузы. Питательный агар имел тот же состав, что и в опытах Фидлера, с одним только отличием: Фидлер вводил в свой субстрат,

кроме минеральных солей и декстрозы, еще дрожжевой экстракт (см. след. главу); Нагао не добавлял этого последнего. Содержание ауксина в корневых верхушках (длиною в 2 мм) определялось по методу Вента спустя различные промежутки времени (от 2 до 12 дней) после начала опыта. Во всех случаях было обнаружено значительное выделение ростового гормона из верхушек, находившихся на питательном агаре. Никакого ослабления этой функции с ростом корней нельзя было заметить.

Нагао не останавливается на вопросе о причинах различия между результатами его опытов и опытов Фидлера. Сопоставляя данные обоих этих авторов, нельзя, однако, не высказать предположения, что большое значение здесь могло иметь присутствие в питательных средах, которыми пользовался Фидлер, различных фитогормонов, вносимых с дрожжевым экстрактом, и в том числе гетероауксина. Не было ли связано ослабление продукции ростового гормона корневой верхушкой с поступлением в корень извне веществ, обладающих теми же физиологическими свойствами? Исследование этого вопроса представляет большой интерес и независимо от указанного противоречия между опытами Фидлера и Нагао.

То обстоятельство, что Гортгер и некоторые другие исследователи, пытавшиеся различными приемами обнаружить выделение ростового гормона из корневых верхушек, систематически терпели при этом неудачи, побудило автора этой книги тщательнее разработать методику соответствующих опытов (Холодный 1934). Оказалось, что лучше всего пользоваться для этой цели изолированными, т. е. отрезанными от мезокотилия и освобожденными от примордиального листа колеоптилями овса. Такие колеоптили реагируют на одностороннее действие ростового гормона более сильными изгибами, чем колеоптили целых проростков, так как их движениям не препятствует выполняющий их полость первый лист. Кроме того, они свободны от гуттации. Запас питательных веществ в тканях колеоптиля вполне достаточен для того, чтобы поддержать их рост на нужной высоте в течение промежутка времени, значительно превышающего длительность опыта. В последнее время Скуг (Skoog 1937) указал на то, что и «чувствительность» колеоптилей, отделенных от семени, к действию ауксина выше, чем у не отделенных.

На верхнюю поверхность среза изолированного колеоптиля насаживается с одной стороны испытываемая на выделение ростового гормона корневая верхушка. Если позаботиться о том, чтобы поверхность контакта с колеоптилем была достаточно велика и чтобы как колеоптиль, так и верхушка корня не испытывали в течение опыта недостатка влаги, то спустя 2—3 часа после начала опыта колеоптиль образуют отчетливые отрицательные изгибы. Особенно ясные результаты получаются при применении корневых верхушек кукурузы (см. рис. 21). Они вызывают изгибы, почти не уступающие по интенсивности тем, ко-

торые наблюдаются при одностороннем насаживании верхушек колеоптилей овса.

Такой результат всегда получается, если пользоваться для опытов свежесрезанными корневыми верхушками. Если же эти последние были срезаны часов за шесть до начала опыта, то при одностороннем насаживании их на декапитированные колеоптили овса изгибы уже не образуются. Это явление легче всего объяснить истощением запасов питательных веществ в корневой верхушке и прекращением продукции ростового гормона. Убедиться в правильности такого объяснения нетрудно. Для этого достаточно нанести на кончик корневой верхушки каплю питательной желатины, содержащей необхо-

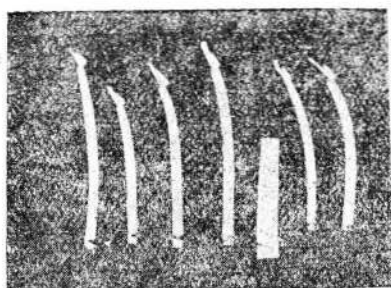


Рис. 21. Слева—четыре декапитированных колеоптилей овса с односторонне насаженными на них верхушками корней кукурузы. Справа—два таких же колеоптилей овса с верхушками колеоптилей овса. Снято через 4 часа после начала опыта. По Холодному.

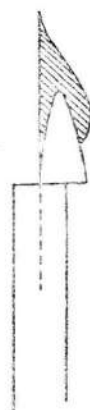


Рис. 22. Подкармливание корневой верхушки, насаженной на декапитированный колеоптиль. Сверху—капля питательной желатины. По Холодному.

димые минеральные соли и глюкозу (см. рис. 22). При таком «подкармливании» корневые верхушки продолжают выделять ростовое вещество еще в течение многих часов в количестве, достаточном для того, чтобы вызвать интенсивные отрицательные изгибы у декапитированных колеоптилей.

Ван-Раальте (1937) также поставил ряд опытов с целью выяснить, образует ли корневая верхушка ростовой гормон. Приведем один из них, который представляется нам особенно убедительным. Шестьдесят корневых верхушек (длиною в 5 мм) пятидневных проростков *Vicia Faba* были обработаны эфиром немедленно после отделения их от корней. Содержание ауксина в экстракте было определено по методу Вента. Другая группа из 60 таких же верхушек была помещена на 2 часа на поверхность агаровой пластинки, содержащей 10% глюкозы. Затем эти корневые верхушки вместе с агаром были также экстрагированы

эфиром, и в экстракте определено содержание ростового вещества. Количество ауксина в первой группе (из расчета на одну верхушку), выраженное углом изгиба колеоптиля, равнялось $5,6^{\circ} \pm 0,6$, во второй — $11,0^{\circ} \pm 0,6$.

«Из этого опыта,— говорит ван-Раальте,— можно сделать вывод, что действие гликозы заключается в увеличении количества ауксина в корневой верхушке». «Увеличение же количества ауксина в верхушке корня, отделенной от растения,— продолжает он,— можно объяснить только тем, что в ней имеет место продукция ауксина, т. е. синтез его из других веществ».

Таким образом, все описанные здесь опыты с корнями говорят против выводов Фидлера и, наоборот, укрепляют позиции гормональной теории геотропизма в применении ее к корням.

Подводя итоги всему, что мы знаем в настоящее время о геотропической реакции, по крайней мере в той более простой форме, в какой мы наблюдаем ее у ортотропных органов высших растений, мы можем сказать, что перераспределение наличного количества ростового вещества в зоне роста под действием силы тяжести является, повидимому, одним из важнейших, если не единственным средством, которым растение пользуется для осуществления этой реакции.

IV

Перейдем теперь к фототропизму. Здесь мы должны ожидать гораздо более сложных отношений, чем в случае геотропизма.

В самом деле, трудно найти другой внешний фактор, который оказывал бы на растительный организм столь разностороннее, многообразное действие, как свет. Причины этого многообразия заключаются как в природе самого света, так и в характере тех реакций, которыми растение отвечает на влияние этого мощного агента, играющего в его жизни первостепенную роль. В отличие от силы тяжести, свет может изменяться как по интенсивности, так и по качеству (спектральному составу). Известное значение имеют преломление, поглощение, отражение и рассеяние света внутри растительных тканей. С другой стороны, разнообразию фотохимических реакций, разыгрывающихся в сложном живом субстрате — протоплазме, соответствует столь же пестрая картина физиологических изменений, прямо или косвенно отражающихся и на фототропических движениях. Поэтому, какую бы большую роль ни играло в этих явлениях перемещение и накопление ауксина, вызванное фотополяризацией растительных тканей, необходимо считаться и с другими, вызываемыми светом изменениями в той сложной системе, где происходит образование, передвижение и использование ростового гормона. Свет может влиять и, несомненно, влияет на продукцию ауксина; он может быть причиной известных фотохимических явлений, связанных с изменением физиологической активности вещества. В то же время в самой протоплазме под влиянием света могут возни-

кать процессы, сопровождающиеся изменениями ее способности реагировать на действие ростового вещества. Явления осложняются еще и тем, что в освещаемых клетках могут иметь место и такие физико-химические изменения, которые непосредственно отражаются на их росте, без всякого отношения к регулирующей функции ростового гормона.

Посмотрим, в какой мере все эти факторы, по современным представлениям, принимают участие в осуществлении фототропических изгибов.

Мы уже упоминали об опытах Вента (1928), с помощью которых этот исследователь установил, что при одностороннем освещении верхушки coleoptily овса затененная сторона органа получает значительно больше ауксина, чем освещенная. Распределение ростового гормона между затененной и освещенной половинами верхушки coleoptily, по данным этих опытов, выражалось отношением 74:26. Количество света, которое получали верхушки ростков овса в опытах Вента, равнялось 100 метросвече-секундам (мсс). При таком освещении coleoptily образуют, как известно, положительный фототропический изгиб. Эта, так наз. первая положительная реакция наблюдается у coleoptiley овса, получающих (при одностороннем освещении) от 10 до 4000 мсс. Между 4000 и 40 000 мсс реакция становится отрицательной. Количество света от 40 000 до 1 000 000 мсс вызывает вторую положительную реакцию; свыше 10 000 000 мсс — третью. При переходе от положительной реакции к отрицательной и обратно coleoptиль совсем не обнаруживает фототропизма и остается прямым, несмотря на одностороннее освещение.

Возникает вопрос, сопровождаются ли эти перемены знака реакции соответствующими изменениями в распределении ростового гормона. Приводим несколько цифровых данных, относящихся к coleoptilyм овса, из работ Вента, Асана и ван-Овербека.

Количество света в мсс	Характер реакции	Распределение ауксина в %		Число исследован- ных расте- ний
		Освещен. сторона	Затенен. сторона	
0	Изгиба нет	49,9	50,1	120
20	Слабый положит. изгиб	41	59	24
100	Сильный положит. изгиб	26	74	48
500	"	36	64	48
1 000	"	32	68	120
10 000	Изгиба нет	49	51	24
> 10 000	Отрицат. изгиб	58	42	334

Мы видим, что при отсутствии фототропической реакции как у контрольных растений в темноте, так и у растений, индифферентных к одностороннему освещению (при 10 000 мкс), обе стороны колеогила получают приблизительно равные количества ауксина. При всех положительных изгибах больше получает затененная сторона, при отрицательных — обращенная к свету. Таким образом, здесь наблюдается хорошее совпадение между данными опыта и требованиями теории. Этот вывод касается, конечно, только общего характера (направления) фототропической реакции. В какой мере полученные цифровые данные отвечают и интенсивности наблюдаемых изгибов, сказать пока нельзя.

Из других объектов распределение ауксина при фототропических изгибах исследовалось у гипокотилей редьки (*Raphanus sativus*) ван-Овербеком (1933) и у эпикотилей фасоли (*Phaseolus multiflorus*) Бойсен-Иенсеном (1936). В обоих случаях оказалось, что затененная сторона органа получает значительно больше ростового гормона, чем освещенная. Бойсен-Иенсен, применивший при этих опытах тот же метод, каким он пользовался при своих опытах с геотропизмом, получил отношение 68:32. Ван-Овербек, работавший по методу Вента, нашел еще более резкую разницу в содержании ауксина между передней и задней сторонами гипокотыля *Raphanus* (85:15).

Заслуживают большого внимания также опыты ван-Овербека с цилиндриками, вырезанными из гипокотилей редьки. Такие цилиндрики помещались нижней поверхностью на два агаровых кубика, отделенных один от другого лезвием безопасной бритвы (рис. 23). На верхнюю поверхность среза односторонне насаживали агаровый кубик, пропитанный раствором ауксина, после чего цилиндрики либо оставлялись в темноте, либо освещались с той стороны, над которой находился кубик с ауксином. Спустя

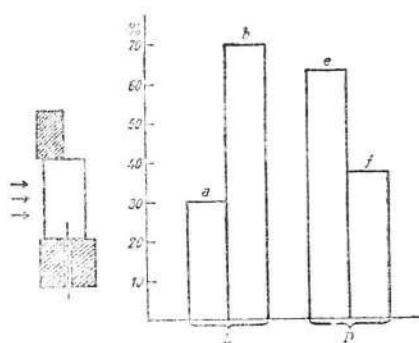


Рис. 23. Распределение ростового вещества, проникающего в цилиндрический отрезок гипокотыля редьки из односторонне насаженного на него агарового кубика с ауксином *D* — в темноте, *L* — при одностороннем освещении. Слева — схема опытов; стрелки указывают направление света; справа: *a* — количество ростового вещества, поступившее в нижний агаровый кубик из половины гипокотыля, обращенной к свету; *b* — количество ростового вещества, поступившее в агаровый кубик, расположенный прямо под верхним кубиком с ауксином; *f* — количество ростового вещества, поступившее в темноте в кубик, расположенный с противоположной стороны. Все эти величины выражены в процентах общего количества ростового вещества, содержащегося в обоих нижних кубиках. По ван-Овербеку.

некоторое время исследовалось содержание гормона в кубиках, находившихся в контакте с нижней поверхностью цилиндрика (по методу Вента). Оказалось, что в темноте передний кубик, как и следовало ожидать, получал больше гормона, чем задний, тогда как на свету разница (и при том более значительная) была в пользу кубика, соприкасавшегося с затененной стороной органа. Эти опыты вполне аналогичны описанным нами раньше опытам Браунера (1922) с декапитированными колеоптилями овса. Из них следует, что одностороннее освещение вызывает поляризацию тканей гипокотыля, под влиянием которой ток введенного извне ауксина отклоняется в сторону затененной половины органа.

В работе ван-Овербека, подтвердившей большое значение фотополаризации и перераспределения ауксина для образования фототропических изгибов, мы в то же время находим некоторые данные, говорящие за то, что в этом процессе известную роль играют и другие факторы. Гипокотили проростков редьки (так же как и многие другие органы растений) на свету дают значительно меньшие приросты, чем в темноте. Ван-Овербек, исследуя ближе причины этого явления, установил, что оно не связано с изменениями в продукции ростового гормона, так как семядоли *Raphanus*, являющиеся органами образования и накопления ауксина, в условиях его опыта и на свету, и в темноте выделяли одинаковое количество этого вещества. Другими опытами было установлено, что замедление роста на свету не может быть объяснено какими-либо нарушениями в передаче ауксина по тканям гипокотыля и не сопровождается снижением потребления его растущими клетками этого органа. Все это привело автора к выводу, что сущность «ростовой реакции на свет» (*Lichtwachstumsreaktion*) заключается в изменении способности органов растений (в том числе и гипокотыля) реагировать на действие ростового вещества. Ван-Овербек, как и другие представители голландской школы, склоняется к мысли, что свет непосредственно действует на клеточную оболочку, изменяя ее физико-химические свойства. Но так как оболочка растущей растительной клетки не представляет собой самостоятельного образования, а теснейшим образом связана с живой протоплазмой, то едва ли можно отделить действие света на протоплазму от действия его на оболочку. Кроме того, как мы вскоре увидим, позднейшие исследования привели к заключению о возможности частичной инактивации ростового гормона под влиянием освещения. Таким образом, вопрос о природе ростовой реакции на свет отнюдь не может считаться решенным.

Резюмируя свои выводы по вопросу о причинах положительного фототропического изгиба гипокотилей *Raphanus*, ван-Овербек указывает, что они заключаются не только в неравномерном распределении ростового вещества, но и в неодинаковой способности освещенной и затененной стороны этого органа реагиро-

вать на действие ауксина: затененная сторона в этом смысле более чувствительна, чем освещенная.

Можно ли распространить этот вывод и на другие растительные органы, способные к фототропическим изгибам, в настоящее время трудно сказать. У coleoptilia овса, по данным Вента (1928), фототропический изгиб верхней, апикальной части осуществляется главным образом благодаря замедлению роста освещенной стороны. Это было подтверждено исследованиями Дю-Бая и Нюрнбергга (1929, 1930), которые нашли, что при положительном фототропическом изгибе coleoptilia наблюдается слабое ускорение роста затененной его стороны и очень сильное замедление, а иногда и полная приостановка роста стороны освещенной. Таким образом, здесь повышение чувствительности к действию ауксина клеток затененной стороны едва ли могло бы иметь сколько-нибудь серьезное значение, тем более, что в верхних частях coleoptilia это вещество всегда находится в избытке.

Следует, впрочем, иметь в виду, что данные Дю-Бая и Нюрнбергга трудно согласовать с результатами микрофотометрических измерений Холодного (1930), который нашел, что coleoptilia овса во время фототропического изгиба тратит на рост столько же воды, сколько и при прямолинейном росте (в темноте или при двустороннем освещении). Этого, конечно, не могло бы быть, если бы изгиб coleoptilia к свету действительно сопровождался резким замедлением роста освещенной стороны без соответствующей компенсации этого изменения столь же интенсивным ускорением роста клеток, расположенных на противоположной стороне органа.

Одним из доводов в пользу неодинаковой «чувствительности» гипокотили редьки к действию ростового гормона на свету и в темноте для ван-Овербека были результаты его опытов с изгибами, которые образует этот орган, если после удаления семядолей вводить в него ауксин через обрезок черешка одной семядоли из насаженного здесь агарового кубика. На рис. 24 схематически изображена постановка такого опыта и его результаты. Как мы видим, на свету получались значительно более слабые изгибы, чем в темноте.

Позднее такие же опыты были поставлены ван-Овербеком (1936) и с coleoptiliaми овса. При этом он пользовался как ауксином, так и гетероауксином. Декапитированные coleoptilia, получавшие с одной стороны через поверхность среза раствор ауксина из асимметрично насаженного агарового кубика, вели себя так же, как гипокотили редьки, т. е. в темноте изгибались гораздо сильнее, чем на свету. В опытах с гетероауксином никакой разницы между освещенными и затемненными coleoptiliaми нельзя было обнаружить.

Пытаясь дать объяснение этому и другим фактам, описанным им в той же работе, ван-Овербек уже не ищет его в изменениях «чувствительности» растения к действию ростового гормона, а

обращается к данным об инактивировании ауксина и гетероауксина окислительными ферментами. Возможность разрушения этих веществ под влиянием энзимов, содержащихся в растительных тканях, была установлена уже раньше опытами того же автора (1935) и Корнманна (1935). В рассматриваемой нами работе (1936) ван-Овербек описывает несколько новых экспериментов, которые, по его мнению, говорят, во-первых, о том, что инактивирование ростовых веществ связано с окислительными процессами и,

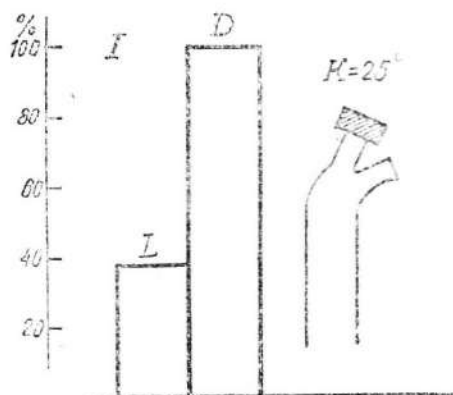


Рис. 24. Величина изгибов гипокоты редьки, вызванных действием ростового вещества на свету (L) и в темноте (D). По ван-Овербеку.

во-вторых, что гетероауксин в этом отношении более стоек, чем ауксин. Из мезокотыля проростка кукурузы вырезались участки, длиной около 5 мм. Одни кусочки вырезались из апикальной части мезокотыля, другие — из базальной. Затем и те, и другие помещались своими основаниями на 1,5 часа на влажную фильтровальную бумагу с целью удаления имеющихся в них остатков ростового гормона, а после этого переносились на поверхность кубиков, содержащих гетероауксин. Спустя 1 час кубики освобождались от отрезков мезокотыля, и определялось количество оставшегося в них гетероауксина (по методу Вента). Оказалось, что разрушается или инактивируется несравненно больше гормона в тех кубиках, которые находились под базальными отрезками мезокотыля. Исследование базальных и апикальных отрезков на содержание в них пероксидазы показало, что в первых активность этого фермента гораздо выше, чем в последних.

Отрезки колеоптилей овса, помещенные базальными концами на поверхность агаровых кубиков, пропитанных раствором ауксина или гетероауксина, также вызывали инактивирование некоторой части этих веществ, при чем за один и тот же промежуток времени (2 ч.) исчезало значительно больше ауксина, чем гетероауксина. Такой же эффект наблюдался и под влиянием отрезков гипокотыля редьки.

В опытах с отрезками колеоптилей овса и гипокотылей редьки исследовалось также влияние света и темноты на процесс инактивирования ростовых гормонов. Можно было бы ожидать, что свет, вызывающий замедление роста этих органов, усилит инактивирование ауксина. В действительности, однако, этого не наблюдалось. Во всех опытах с *Raphanus* на свету исчезало гораздо меньше ауксина, чем в темноте. Опыты с отрезками колеоптилей

овса дали в этом отношении противоречивые результаты: в одном из них больше ауксина было инактивировано на свету, в другом — в темноте.

Таким образом, насколько можно судить по этим опытам, интересное явление, установленное ван-Овербеком, повидимому, не имеет прямого отношения к фототропизму. Не следует, однако, упускать из виду, что внутри клеток неповрежденного растения процесс инактивирования ауксина может идти иначе, чем в условиях описанных нами опытов, и не исключена возможность, что в некоторых случаях это явление принимает известное участие в образовании фототропических изгибов. Здесь необходимы, конечно, дальнейшие исследования, тем более, что и самое явление ферментативного распада или инактивирования ростовых гормонов изучено еще очень мало.

В новейшей литературе мы встречаем указания на то, что свет, при известной его интенсивности и спектральном составе, также может вызывать инактивирование или разрушение ауксина, при чем этот процесс, повидимому, имеет чисто-фотодинамический характер и не зависит от деятельности каких-либо ферментов, но, по всей вероятности, усиливается благодаря наличию в клетках пигментов, в первую очередь каротиноидов, выполняющих в этом случае роль фотосенсибилизаторов.

Первые намеки на возможность такого влияния лучистой энергии мы находим уже в работе Вента (1928), хотя сам автор считал доказанным, что образовавшийся в растении ростовой гормон в дальнейшем не изменяется под действием света. Опыт Вента заключался в том, что колеоптили проростков овса, находившихся предварительно в темноте, освещались сверху в течение 10 сек. светом в 100 метросвечей. После этого они декапировались, и срезаемые верхушки помещались на агаровые пластинки — для извлечения из них ауксина. Верхушки, находившиеся некоторое время (30 мин.— 1 ч.) на одной пластинке, затем переносились на такой же промежуток времени на другую пластинку, и со второй — на третью. Содержание ростового гормона во всех этих пластинках испытывалось обычным способом и сравнивалось с количеством гормона, выделенного из неосвещенных верхушек. Оказалось, что во всех случаях указанное освещение вызывает заметное снижение количества выделяемого в агар ауксина, особенно значительное в течение первых 30 мин. после освещения (в среднем снижение на 28% по сравнению с неосвещенными верхушками). В течение следующего часа количество диффундирующего в агар гормона возрастает, приближаясь к норме.

Вент полагал, что это явление лежит в основе открытой Бляу «ростовой реакции на освещение», которая, как известно, у колеоптилей овса начинается снижением роста, наступающим минут через 20—30 после освещения, т. е. через промежуток времени, как раз достаточный для того, чтобы уменьшение ко-

личества выделяемого верхушкой ауксина оказало свое действие на расположенную значительно ниже зону максимальных проростов. Почему именно свет снижает выделение ростового гормона из верхушки, осталось невыясненным. Вент ограничивается предположением, что здесь мы имеем дело с изменением либо в продукции, либо в транспорте ауксина.

То же явление было ближе исследовано Буркгольдером и Джонстоном (1937). Главным объектом этих исследований были колеоптили овса и кукурузы, верхушки которых освещались (как до, так и после декапитации) светом от различных источников, при чем, в отличие от опытов Вента, растения получали большие количества лучистой энергии, измерявшиеся миллионами, десятками и сотнями миллионов метро-свече-секунд. В одной серии опытов освещались (сверху) неповрежденные колеоптили овса; после экспозиции верхушки их срезались и обычным способом (по Венту) испытывались на содержание ростового гормона. Оказалось, что длительное (2—2,25 ч.) освещение полным спектром ртутно-кварцевой лампы и ультрафиолетовыми лучами вызывает значительное снижение количества ауксина, выделяемого верхушкой. Освещенные верхушки выделяли в среднем не более 25% того количества, которое отдавали верхушки контрольных колеоптилей, находившихся все время в темноте. Можно было бы думать, что недостаток ауксина в верхушках опытных колеоптилей компенсируется избытком его в базальных их частях. Однако, при проверке это предположение не подтвердилось.

Большое число опытов было поставлено с отрезанными верхушками колеоптилей овса и кукурузы, которые помещались на стекло, покрытое влажной фильтровальной бумагой, и также освещались сверху. И в этом случае облучение большими количествами световой энергии вызывало заметное уменьшение выделяемого верхушками ауксина (до 54% от контроля для овса). При укорочении экспозиции или ослаблении силы света получался, соответственно, менее значительный эффект.

В аналогичных опытах с верхушками колеоптилей кукурузы, эти последние ставились как на стекло, так и на агаровые блоки, а затем освещались. Испытывались на содержание гормона в первом случае верхушки (целые или их половинки), во втором — агар. В обоих случаях было установлено значительное снижение количества ауксина, выделяемого освещенными верхушками, по сравнению с контрольными, находившимися все время в темноте.

Буркгольдер и Джонстон ставили опыты и с боковым освещением колеоптилей. При этом оказалось, что в верхушках неповрежденных колеоптилей овса общее содержание ауксина уменьшалось по сравнению с контрольными затемненными проростками и, кроме того, половинки их, обращенные к источнику света, выделяли несколько больше гормона, чем противополож-

ные. Несмотря на это, coleoptили изгибались к свету. С другой стороны, если боковому освещению подвергались отрезанные верхушки coleoptилей овса и кукурузы, помещенные в такие условия, что ауксин, выделяемый освещенной и затененной половинками их, собирался в отдельные агаровые блоки (рис. 25), то всегда оказывалось, что при общем снижении содержания гормона в верхушках, половинки их, обращенные к источнику света,

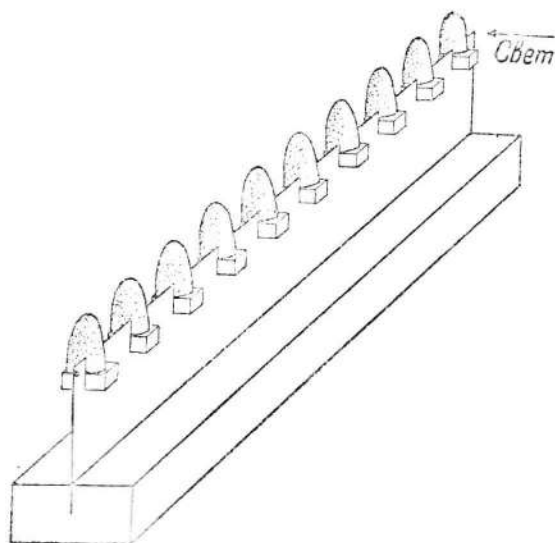


Рис. 25. Метод перевода ростового вещества из расщепленных и односторонне освещенных верхушек coleoptилей в агаровые блоки.
По Буркгольдеру и Джонстону.

отдавали в агар меньше ауксина, чем обращенные в противоположную сторону. К сожалению, в этих опытах верхушки получали больше света, чем в предыдущей серии (с неповрежденными ростками), и, следовательно, результаты этих двух серий опытов не вполне сравнимы. С другой стороны, то обстоятельство, что в опытах с неповрежденными coleoptилями освещенные половинки после экспозиции выделяли больше ростового вещества, чем затененные, хотя эти coleoptили образовывали положительные изгибы, заставляет задуматься над вопросом, не было ли такое распределение ростового гормона вторичным явлением, вызванным увеличением кислотности освещенных клеток и переходом неактивной формы ауксина в активную. Возможность такой активизации ростового вещества была установлена исследованиями Боннера (1934).

Интересны также опыты Буркгольдера и Джонстона с агаро-

выми кубиками, которые в течение 2 часов получали ростовой гормон из срезанных верхушек колеоптилей кукурузы или из отрезков стеблей табака, а затем в течение такого же промежутка времени освещались ртутно-кварцевой лампой. Такие же контрольные кубики агара с гормоном находились все это время в темноте. Оказалось, что гормон, находящийся в агаре, при облучении большими количествами света тоже инактивируется. Любопытно, что в опытах с табаком ростовое вещество инактивировалось в значительно большей степени, чем в опытах с кукурузой, и что степень инактивации зависела также от качества примененного агара.

Подводя итоги своим опытам, авторы приходят к заключению, что при высоких интенсивностях света, разрушающих ростовое вещество, этот фактор приобретает доминирующее значение, тогда как простое перемещение ауксина от освещенной стороны к затененной играет второстепенную роль. Наоборот, при низких интенсивностях разрушающее действие света слабо выражено, и на первый план выступает перераспределение наличного количества ростового вещества.

Конингсбергер и Веркайк (1938) повторяли опыты ван-Овербека (1936), применяя проростки овса, у которых приблизительно за 12 ч. до декапитации колеоптилей отрезались семена, по методу Скуга (1937) (*deseeded Avena-test*). Такие колеоптили, по данным Скуга, уже не способны к регенерации ростового вещества в апикальной части и, кроме того, обнаруживают более высокую чувствительность к ауксину. Декапитированные колеоптили снабжались сверху ростовым веществом из односторонне насаженных агаровых кубиков. Применялся раствор гетероауксина в концентрации 5×10^{-7} , ростовой гормон из верхушек колеоптилей овса и раствор очищенного ауксина из мочи, причем в обоих последних случаях подбирались концентрации, дававшие такой же физиологический эффект, как упомянутый выше раствор гетероауксина. Часть растений всех серий находилась в темноте, часть освещалась равномерно со всех сторон (путем вращения на вертикальной оси клиностата) светом в 1000 метросвечей в течение 5 часов. Эти опыты подтвердили данные ван-Овербека: колеоптили с гетероауксином давали одинаковые изгибы и на свету, и в темноте, тогда как у колеоптилей с ауксином свет вызывал уменьшение интенсивности изгибов в среднем на 37% (по сравнению с затемненными растениями).

Конингсбергер и Веркайк делают отсюда вывод, что свет вызывает инактивирование ауксина в клетках колеоптиля. Они ссылаются на исследования Кёгля (1936), которому удалось установить *in vitro*, что лактон ауксина-а, обладающий физиологической активностью, под влиянием ультрафиолетовых лучей становится неактивным, переходя в другое соединение, которое Кёгль назвал «люми-ауксин-а-лактоном». В свою очередь, ауксин-а, как известно, легко образует лактон, что по предположе-

ные изгибы. Это естественно приводит к мысли, что фототропическая реакция представляет собой функцию нескольких переменных, среди которых известную роль может играть и инактивирование ауксина.

Однако, необходимо иметь в виду, что ни в одной из перечисленных нами работ мы не находим пока данных, которые ставили бы вне всякого сомнения физиологическое значение этого нового фактора в фототропизме. Кёгль наблюдал превращение ауксина в неактивный люми-лактон только в том случае, когда облучение производилось ультрафиолетовыми лучами. Кониингсбергер и Веркайк не могли получить инактивирования ауксина в растворе, *in vitro*, пользуясь тем источником света, который они применяли при своих опытах с колеоптилями. Ввиду этого они выдвигают предположение, что, для инактивирования ауксина необходимо наличие каротиноидов, которые играют роль фотосенсибилизаторов. В этом пункте, следовательно, их взгляды приближаются к тем, которые развивает в последнее время Бюннинг. Здесь, очевидно, необходимы дальнейшие исследования, которые, несомненно, внесут много нового в наши представления о физиологической роли ауксина и о его превращениях в растительных тканях.

Заслуживает внимания указание Кониингсбергера и Веркайка, что декапитированные колеоптили овса образуют фототропические изгибы только в том случае, если они получают извне ауксин. При введении же вместо ауксина β -индолил-уксусной кислоты они не обнаруживают фототропической реакции. Отсюда можно было бы заключить, что высшие растения, при более сложных ростовых реакциях, не могут обойтись тем «суррогатом» естественного ростового гормона — ауксина, каким является более простой по своему химическому составу гетероауксин.

Однако, Лайбах (1938), повторивший опыты Кониингсбергера и Веркайка с тем же объектом (изолированные колеоптили овса), а также с гипокотиллями проростков огурца, получил совсем иные результаты. Этот автор пользовался ланолиновой пастой, содержащей водный экстракт из поллиниев орхидей, т. е. ауксин, и пастой с гетероауксином, концентрация которого подбиралась так, чтобы обе пасты давали одинаковые изгибы при нанесении их на боковую поверхность колеоптилей, т. е. обладали бы одинаковой физиологической активностью. Помещая ту и другую пасты на поверхность среза декапитированных колеоптилей овса или гипокотилей огурца, а затем освещая эти органы сбоку, Лайбах нашел, что и гетероауксин, и ауксин дают один и тот же эффект: в обоих случаях получались положительные фототропические изгибы приблизительно одинаковой интенсивности. Контрольные объекты, снабженные пастой без гормона, образовывали значительно более слабые изгибы, возникавшие благодаря наличию в исследованных органах некоторого небольшого количества ростового вещества.

Основываясь на этих результатах, Лайбах приходит к выводу, что опыты Конингсбергера и Веркайка недостаточны для доказательства инактивирования ауксина в растениях светом с большой длиной волны. По мнению автора, положительные фототропические изгибы органов высших растений объясняются, в первую очередь, не инактивированием ростового вещества на освещенной их стороне, а неодинаковым распределением его между освещенной и затененной сторонами.

Таким образом, вопрос о физиологическом значении инактивирования ауксина светом при фототропических изгибах нельзя еще считать окончательно решенным, и здесь необходимы дальнейшие исследования.

V

В физиологии движений растительного организма фототропизму и геотропизму всегда уделялось больше внимания, чем различным другим ростовым движениям. Вопрос о роли фитогормонов в этих движениях также лучше всего изучен в отношении фототропических и геотропических изгибов. Физиология этих явлений и послужила основой для гормональной теории тропизмов. Однако, нетрудно видеть, что и к другим видам тропизмов можно подойти с той же точки зрения.

Остановимся прежде всего на травматотропизме — изгибах, вызываемых механическими, химическими и иными повреждениями тканей в зонах роста растительных органов. Эти движения, открытые Ч. Дарвином и подробнее всего изученные им на корнях, выражаются в том, что орган, получивший местное, строго локализованное повреждение в какой-либо части зоны роста, изгибается либо в прямо-противоположную сторону (отрицательный травматотропизм), либо в ту, с которой нанесено поранение (положительный травматотропизм). Изгибы первого рода, отрицательные, можно наблюдать, напр., на корнях с односторонне поврежденной верхушкой. Примером положительно-травматотропических изгибов могут служить изгибы, образуемые колеоптилями овса, у которых верхушки с одной стороны повреждены надрезом или как-нибудь иначе. Гипокотили и эпикотили проростков различных растений при одностороннем поранении их также образуют обычно положительные травматотропические изгибы.

Под влиянием идей, которые развивал Габерляндт в своем учении о раневых гормонах, причину травматотропических изгибов вначале искали в образовании особых «раневых веществ» типа гормонов, обладающих способностью задерживать рост клеток. На этой точке зрения стояли Штарк (1921), Иост (1923) и многие другие. Действительно, не только поврежденные ткани растений, но и экстракты из них обнаруживают тормозящее влияние на рост колеоптилей овса и других объектов. Штарк

приготавливал вытяжку из измельченных кусочков колеоптиля, фильтровал ее, смешивал с 5% расплавленным агаром и после застывания готовил из него кубики. Эти кубики он насаживал затем односторонне на поверхность среза декапитированных колеоптилей овса — прием, который впоследствии был введен в широкое употребление Вентом для количественной оценки содержания ростового гормона в растительных тканях. В опытах Штарка колеоптили изгибались всегда в сторону насаженного кубика с вытяжкой — вследствие задержки роста с этой стороны.

Затруднением для этой теории является то обстоятельство, что корни реагируют на одностороннее повреждение верхушки отрицательными изгибами. Штарк пытался обойти его, высказывая предположение, что ростовая реакция корня на действие раневых веществ должна быть диаметрально-противоположна реакции колеоптиля и стебля, так как и на действие ростового гормона корень реагирует не ускорением, а замедлением роста.

Таким образом, здесь так же, как и в вопросе о причинах геотропических и фототропических изгибов, Штарк является сторонником теории тропогормонов: наряду с фото- и геотропогормонами, по его мнению, нужно допустить еще существование особых веществ, вызывающих травматотропические изгибы. Едва ли нужно доказывать, что такая теория, наделяющая растительный организм удивительной способностью отвечать на каждое внешнее «раздражение» выделением особого вещества, при чем все эти разнообразные вещества производят один и тот же эффект — либо замедление, либо ускорение роста, — что такая теория крайне неправдоподобна. Напомним также, что опытами целого ряда исследователей существование фото- и геотропогормонов не было подтверждено и что образование фототропических и геотропических изгибов оказалось возможным свести в основном к изменениям в распределении ростового гормона — ауксина. Нетрудно видеть, что и все описанные до сих пор изгибы, вызванные механическими, химическими и другими повреждениями растущих тканей могут быть объяснены изменениями в концентрации и в транспорте того же ростового вещества.

В самом деле, поперечные надрезы колеоптилей на некотором расстоянии от верхушки являются препятствием для нисходящего тока ростового гормона из верхушки и уже в силу этого должны вызывать уменьшение скорости роста поврежденной стороны и положительные изгибы. У корней одностороннее повреждение верхушки несомненно сопровождается ослаблением продукции и выделения ауксина из поврежденных тканей, что должно, в свою очередь, привести к ускорению роста соответствующей стороны в зоне вытягивания, так как эта сторона будет получать меньше задерживающего ее рост гормона, чем противоположная. Действие кашицы и вытяжки из сильно поврежденных тканей по всей вероятности связано с наличием в них

свободных ферментов, вызывающих инактивирование ростового гормона, о котором мы уже говорили выше. Такое же инактивирование ростового гормона может быть одной из причин изгиба в тех случаях, когда механическое повреждение захватывает значительную часть поверхности органа, напр., при удалении эпидермиса (путем соскабливания его) с одной стороны гипокотили проростков дубина, подсолнечника и других растений. Некоторую, хотя бы небольшую роль это явление может играть и при положительных травматотропических изгибах надрезанных колеоптилей.

Всякое повреждение живых растительных тканей сопровождается обычно возникновением разности электрических потенциалов между участком, получившим травму, и соседними неповрежденными. При этом поврежденное место становится электроотрицательным. Это явление представляет известную аналогию с тем, что происходит в тканях растений под влиянием одностороннего освещения или под действием силы тяжести. Давно уже известно, что освещенная сторона становится электроотрицательной по отношению к затененной, и что отрицательный заряд приобретает также верхняя сторона ортотропного органа, приведенного в горизонтальное положение, если сравнить ее с нижней. Замечательно, что в обоих этих случаях ток ростового гормона отклоняется к положительно заряженной стороне, вызывая здесь либо ускорение, либо замедление роста и соответственно отрицательный или положительный изгиб органа. Если исходить из этой аналогии, то отрицательный заряд поврежденной стороны органа должен служить причиной отклонения потока ростового гормона к неповрежденной стороне. В этом нельзя не видеть еще одной из причин, способствующих образованию как положительных так и отрицательных травматотропических изгибов.

Таким образом, не отрицая категорически возможности выделения из поврежденных тканей растения каких-либо веществ, действующих так или иначе на рост клеток, мы все же склоняемся к мысли, что для объяснения травматотропических изгибов, как положительных, так и отрицательных, вполне достаточно тех изменений в образовании, концентрации и передвижении ростового гормона — ауксина, которые прямо или косвенно связаны с травмой или иного рода локализованным повреждением растительного органа.

По данным Бюнинга (1927), Остергаута (1923 — 1928) и др. всякое механическое повреждение живой растительной ткани сопровождается более или менее глубокими физико-химическими изменениями в протоплазме клеток, как непосредственно затронутых повреждением, так и соседних с ними неповрежденных. Эти изменения, конечно, также могут отражаться на способности клеток реагировать на действие ростового гормона и на других физиологических их свойствах.

Мы видим, что траматотропические изгибы, изучение которых относится к патологической физиологии растений, представляют собой явления весьма сложные и что в различных случаях они могут иметь неодинаковые причины, среди которых, однако, действию ауксина как вещества, регулирующего рост, принадлежит, несомненно, одно из первых мест.

Большой интерес для гормональной теории тропизмов представляют опыты Браунера и Бюннинга (1930) над электротропизмом coleoptilia и корня. Явление электротропизма, впервые установленное Летеллье в 1899 г., заключается в том, что расту-

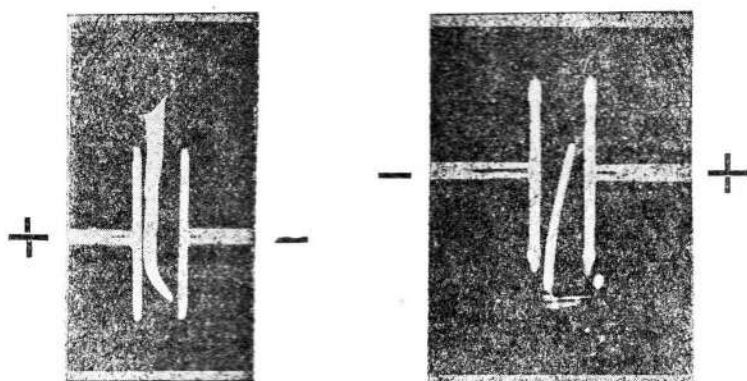


Рис. 26. Слева — электротропическая реакция корня *Vicia Faba* через 16 час. после начала опыта. Справа — электротропическая реакция coleoptilia овса через 130 мин. после начала опыта. Эл. напряжение поля 640 вольт на 1 см. По Браунеру и Бюннингу.

щие органы растений, помещенные в электрическое поле высокого напряжения, образуют изгибы либо к положительному, либо к отрицательному полюсу. Летеллье ставил свои опыты только с корнями *Vicia Faba* в поле с напряжением 192 вольта на 1 см и получил изгибы к отрицательно заряженному электроду. Браунер и Бюннинг пользовались тем же объектом и, кроме того, coleoptiliaми овса. Растения помещались вертикально между электродами, которыми служили две небольшие алюминиевые пластинки. Напряжение поля составляло 640 вольт на 1 см. Уже спустя 20 мин. после установки объектов в электрическом поле можно было наблюдать начало изгибов, при чем корень всегда изгибался к отрицательному, а coleoptиль к положительному полюсу. Через несколько часов изгибы достигали довольно значительной кривизны (см. рис. 26).

Нетрудно видеть, что эти результаты вполне отвечают тем, которых следовало ожидать, исходя из нашей теории тропизмов. В самом деле, смещение ионов внутри растительных тканей, обусловленное действием сил электрического поля, должно привести

к тому, что и в корне, и в coleoptile сторона, обращенная к минус-электроду получит положительный, а сторона, обращенная к плюс-электроду, — отрицательный заряд. В обоих случаях ток ростового гормона, отклоняясь к положительно заряженной стороне, вызовет здесь увеличение концентрации ауксина, что, в свою очередь, приведет к ускорению роста этой стороны в coleoptile и к замедлению — в корне.

VI

Все то, что мы знаем в настоящее время по вопросу о роли фитогормонов в ростовых ориентировочных движениях растений, если иметь в виду и те выводы, которые следует считать только «достаточно вероятными», можно свести к нескольким основным положениям.

1. В осуществлении тропизмов, — направленных движений, основанных на неравномерном росте различных частей органа, ростовому гормону — ауксину принадлежит весьма важная роль.

2. Основную причину этих движений у высших растений является неравномерное распределение ауксина между сторонами органа, различно ориентированными по отношению к внешней силе, вызывающей данное движение.

3. Это неравномерное распределение ауксина в тканях растущего органа обуславливается, повидимому, физиологической поляризацией их клеток в направлении действия соответствующей внешней силы, поляризацией, вызывающей «отклонение» нормального тока ростового гормона в ту или другую сторону от обычного пути.

4. Это явление (физиологическая поляризация тканей), в свою очередь, связано с возникновением в растительных тканях под действием внешних факторов (одностороннего освещения, силы тяжести и т. п.) и в направлении их действия разностей электрических потенциалов.

5. Ток ростового гормона всегда отклоняется к положительно заряженной стороне, где вследствие этого увеличивается концентрация ауксина.

6. Это увеличение концентрации ауксина в тканях одной стороны вызывает, в зависимости от природы органа, либо ускорение, либо замедление их роста и соответствующий изгиб всего органа.

7. Наряду с перераспределением ростового гормона, вызванным поляризацией тканей, некоторую (менее существенную) роль в осуществлении тропизмов, повидимому, играют также изменения в способности клеток реагировать на поступающий в них ауксин, а также, при известных условиях, ферментативный распад этого вещества и фотохимическое инактивирование определенных его дериватов.

Эти основные положения, которые и представляют собой

сущность современной теории тропизмов, являются на настоящее время более или менее общепризнанными.

Постепенное внедрение новых идей в физиологию движений растительного организма естественно сопровождалось пересмотром и переоценкой воззрений, раньше господствовавших в этой области. В частности, это коснулось так называемой «статолитной гипотезы» и теории фототропизма Бляу. Остановимся вкратце на некоторых относящихся сюда вопросах, естественно возникших при разработке гормональной теории тропизмов.

Согласно статолитной гипотезе Габерляндта и Немеца (1900), у высших растений имеются особые органы для восприятия силы тяжести. Такими органами являются parenхимные клетки, содержащие подвижные крахмальные зерна. Перемещаясь внутри клеток в направлении действия силы тяжести и оказывая давление на тот или иной участок постенного слоя протоплазмы, эти зерна, или статолиты, дают первый толчок к тем изменениям, которые, в конце концов, приводят к образованию геотропического изгиба. Такое действие статолитов предполагает, конечно, наличие в содержащих их клетках локализованной чувствительности к давлению: напр., клетки верхушки колеоптиля и корневого чехлика по Габерляндту могут воспринимать действие силы тяжести только в том случае, если крахмальные зерна давят на боковые их стенки; в крахмалоносном влагалище стебля такую чувствительностью наделены только тангентальные стороны клеток и т. п.

Гипотеза статолитов пользовалась в свое время большим успехом, так как она вполне отвечала общему направлению так называемой «физиологии раздражимости» немецкой ботанической школы конца прошлого и начала нынешнего столетия, в основе которой лежало уподобление движений растительного организма рефлекторным актам низших животных и которая не шла дальше простых аналогий в этой области. Никакого объяснения геотропическим движениям растений статолитная гипотеза, в сущности, не давала: она только заменяла вопрос о «раздражимости» целого органа не менее сложным вопросом о раздражимости отдельных клеток его. Методологически-неправильный подход к исследуемым явлениям делал все это направление довольно бесплодным. В частности статолитная гипотеза заводила проблему геотропизма в тупик, выхода из которого нельзя было найти, идя проторенными путями старой «Reizphysiologie». Все это было причиной постепенного упадка интереса к гипотезе, выдвинутой Габерляндтом и Немецем. Особенно сильный удар был нанесен ей гормональной теорией тропизмов, переводившей вопрос в совершенно новую плоскость и открывавшей широкие перспективы углубленного физиологического анализа этих явлений. Неудивительно поэтому, что с развитием учения о фитогормонах сторонники статолитной гипотезы предприняли ряд попыток вдохнуть в нее новую жизнь путем синтеза основных ее положений.

ний с представлением о фитогормонах, как регуляторах роста. Особенно большая работа в этом направлении была проделана Градманном (1925—1930). Работа эта, однако, оказалась настолько безуспешной и так мало отразилась на дальнейшей разработке проблемы тропизмов, что мы не сочли бы нужным уделять ей место на страницах наших «Очерков», если бы не то обстоятельство, что совсем недавно и сам Габерляндт (1937) выступил в защиту тех же идей (хотя в своей статье он почему-то совсем не упоминает о работах Градманна). В свое время эти идеи были поддержаны также Штарком (1927). Статья Габерляндта, впрочем, не содержит никаких экспериментальных данных. Автор ограничивается общими замечаниями по поводу невозможности объяснить с точки зрения современного учения о ростовых веществах действие силы тяжести на передвижение ауксина в растениях. По его мнению, необходимо допустить, что образование ростового гормона, обуславливающего геотропический изгиб, происходит в клетках-статоцистах под влиянием давления, оказываемого крахмальными зернами на чувствительную часть протоплазмы этих клеток. Таким образом, Габерляндт возвращается к идее геотропогормонов, казалось бы, окончательно уже похороненной современной физиологией. Так как в его статье мы не находим никаких ссылок на большую литературу этого вопроса, то остается допустить, что она просто упущена автором из виду так же, как и исследование Градманна (1925) — единственное, в котором можно было бы найти кое-какие точки опоры для экспериментального обоснования высказываемых Габерляндтом взглядов.

Градманн (1925), подобно Габерляндту, исходил из предположения, что основной причиной геотропических изгибов являются специфические вещества — гормоны, вырабатываемые в клетках-статоцистах. В вертикально расположенных стеблях, по его мнению, эти вещества отсутствуют; после перехода стебля в горизонтальное положение они образуются в нижней его половине, в клетках крахмалоносного влагалища, благодаря тому, что в этих клетках крахмальные зерна давят на чувствительную часть протоплазмы, расположенную возле наружных тангентальных их стенок. Проникая отсюда в паренхиму коры, эти вещества вызывают ускорение их роста и отрицательно-геотропический изгиб всего органа. Верхняя часть горизонтально расположенного стебля в образовании геотропического изгиба, по Градманну, активной роли не играет, так как в ней геотропогормоны не образуются: крахмальные зерна давят здесь на «нечувствительную» внутреннюю сторону клеток-статоцистов.

Мы не будем возвращаться здесь к вопросу о тропогормонах. Как мы уже видели (стр. 60—62), вопрос о их существовании, исследованный различными авторами, всеми ими был решен отрицательно. Рассмотрим только основной опыт Градманна, которым он пытался доказать правильность своих предположений.

Градманн работал со стеблями губоцветных и норичниковых, имеющими четырехгранную форму. Небольшие отрезки таких стеблей, вырезанные из зоны роста, помещались во влажную камеру горизонтально. Другие такие же отрезки разрезались вдоль на две равные части, и обе половины прикладывались к боковым сторонам первых, неразрезанных участков стебля в таком положении, что одна из них была обращена поверхностью разреза вниз, другая — вверх. В местах контакта эпидермис со всех отрезков был удален — для облегчения диффузии (рис. 27).

Из 190 поставленных так опытов в 108 (57%) центральный (неразрезанный) участок стебля образовал изгиб в левую сторону (см. рис. 27), в 35 (18%) — в правую. В остальных случаях (25%) изгиба в горизонтальной плоскости не наблюдалось. Этот результат, по Градманну, доказывает, что из «нижних» половинок в центральный отрезок (через боковую его поверхность) поступало больше ростового вещества, чем из «верхних». Эта разница, объясняется, по его мнению, ничем иным, как образованием в «нижних» половинках геотропического гормона.

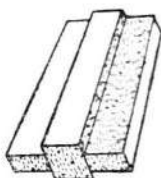


Рис. 27. Схема расположения частей стебля в опыте Градманна.

Спрашивается, как объяснить этот результат, если отбросить предположение об образовании геотропического гормона в «нижних» половинках, на что мы, по современным данным, имеем полное право, и допустить, что обе половинки стебля, и верхняя, и нижняя, выделяют одинаковое количество нормального ростового гормона, образуемого, по всей вероятности, флоремой. Мы думаем, что причину неодинакового влияния «верхней» и «нижней» половинок на рост соприкасающегося с ними цельного отрезка стебля, если считать этот факт установленным, нужно искать не в различной продукции ростового вещества, а в неодинаковом расположении поверхностей ранения обеих половинок. В самом деле, «нижняя» половинка защищена снизу неповрежденным эпидермисом, тогда как «верхняя» обращена вниз поверхностью разреза. В обеих половинках ростовой гормон вследствие поляризации тканей под действием силы тяжести скопляется именно у нижних поверхностей, откуда он поступает, в условиях опыта Градманна, в лежащий посередине отрезок стебля. Как мы уже указывали, говоря о травматотропизме, есть основания полагать, что в поврежденных тканях часть ростового гормона инактивируется под влиянием ферментов. Таким образом, из «верхней» половинки центральный неразрезанный участок будет получать меньше ростового вещества, чем из «нижней», даже и в том случае, если в обеих изолированных половинках он образуется в одинаковых количествах.

Другой аргумент в пользу своей гипотезы Градманн видит в

неодинаковой реакции верхней и нижней половинок стебля на действие силы тяжести. Действительно, если, напр., разрезать вдоль посередине гипокотиль лупина и расположить обе половины его горизонтально так, чтобы у одной поверхность разреза была обращена вниз, а у другой вверх, то эта последняя (нижняя) в течение нескольких часов образует нормальный геотропический изгиб, тогда как у первой (верхней) еще довольно продолжительное время нельзя заметить никаких признаков геотропической реакции, и только спустя 2—3 суток и здесь наблюдается отчетливый изгиб кверху. Градманн, опыты которого длились более короткое время, пришел к выводу, что «верхние» половинки совсем не реагируют на действие силы тяжести. Однако, это неверно. Реакция только запаздывает, и это запаздывание опять таки объясняется, с одной стороны, инактивированием ростового гормона у поверхности ранения, а с другой — просто отсутствием главного «органа движения», каковым в стебле является, несомненно, паренхима коры. С течением времени, когда рана начинает заживать и возле разреза частично регенерирует коровая паренхима, способность к геотропическим изгибам у верхних половинок восстанавливается.

Что у верхних половинок действительно ростовой гормон инактивируется благодаря ранению, легко показать следующим простым опытом. Возьмем отрезок гипокотыля лупина, измерим его и разрежем вдоль на две одинаковые части. Вставим их в две стеклянные трубки такой ширины, чтобы они, не препятствуя росту половинок, в то же время не позволяли им изгибаться, и затем расположим обе половинки горизонтально так, чтобы у одной поверхность разреза была обращена вверх, а у другой вниз. Если спустя несколько часов опять измерить длину обеих половинок, то окажется, что «нижняя» за это время дала значительно больший прирост, чем «верхняя». Так как обе половинки гипокотыля имеют одинаковое анатомическое строение, одинаковую площадь ранения, в одинаковой мере обеспечены питательными веществами и в течение опыта находятся в совершенно одинаковых внешних условиях, то объяснить различие в их приростах можно только неодинаковым положением раневой поверхности, т. е. опять таки, очевидно, инактивированием в верхних половинках ростового гормона, притекающего сверху к поврежденным клеткам нижней их стороны.

В пользу этого вывода говорит еще и такой факт. Если перед закладыванием половинок гипокотыля в трубки, у обеих у них осторожно соскоблить эпидермис, то в дальнейшем рост их происходит с одинаковой скоростью, — очевидно, вследствие того, что теперь и у нижних половинок ростовой гормон скопится в поврежденных тканях.

Мы видим, что все те явления, на которые пробовал опереться Градманн, находят гораздо более простое и естественное объяснение в основных положениях гормональной теории тропизмов.

Отметим еще один факт из наших опытов, который никак нельзя согласовать с предположениями Габерляндта, Градманна и др. сторонников статолитной гипотезы о важной роли крахмалоносных клеток в образовании геотропического изгиба. Описывая опыты с высверленными отрезками гипокотилей лупина (см. стр. 51), мы упоминали о том, что при известной ширине сверла получаются полые цилиндры, состоящие только из эпидермиса и паренхимы коры. Клеток крахмалоносного влагалища, в которых, по Габерляндту, должно происходить «восприятие геотропического раздражения» и, по новому варианту его статолитной гипотезы, образование геотропогормона, в таких цилиндриках часто совсем не остается. Тем не менее, если в полость цилиндрика поместить небольшой кусочек желатины или агарагара, пропитанный раствором ауксина, и затем укрепить этот цилиндрик горизонтально во влажной камере, то через несколько часов он образует отчетливый геотропический изгиб. Этот факт, легко объяснимый на основе нашей теории геотропизма, с точки зрения статолитной гипотезы совершенно не поддается объяснению.

Таким образом, попытку «синтеза» гормональной и статолитной гипотез геотропизма, предпринятую Градманном и поддержанную Габерляндтом и Штарком, следует признать совершенно не удавшейся. Статолитная гипотеза на современном этапе развития учения о тропизмах не может более претендовать на сколько-нибудь серьезное научное значение. Остается, однако, несомненный факт корреляции между способностью неповрежденных растительных органов реагировать изгибами на действие силы тяжести и наличием в определенных их клетках скоплений крахмальных зерен. Эти зерна при нормальных условиях, по видимому, не являются источником резервных углеводов. А так как они наблюдаются по большей части в непосредственной близости от тех клеток, которым мы приписываем функцию выделения ростового гормона, то невольно возникает вопрос, не имеют ли они все же некоторого отношения к этому процессу. Не существует ли какой-нибудь зависимости между накоплением крахмала и переходом ауксина из активного состояния в неактивное, связыванием его в такой форме, из которой он в случае необходимости может быть легко мобилизован? С этой точки зрения, крахмальные клетки — статоцисты Габерляндта — можно было бы рассматривать как места накопления и хранения запасов ростового гормона, обеспечивающих растению бесперебойный рост, а также регулирование роста при изменениях внешних и внутренних условий.

Впоследствии мы узнаем, что и в обычных вместилищах запасных питательных веществ, напр., в семенах различных растений, — всегда имеется значительное количество ростового гормона, поступившего сюда еще из материнского растения и переходящего в активное состояние при прорастании.

Все эти интересные вопросы заслуживают изучения, и успешное разрешение их, несомненно, было бы полезно для дальнейшего развития учения о фитогормонах.

VII

Перейдем теперь к другой физиологической теории, также стоящей в противоречии с некоторыми из основных положений современной гормональной теории тропизмов,— к теории фототропизма, разработанной голландским ученым Бляу на основе исследований над так называемой ростовой реакцией на свет (*Lichtwachstumsreaktion*). Объектами этих исследований были спорангиеносцы *Phycomyces nitens*, гипокотили *Helianthus globosus* и корни *Sinapis alba*. Если эти растения культивировать в темноте при постоянной температуре и влажности, то указанные органы их растут с более или менее равномерной скоростью. Но если их внезапно осветить со всех сторон светом одинаковой интенсивности, то скорость их роста спустя короткое время заметно уменьшается (у одних объектов) или увеличивается (у других). За этим первым колебанием обычно следует несколько других, постепенно затухающих, после чего рост становится снова равномерным. Это явление, впоследствии обнаруженное у целого ряда иных объектов, в том числе и у колеоптилей овса, Бляу назвал ростовой фотореакцией (*Photowachstumsreaktion*, или *Lichtwachstumsreaktion* позднейших исследователей).

Один и тот же объект обнаруживает более или менее сильную ростовую реакцию в зависимости от интенсивности и продолжительности освещения. По Бляу, каждая клетка и даже каждая часть одной и той же клетки реагирует на действие света самостоятельно. Поэтому при одностороннем освещении какого-либо растительного органа скорость роста противоположных его сторон изменяется неодинаково, что и приводит к образованию фототропического изгиба, в одних случаях положительного, в других — отрицательного,— в зависимости от соотношения скоростей роста этих сторон. Органы, не способные реагировать изгибами на одностороннее освещение, по Бляу, не обнаруживают и ростовой фотореакции.

Таким образом, согласно теории Бляу, ростовая реакция на свет представляет собой первичное явление, а фототропизм — вторичное, связанное с этой реакцией причинной зависимостью и неизбежно возникающее во всех тех случаях, когда неодинаковое в различных местах органа освещение сопровождается неодинаковой ростовой реакцией соответствующих его частей. В этом, по мнению Бляу, и заключается окончательное решение проблемы фототропизма.

Дальнейшее развитие учения о тропизмах, частично изложенное нами на предыдущих страницах, показало, однако, как поспешно и необосновано было это заключение Бляу. Его теория

в действительности не только не давала окончательного решения проблемы фототропизма, но заводила ее в тупик, откуда она была выведена только тогда, когда исследовательская мысль в этой области вернулась на старые дарвиновские пути и обратилась к завещанному нам Ч. Дарвином представлению о материальных носителях корреляций между различными частями растительного организма. В свете учения о фитогормонах открытая Бляу «ростовая реакция на свет», теряя значение «первичного явления», лежащего в основе фототропической реакции, сама требует объяснения, и на предыдущих страницах мы уже познакомились с несколькими попытками свести ее к тем изменениям роста, которые связаны с действием света на ростовой гормон или на способность клетки реагировать на приток ауксина.

Основное принципиальное расхождение теории фототропизма Бляу и гормональной теории Холодного-Вента заключается в том, что эта последняя рассматривает фототропические движения, как реакцию целого органа, как следствие вызванных односторонним освещением однородных изменений (поляризации) всех его клеток, связанных между собою анатомически и физиологически, тогда как первая трактует те же движения просто, как равнодействующую или алгебраическую сумму независимых одна от другой реакций отдельных частей того же органа. Теория Бляу может служить примером тех искусственных механистических построений, которые не могут способствовать действительному прогрессу физиологии, так как они не учитывают теснейшей внутренней связи и взаимодействия между отдельными частями организма, рассматривают организм не как целое, а как комплекс разнородных элементов, наделенных значительной степенью самостоятельности. В основе этой теории лежит, несомненно, методологически неправильный подход к организму.

Это принципиальное противоречие между двумя теориями побудило в свое время автора настоящих очерков предпринять экспериментальную проверку основных положений теории Бляу (Холодный 1933). Задача заключалась в том, чтобы выяснить, действительно ли между фототропическими движениями и ростовой реакцией на свет существует та тесная причинная зависимость, которую предполагает теория Бляу. К решению этой задачи можно было идти различными путями. Бейер (1928), напр., показал, что у односторонне освещенных колеоптилей овса при известных условиях можно получить ростовую реакцию на свет, не сопровождаемую фототропическим изгибом. Можно было, наоборот, искать таких условий, при которых растительный орган, реагируя на одностороннее освещение изгибом, в то же время не дает ростовой фотореакции. Этот последний путь и был избран нами при наших исследованиях.

Чтобы получить типичную ростовую фотореакцию, и Бляу, и все другие исследователи, работавшие в той же области, применяли один и тот же прием: растение, находившееся в темноте,

внезапно подвергали действию более или менее сильного света. Таким образом, растение как бы получало некоторый энергетический толчок. Невольно возникает вопрос, не был ли именно этот толчок причиной дальнейших колебательных изменений в скорости роста. Чтобы проверить это предположение, в наших опытах свет давался не сразу, а постепенно. Интенсивность его возрастала от нуля до той или иной предельной величины равномерно в течение довольно значительного промежутка времени (около часа).

Объектами этих исследований были, главным образом, изолированные колеоптили овса, в большинстве случаев целиком погруженные в проточную водопроводную воду комнатной температуры. Предварительные опыты показали, что в этих условиях колеоптили растут быстрее и равномернее, чем в воздухе при той же температуре, почти не дают нугаций, образуют нормальные фототропические изгибы, а на внезапное одинаковое по силе освещение с двух сторон отвечают типичной ростовой фотореакцией, которая выражается сначала в довольно резком замедлении роста, наступающем минут через 20 после включения света, а затем в постепенном увеличении скорости роста до первоначальной величины или даже несколько выше.

При постепенном переходе от темноты к длительному освещению с двух сторон одинаковыми по силе источниками света те же колеоптили или не дают никакой ростовой реакции, или обнаруживают реакцию не нормального типа: скорость роста вначале не уменьшается, как при внезапном освещении, а постепенно увеличивается параллельно с возрастанием интенсивности освещения. За этим начальным подъемом иногда следует довольно сильное уменьшение скорости роста, но часто никакой задержки роста не наблюдается, и колеоптиль продолжает расти с более или менее постоянной скоростью. Как правило, резкое падение приростов наблюдается в тех случаях, когда ему предшествует достаточно крутой подъем кривой роста. Если же при постепенном увеличении интенсивности освещения кривая роста поднимается медленно, то за ней следует столь же постепенное падение ее.

Если так же постепенно увеличивать силу света при одностороннем освещении колеоптилей, то они дают совершенно нормальные по интенсивности и по скорости образования фототропические изгибы. Измерение приростов (через каждые 20 мин.) в промежуток времени от начала опыта до появления заметного изгиба показывает, что и в этом случае ростовой фотореакции совсем не бывает или же она имеет атипичный характер.

Такие же результаты (в отношении роста и фототропических изгибов) были получены при опытах с колеоптилями целых, неповрежденных проростков овса, целиком погруженных в воду.

Если изолированные колеоптили или колеоптили целых проростков, погруженные в проточную воду или находящиеся про-

сто во влажной камере, освещать с двух сторон в течение короткого времени светом такой интенсивности, чтобы они получили от 200 до 12 000 метро-свече-секунд, то колеоптилы не обнаруживают никакой ростовой фотореакции. Тем не менее, при одностороннем кратковременном освещении той же интенсивности у этих колеоптилей образуются отчетливые фототропические изгибы, протекающие с нормальной скоростью.

Непосредственной причиной образования фототропического изгиба, по Бляу, является задержка роста органа, более сильная на ярче освещенной его стороне. Однако, такое объяснение оказалось пригодным только для одного из исследованных им объектов — стебля *Helianthus globosus*. Ни к спорангиеносцам *Phycomyces nitens*, ни к корням горчицы (*Sinapis alba*) его нельзя было применить: к корням потому, что при одностороннем освещении они образуют отрицательные изгибы, хотя равномерное освещение со всех сторон вызывает у них, так же как у стеблей *Helianthus*, уменьшение приростов; к спорангиеносцам — по той причине, что у них ростовая фотореакция имеет иной характер: она начинается с ускорения роста. Тем не менее эти органы обладают, как известно, положительным фототропизмом.

Бляу пытается обойти это затруднение, указывая, что и у корневой горчицы, и у спорангиеносцев *Phycomyces*, благодаря их тонкости, полупрозрачности и цилиндрической форме (в зоне роста), при одностороннем освещении стороны, противоположной источнику света, задняя, освещается лучше, чем передняя, вследствие конвергенции лучей; следовательно, здесь, согласно его теории, лучше должна быть выражена и ростовая фотореакция. При этом, однако, автор упускает из виду, что конвергенция лучей приводит к образованию узкой ярко освещенной полоски только в срединной части задней стороны органа; по обе стороны от этой полоски с той же задней стороны орган получает значительно меньше света, чем в соответствующих участках передней. Общее количество световой энергии, получаемое всей задней стороной органа, и у *Phycomyces*, и у *Sinapis* должно быть меньше, чем получаемое передней стороной, — вследствие частичного поглощения и отражения лучей внутри органа. Таким образом, если исходить из основных положений теории Бляу, согласно которой ростовая фотореакция всего органа представляет собой только алгебраическую сумму реакций отдельных его частей, то мы должны ожидать, что корни горчицы при одностороннем освещении образуют положительные изгибы, а спорангиеносцы *Phycomyces* — отрицательные. В действительности же наблюдается как раз обратное явление.

Неправильность рассуждений Бляу может быть обнаружена и прямым экспериментом. Декапитируем несколько изолированных колеоптилей овса и подождем, пока к ним возвратится способность реагировать на действие света фототропическими изгибами, что, как известно, наступает через 2,5—3 часа после де-

капитации. Затем наполним их полости водой, а чтобы вода не вытекала, приложим к верхним поверхностям среза небольшие кусочки влажной пергаментной бумаги. После этого установим колеоптили вертикально во влажной камере и осветим их с одной стороны. Так как колеоптили, наполненные водой, представляют собой довольно хорошие цилиндрические собирающие линзы, то на теневой стороне их мы увидим посередине узкую ярко освещенную полоску, как на спорангиеносцах *Rhizopus*. Если бы было правильно предположение Бляу, что направление изгиба зависит от распределения света на задней стороне органа, то мы должны были бы ожидать, что колеоптили, наполненные водой, либо образуют отрицательные изгибы, либо останутся прямыми, либо, наконец, изогнутся к свету, но значительно слабее, чем контрольные, содержащие внутри не воду, а воздух. Однако, опыты показали, что колеоптили с водой изгибаются к свету с такой же скоростью, как и контрольные, и не уступают этим последним по интенсивности фототропических изгибов. Очевидно, скорость и интенсивность фототропической реакции не зависят от того, как преломляется свет внутри колеоптиля и как освещены отдельные участки его задней стороны. Решающее значение имеет, повидимому, разница в общем количестве света, получаемом передней и задней половинами всего органа. Другими словами, колеоптиль реагирует на одностороннее действие света как целое, а не как комплекс отдельных, только внешне связанных между собой элементов.

Все эти экспериментальные данные говорят, конечно, отнюдь не в пользу теории фототропизма Бляу. Из них скорее можно заключить, что между ростовой реакцией на свет, описанной Бляу, и фототропизмом не существует причинной зависимости. Против внутренней связи между ними говорит и тот факт, что реакция Бляу становится заметной обычно значительно (на 20—30 мин.) раньше, чем начало фототропического изгиба.

Никто из исследователей, изучавших описанную Бляу фотореакцию растущих органов различных растений, повидимому, не сомневался в том, что она представляет собой действительно чисто ростовое явление. Между тем, если учесть все особенности этой сложной, своеобразной и «капризной» реакции, то невольно возникает сомнение в правильности такого взгляда. Ведь длина каждого растительного органа зависит не только от роста, но и от тургора составляющих его клеток, и от напряжения различных тканей, которое, как известно, обычно бывает далеко не одинаковым. В колеоптиле овса, напр., эпидермис находится в состоянии некоторого растяжения, тогда как внутренняя паренхима, наоборот, несколько сжата, т. е. клетки ее занимают меньший объем, чем тот, который они имели бы, если бы не испытывали сопротивления со стороны эпидермиса. Это неодинаковое механическое напряжение различных тканей колеоптиля, обуславливающее большую прочность всего органа в целом, за-

висит, повидимому, в конечном счете, от состояния протоплазмы соответствующих тканей. Если на колеоптиль овса, соединенный с микропотометром и помещенный во влажную камеру, подействовать парами серного эфира или какого-нибудь другого наркотика, то, как показали неопубликованные опыты автора этих очерков, длина колеоптиля сразу заметно увеличивается. На показаниях микропотометра это удлинение колеоптиля совершенно не отражается. Отсюда следует, что оно не имеет ничего общего с ростом. При очень малых дозах наркотика это явление слабее выражено, но зато имеет обратимый характер, что также говорит против ростовой природы его.

Наркотики в слабых концентрациях, как известно, уменьшают проницаемость протоплазмы. И если уменьшение проницаемости приводит к некоторому удлинению колеоптиля, то легко себе представить, что увеличение ее может вызвать диаметрально противоположный эффект. В литературе имеются указания на то, что освещение затемненных растительных тканей сопровождается увеличением проницаемости протоплазмы их клеток (см. работы Лепешкина, Браунера и др.). Следовательно, у нас есть основания ожидать, что переход растущего колеоптиля от темноты к свету вызовет некоторое временное сокращение его длины, связанное с изменением внутриклеточного давления в эпидермисе и, может быть, в других тканях. Весьма вероятно, что это явление играет некоторую роль в реакции Бляу и что она, следовательно, представляет собой не чисто-ростовую, а смешанную или даже (в некоторых случаях) чисто-тургорную фотореакцию. Результаты всех наших опытов по проверке теории фототропизма Бляу довольно хорошо согласуются с предположением о существовании такой тургорной фотореакции. Однако, для окончательного решения этого вопроса необходимы, конечно, специальные исследования.

ГЛАВА 4

ФИТОГОРМОНЫ И РОСТ

I

Физиология тропизмов была той областью, в которой зародилось учение о фитогормонах. Здесь были достигнуты им первые крупные успехи, и отсюда оно начало распространяться на другие отделы физиологии, постепенно охватывая все более и более широкий круг вопросов. Ближайшей задачей, которая естественно вытекала из «гормональной теории тропизмов», было выяснение вопроса о роли фитогормонов в росте. Необходимо было с этой точки зрения изучить рост различных органов растений, их тканей и отдельных клеток. Анализ роста клеток приводил, в свою очередь, к вопросу о механизме влияния фитогормонов на ее составные части, в особенности на оболочку, которой в классической физиологии роста растений всегда уделялось большое внимание как главному опорному элементу растительного тела. От роста оболочек, в конечном счете, как известно, в значительной мере зависят размеры и масса большинства растений, накапливающих органическое вещество преимущественно в форме целлюлозы и других составных частей своего «скелета». В настоящей главе мы остановимся на некоторых вопросах современной физиологии роста, поскольку они связаны с учением о фитогормонах.

Прежде всего можно спросить, является ли наличие в тканях и органах фитогормонов и, в первую очередь, ауксина непременным условием роста. Для решения этого вопроса необходимо было бы удалить из взятых для опыта растущих органов и тканей содержащийся в них ауксин, не нанося им серьезных повреждений, и затем поставить их в такие условия, в которых они получали бы все, необходимое им для роста, за исключением ауксина. Если бы оказалось, что в этих условиях роста нет, но что он немедленно возобновляется, как только в ткани будет введен ауксин, то это было бы достаточным основанием утверждать, что при полном отсутствии ауксина данный орган расти не может.

К сожалению, чтобы поставить такой опыт в широком масштабе, с различными растительными объектами, необходимо пре-

одолеть слишком большие трудности. Кроме того, в огромном большинстве случаев мы даже не знаем, в каких клетках растения и при каких условиях продуцируется ростовой гормон. Если учесть, что растительные ткани обычно никогда не достигают такой высокой степени физиологической дифференцировки, какую мы наблюдаем в организме животных, и что почти каждая живая растительная клетка при известном сочетании условий может быть возвращена к тому первичному, эмбриональному состоянию, в котором она становится способной выполнять целый ряд необычных для нее функций,—то нам станет ясно, с какими серьезными затруднениями встречается физиолог, поставивший своей целью выяснить, действительно ли у всех (высших) растений рост может идти только при наличии ауксина.

Поэтому не приходится удивляться, что до сих пор экспериментальные данные, относящиеся к этому вопросу, чрезвычайно скудны. В сущности, мы располагаем только несколькими опытами с колеоптилями овса, поставленными Дольком (1930) и Вентом (1935). Этот вопрос затронут также в недавней работе Эвери и Ла Рю (Avery and La Rue 1938).

Как известно, удаление верхушки колеоптиля сопровождается временной потерей чувствительности органа к фототропическим и геотропическим «раздражениям» и значительным замедлением роста, который в течение 2—3 часов после декапитации постепенно ослабевает, а затем начинает опять усиливаться. Ротерт (1893), впервые наблюдавший усиление роста и возвращение «чувствительности» у колеоптилей через определенный промежуток времени после декапитации их, объяснял эти явления «регенерацией физиологической верхушки». Действительно, Сёдинг (1923) показал, что подъем кривой роста у декапитированных колеоптилей овса приходится как раз на тот момент, когда их апикальные клетки начинают выделять ростовой гормон. Позже этот результат был подтвержден Дольком.

Если обезглавленные колеоптили овса декапитировать еще раз, спустя приблизительно 3 часа после первой декапитации, то они довольно продолжительное время не обнаруживают уже никакого роста (рис. 28, верхняя диаграмма). Если теперь ввести в них через поверхность среза ауксин, то рост немедленно возобновляется и скоро достигает почти 40% первоначальной скорости (рис. 28, нижняя диаграмма).

Вент (1935) на том же объекте измерял приросты только базальной его части, которая в течение первых суток наблюдения заканчивала свой рост и даже обнаруживала некоторое незначительное сокращение. Когда рост этой части прекращался, у опытных колеоптилей отрезалась вся верхняя часть, расположенная над измеряемым участком, и на поверхность среза наносилась паста, содержащая гетероауксин. Немедленно после этого наблюдалось возобновление роста оставшейся базальной части колеоптиля, при чем скорость роста увеличивалась в течение первых

20 часов, а затем опять начинала падать. Несколько аналогичных опытов описано Вентом и в его более ранней работе (1928).

Опираясь на эти данные, Вент пришел к заключению, что рост может происходить только при наличии ростового вещества («Ohne Wuchsstoff kein Wachstum»). Как мы видим, этот вывод покоится на очень узком экспериментальном базисе и при настоящем состоянии наших знаний является скорей гипотезой, нуждающейся в подтверждении на различных других объектах

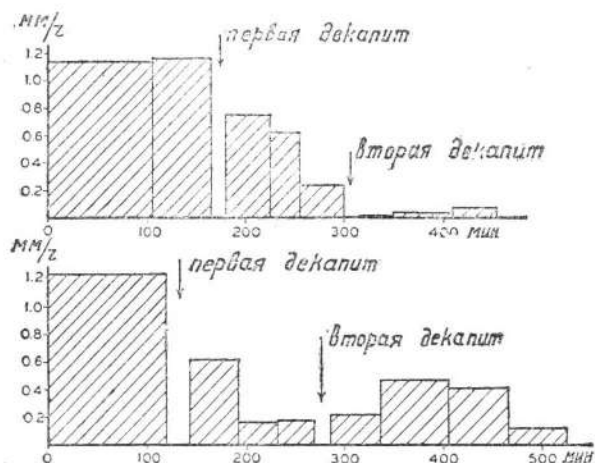


Рис. 28. Скорости роста coleoptилей овса в мм за час: сверху — рост после двух последовательных декапитаций; внизу — после второй декапитации в coleoptиль был введен ауксин. По Дольку.

и при иных условиях опыта. Не исключена возможность, что в некоторых, по крайней мере, случаях рост может происходить и при полном отсутствии ауксина и что ростовое вещество применяется растительным организмом только как средство для увеличения или уменьшения скорости этого основного физиологического процесса. К такому предположению склоняются Эвери и Ла Рю (1938) на основании своих опытов с изолированными coleoptилями овса, и к нему же приводят, как мы сейчас увидим, некоторые опыты с корнями.

Как было показано в предыдущей главе, ростовой гормон, выделяемый корневой верхушкой, в естественных условиях развития этого органа вызывает не ускорение, а замедление его роста. Это относится не только к тем «нормальным» концентрациям ауксина, которые создаются в растущих тканях корня благодаря выделительной деятельности его собственной верхушки, но и к более высоким, которые могут быть получены экспериментальным путем. Если, например, на апикальную часть неповрежденного корня кукурузы насадить одну или несколько отр-

занных верхушек колеоптилей того же растения (см. рис. 29), то, как показали опыты Холодного (1931), рост корня значительно замедляется или даже совсем прекращается на все время, пока из насаженных верхушек внутрь корня поступает дополнительное количество ауксина. То же самое можно наблюдать и у декапитированных корней.

Совсем иную картину дают аналогичные опыты с колеоптилями. У них с увеличением концентрации поступающего извне

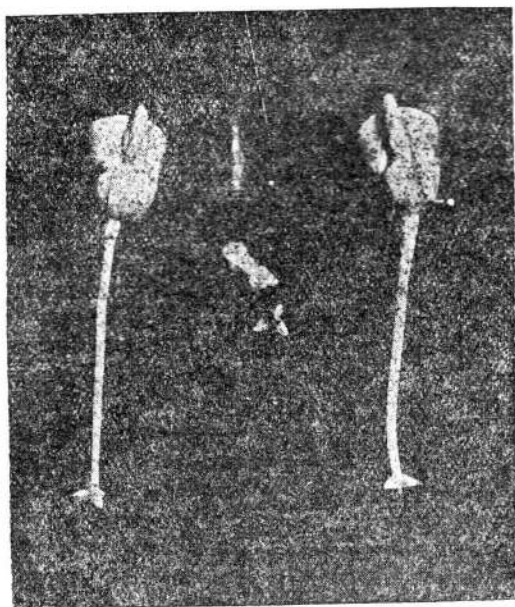


Рис. 29. Корни кукурузы с насаженными на них верхушками колеоптилей того же растения. По Холодному.

ростового вещества скорость роста увеличивается пропорционально концентрации гормона до известного предела, выше которого она уже не поднимается, несмотря на дальнейшее повышение концентрации (Тимани и Боннер 1933).

Таким образом, при физиологически-нормальных, т. е. обычно имеющих место в растительном организме, концентрациях ростового гормона колеоптиль и корень ведут себя диаметрально - противоположно. Это дало возможность, как мы видели, с одной стороны, подойти к объяснению неодинаковой реакции этих органов на действие силы тяжести, с другой, — сделать вывод

о существовании глубоких отличий в свойствах живого субстрата (протоплазмы) положительно- и отрицательно-геотропических частей растения.

В эти сложившиеся представления в последнее время пришлось, однако, внести некоторые коррективы, основанные главным образом на опытах с корнями, культивируемыми *in vitro* в изолированном состоянии в стерильных условиях на питательной среде, содержащей все необходимые для роста и развития этого органа минеральные и органические вещества. Из этих многочисленных работ мы остановимся на более интересных для нас (в связи с затронутым здесь вопросом) исследованиях Фидлера (1936) и Гейгер-Губера и Бурлета (1936).

Фидлер пользовался в основном разработанной Уайтом

(Whithe 1932 — 34) методикой культивирования корней на питательной среде, содержащей минеральные соли (на 1000 см³ дважды перегнанной дистиллированной воды Ca(NO₃)₂ · 4 H₂O 141,6 мг, Mg SO₄ · 7 H₂O 73,8 мг, KNO₃ 80,8 мг, KCl 64,9 мг, KH₂PO₄ 12,2 мг, Fe₂(SO₄)₃ 3,3 мг), глюкозу (20 г на 1 л) и 20 см³ отвара дрожжей. Прибавка дрожжевого отвара оказалась имеющей весьма существенное значение: корни, получавшие только минеральные соли и глюкозу, значительно отставали в росте от корней, получавших отвар дрожжей (на 30 — 50% за 14 дней). Автор объясняет это наличием в дрожжевом отваре витамина B₁, или анейрина, который по данным Кёгля относится к группе биоса, пантотеновой кислоты и ростового вещества, ускоряющего вытягивание клеток. Особенно хороший рост наблюдался на кварцевом песке, пропитанном питательным раствором. Прибавка к раствору агара (1%) также давала хорошие результаты. Хуже всего корни росли на жидком субстрате. Проветривание (пропускание воздуха через раствор) значительно улучшало рост и на жидкой среде.

Опыты ставились главным образом с корнями кукурузы. От проростков, выращенных из стерильных семян и в стерильных условиях, с соблюдением необходимых предосторожностей отрезались верхушки длиной в 4 мм и помещались в стерилизованный питательный субстрат. Как показали специальные опыты, более короткие верхушки давали значительно худший рост.

На рис. 30 схематически изображены начальные стадии роста корневой верхушки, помещенной на косую поверхность питательного агара в пробирке, через 4, 24 и 48 часов после начала опыта. На всех трех рисунках ясно виден постепенно

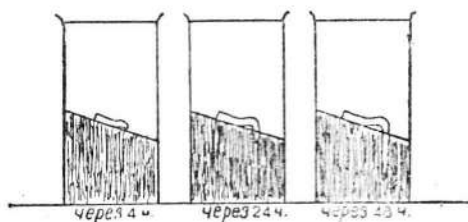


Рис. 30. Схематическое изображение роста изолированных корней в пробирках с питательным агаром. По Фидлеру.

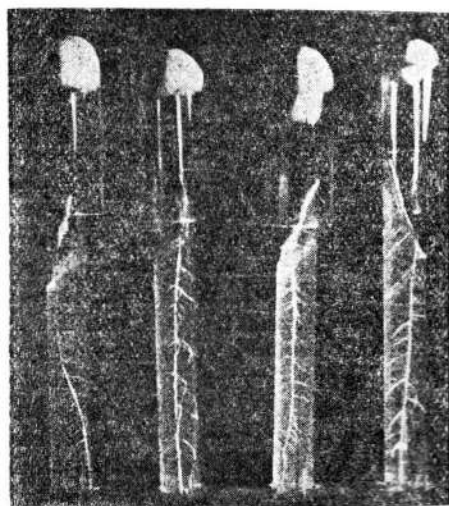


Рис. 31. Корни кукурузы, выросшие в течение 14 дней в 1% питательном агаре. По Фидлеру.

усиливающийся геотропический изгиб. На рис. 31 мы видим 14-дневные культуры корней кукурузы в 1% питательном агаре, с многочисленными боковыми ответвлениями. Корни имеют совершенно нормальный вид; межклетники их наполнены воздухом, вследствие чего поверхность корней представляется блестящей. Единственное отличие изолированных корней от корней, не отде-

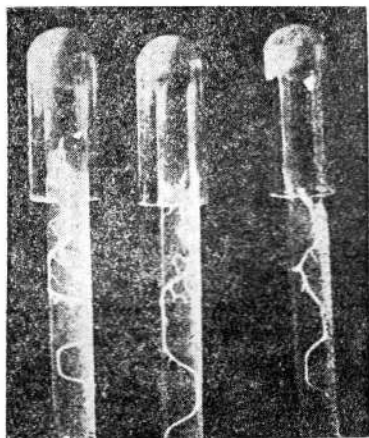


Рис. 32. Геотропические изгибы изолированных корней кукурузы. По Фидлеру.

ленных от семени, заключается, по Фидлеру, в том, что первые по всей своей длине несут корневые волоски. Суммарная длина главного и боковых корней в 14-дневных культурах Фидлера достигала почти 200 мм, при чем на боковые приходилось больше половины этой величины (около 110 мм). В одном из опытов, поставленном в особо длинной пробирке, 4-миллиметровая корневая верхушка кукурузы за 62 дня дала общий прирост 2 м 12,5 см, что соответствует ежедневному приросту в 34 мм. Отсюда можно заключить, что рост корней в условиях опытов Фидлера происходил более или менее нормально. В течение всего опыта корни не теряли также способности образовывать положительные геотропические изгибы: при перемене положения пробирки из вертикального в горизонтальное верхушка главного корня немедленно изгибалась вниз (рис. 32).

Таким образом, корни кукурузы в культурах Фидлера в отношении роста и движений не отличались заметно от корней проростков, развивающихся в нормальных условиях. Естественно возникал вопрос, существует ли между этими корнями такое же сходство и в содержании и распределении ростового гормона.

Чтобы решить этот вопрос, Фидлер определял количество ростового гормона, содержащегося как в целом корне (при культуре его *in vitro*), так и в различных частях его, пользуясь при этом методом Бойсен-Иенсена (извлечение ростового гормона из отрезанных верхушек подсахаренным агаром) и методом Тиманна (извлечение ауксина подкисленным хлороформом). Эти опыты показали следующее.

В верхушке изолированного корня кукурузы содержание ростового гормона по мере роста корня быстро падает. Ростовый гормон, выделенный двумя верхушками, длиною в 2 мм, отрезанными от корней проростков кукурузы в начале опыта, вызывал (при обычном испытании на декапитированных колеоптилях овса, по Венту) в среднем изгиб в $23,4^\circ$. Верхушки, отрезан-

ные от двух изолированных корней через 24 ч. после помещения этих последних на питательный агар, дали изгиб колеоптиля только в $3,2^\circ$. Еще через 24 часа, когда длина опытных корней в пробирках достигла 10 мм, верхушки их не вызвали уже у тест-объектов никаких изгибов. Определяя содержание ростового гормона в верхушке и в основной части изолированного корня в течение первых часов после помещения его на питательный субстрат, Фидлер нашел, что в отрезанном корне происходит быстрое передвижение ауксина по направлению от верхушки к поверхности среза. Здесь, у среза, по его мнению, ростовое вещество разрушается вследствие работы окислительных ферментов. В конце концов, ауксин исчезает и из базальной части корня. Однако, этот процесс можно значительно замедлить, если обмазать поверхность среза ланолином. Все эти факты, по мнению Фидлера, говорят за то, что рост и геотропические изгибы корня происходят без всякого участия ростового гормона и что верхушка корня не является органом, продуцирующим ауксин.

Однако, эти выводы Фидлера, по нашему мнению, нельзя признать убедительными. Как мы вскоре увидим, корень реагирует на такие слабые концентрации ростового гормона, которые уже не могут быть обнаружены обычным способом — с помощью декапитированных колеоптилей овса, по Венту. Недостаточная чувствительность этого метода (в особенности, в той первоначальной модификации, в какой применял его Фидлер) делает его совершенно непригодным для оценки содержания ауксина в органах, более чувствительных к этому веществу, чем сам колеоптиль. Весьма вероятно, что если бы Фидлер пользовался при своих исследованиях в качестве тест-объекта цветочными *Sephalaria* (по Сёдингу) или хотя бы изолированными колеоптилями овса (по Холодному или по Скугу), также обладающими более высокой чувствительностью, то ему удалось бы обнаружить присутствие ростового гормона и в изолированных корнях, культивируемых *in vitro*.

С другой стороны, необходимо принять во внимание что питательная среда, которую применял Фидлер, всегда содержала отвар дрожжей. По указаниям самого автора, в этом отваре находилось некоторое количество ростового гормона. И действительно, в настоящее время мы знаем, что гетероауксин представляет собой довольно обычный продукт жизнедеятельности дрожжевых клеток. Не исключена возможность образования ими и других веществ, обладающих сходными физиологическими свойствами.

Наконец, заслуживает внимания установленный Фидлером факт быстрого исчезновения ауксина из отрезанного и помещенного на питательную среду корня. Возникает вопрос, куда девалось это вещество после того, как оно достигло в своем базипетальном движении поверхности среза. По Фидлеру, оно здесь разрушается под влиянием окислительных ферментов.

Однако, прямых опытов для проверки этого предположения автор не делал. Между тем, удачные попытки перевода ростового гормона из отрезанных корневых верхушек в агар и желатину (Бойсен-Иенсен 1933, Холодный 1934 и др.) с несомненностью доказывают, что ростовой гормон, выделяемый верхушкой, беспрепятственно проходит через поверхность среза или, если и разрушается здесь, то далеко не полностью: значительная часть его выходит наружу. Следовательно, есть все основания предполагать, что и в опытах Фидлера ауксин, выделяемый корневой верхушкой и не находивший себе применения в укороченной зоне роста корня (4 мм в начале опыта), частично диффундировал через поверхность среза и окружающую среду. С этой точки зрения легко понять и результаты опытов Фидлера с обмазкой поверхности среза ланолином: непроницаемый для воды слой этого вещества естественно должен был препятствовать и диффузии ростового гормона в питательный раствор. Таким образом, этот последний (в опытах, где ланолиновой обмазки не было) должен был содержать, кроме гетероауксина дрожжей, еще и ауксин, выделенный самим корнем. В сумме оба эти вещества могли представлять собою запас ростового гормона, достаточный для поддержания роста корня даже в том случае, если бы его верхушка действительно перестала функционировать как орган, продуцирующий ростовое вещество.

Можно, однако, думать, что полного прекращения секреции ростового гормона верхушкой у изолированных корней не было: Фидлер указывает, что изолированные корни, подобно неповрежденным корням целых проростков, теряют способность образовывать геотропические изгибы, если у них отрезать верхушку. Это было установлено автором в ряде опытов с люпином, конскими бобами, кукурузой и горохом. Объяснить этот факт, отбросивши предположение о выделении ауксина верхушкой изолированных корней, едва ли возможно. Фидлер в поисках такого объяснения прибегает к гипотезе «плазматических соотношений» (*plasmatische Verhältnisse*) между верхушкой и остальной зоной роста, т. е. возвращается к этапу, давно уже пройденному «физиологией раздражимости» в ее историческом развитии. Не проще ли предположить, что в его опытах изолированные корни, в которых он не мог обнаружить ростовой гормон с помощью примененных им недостаточно точных методов, в действительности получали это вещество из корневой верхушки в количестве, вполне достаточном для осуществления геотропического изгиба? Это значило бы, конечно, что в нормальных, не поврежденных корнях ауксина производится гораздо больше, чем им необходимо для регулирования скорости роста и для образования тропических изгибов.

О неправильности выводов Фидлера говорят и недавно опубликованные данные Зегелица (Segelitz 1938). Этот автор экспериментировал с изолированными корнями проростков кукурузы.

Так же как и Фидлер, он культивировал их в стерильных условиях на питательном растворе Уайта с агаром (1%), но без добавления дрожжевого экстракта. Часть культур выставилась на свет, другие находились все время в темноте. В этих последних корни росли очень быстро, оставались тонкими и часто образовывали неправильные изгибы. На свету корни значительно медленнее и заметно утолщались; на геотропическое раздражение они всегда реагировали нормально, быстро образуя сильные положительные изгибы. Геотропическая реакция не ослабевала и после продолжительного культивирования корней на свету. Значительно слабее реагировали корни, культивируемые в темноте; иногда они вообще не образовывали геотропических изгибов. После выставления этих корней на свет рост их замедлялся, и у них наблюдались интенсивные положительные изгибы. Из всего этого автор заключает, что на свету в корнях образуется ростовое вещество и что, следовательно, в опытах Фидлера, у которого культуры с корнями также подвергались действию света и зеленели, корни, несомненно, содержали некоторое количество ауксина. И если Фидлер не мог его обнаружить, то это объясняется, по мнению Зегелица, только недостаточной чувствительностью примененного им метода. Образование геотропических изгибов корнями, находящимися в темноте, делает вероятным, что и при отсутствии света из корней вполне исчезает ростовый гормон.

Чтобы проверить правильность этих выводов и обнаружить наличие ауксина в корнях кукурузы, Зегелиц применил новый метод: тест-объектом ему служили сами корни. Внутри агаровой среды, в которой они росли, с помощью длинного шприца, в непосредственной близости от корневой верхушки, впрыскивался исследуемый на содержание ростовых веществ раствор. Скорость роста корней, которая измерялась как до впрыскивания, так и после него, служила критерием для суждения о наличии или отсутствии ростового гормона. Предварительные опыты показали, что β -индолил-уксусная кислота при разведениях не больше $1:10^{10}$ вызывает заметное замедление роста; при концентрации $1:10^{11}$ скорость роста не изменяется или даже несколько увеличивается. При впрыскивании более крепких растворов гетероауксина в зоне роста корня появлялось значительное утолщение, вполне сходное с теми, которые впервые

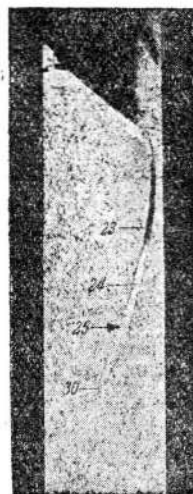


Рис. 33. Культура изолированного корня кукурузы в пробирке с питательным агаром. Числа с горизонтальными линиями указывают положение кончика корня в соответствующие даты (23—30.XII). Стрелка указывает место, куда впрыснут шприцем раствор гетероауксина. По Зегелицу.

наблюдал Холодный (1931) на корнях кукурузы, получавших ростовое вещество из нескольких верхушек колеоптилей того же растения (см. рис. 33 и гл. 5).

С помощью этого метода, впрыскивая в агар вытяжки из исследуемых корней, Зегелицу удалось показать, что изолированные корни кукурузы как на свету, так и в темноте содержат более или менее значительное количество ауксина. На этом основании автор считает неправильным утверждение Фидлера о ненужности ростового вещества для роста и геотропической реакции корня.

II

Исследуя действие на рост изолированных корней различных ростовых веществ (ризопин, бластанин, гетероауксин), Фидлер впервые установил весьма важный в теоретическом отношении факт. Оказалось, что все эти вещества, задерживая рост корня при более высоких концентрациях, в очень слабых растворах заметно его стимулируют. Особенный интерес, понятно, представляли опыты с гетероауксином, так как они давали возможность точно определить концентрацию действующего вещества, чего нельзя было сделать, пользуясь неопределенными смесями вроде бластанина или ризопина. Опыты с более крепкими растворами гетероауксина подтвердили данные прежних авторов относительно тормозящего действия их на рост корней: такой эффект получался и у Фидлера вплоть до разведения в 1γ ($0,001 \text{ мг}$) гормона на 1 литр воды, дававшего уменьшение приростов приблизительно на 20%. Однако, при дальнейшем разведении наблюдалось уже ускорение роста: раствор, содержащий $0,1\gamma$ гетероауксина на 1 литр, дал увеличение прироста по сравнению с контролем на 30%. Замечательно также, что такое стимулирующее рост действие гетероауксина наблюдалось только в том случае, если питательная среда не содержала дрожжевого отвара. Одновременная прибавка $0,1\gamma$ гетероауксина и отвара дрожжей вызывала замедление роста корней, очевидно, вследствие того, что с дрожжами вносилось дополнительное количество этого вещества. Этот факт служит косвенным подтверждением вывода, что в питательной среде Фидлера содержалось количество ростовых гормонов, достаточное для поддержания их роста на известной высоте, и что, следовательно, заключение этого автора о полной ненужности ростового гормона для роста корня является преждевременным.

Вопросу о влиянии различных концентраций гетероауксина на рост изолированных корней кукурузы посвящена и работа Гейгер-Губера и Бурлета. Так же как и Фидлер, эти авторы выращивали ростки кукурузы из стерилизованных зерен в стерильных условиях, и когда корни их достигали достаточной длины, отделяли от них апикальные участки длиной в 15 мм при помощи термокаутера, т. е. накаливаемой электрическим током пла-

тиновой проволоки. Эти отрезки, заключающие, следовательно, всю зону роста корня с вегетационной верхушкой, помещались в стерилизованный питательный раствор Роббинса (1922), который содержал на 6000 см³ дистиллированной воды 2 г Ca(NO₃)₂, 0,5 г KH₂PO₄, 0,5 г KNO₃, 0,5 г MgSO₄, 0,25 г KCl, 0,005 г FeCl₃ и около 1% глюкозы. В отличие от опытов Фидлера, авторы не прибавляли дрожжевого отвара, что, конечно, следует отнести к преимуществам их работы, так как наличие в питательной смеси посторонних веществ гормонального типа могло бы затемнять действие вносимых экспериментаторами доз гетероауксина. Опыты велись таким образом, что сначала корни культивировались в питательном растворе без гормона и в течение нескольких дней измерялись их приросты. Затем прибавлялся гетероауксин, и на протяжении 10 дней еще несколько раз измерялась длина тех же корней для выяснения действия гормона. Концентрация гетероауксина в питательном растворе изменялась от 5000 γ на 1 литр (1,86 · 10⁻⁵ моля) до 0,000005 γ на 1 литр (2,86 · 10⁻¹⁴ моля).

Опыты показали, что в пределах от 2,86 · 10⁻⁵ до 2,86 · 10⁻¹⁰ моля растворы гетероауксина тормозят рост корня. Концентрации от 2,86 · 10⁻¹⁰ до 2,86 · 10⁻¹³ моля вызывают ускорение роста, достигающее максимальной величины (100% от контроля) при концентрации 2,86 · 10⁻¹¹ моля (0,005 γ на 1 литр). При концентрациях 2,86 · 10⁻¹⁴ и ниже растворы гетероауксина уже не оказывают никакого действия на рост корня кукурузы. Графически эти результаты представлены на рис. 34.

Обращает на себя внимание достаточно хорошее совпадение данных Гейгер-Губера и Фидлера. У последнего, как мы видели, усиление роста наблюдалось при концентрации 0,1 γ на 1 литр. Гейгер-Губер и Бурлет отметили начало ускорения при содержании гетероауксина 0,05 γ на 1 литр. Это совпадение следует признать тем более замечательным, что обе работы были сделаны почти одновременно, и данные Фидлера, опубликованные

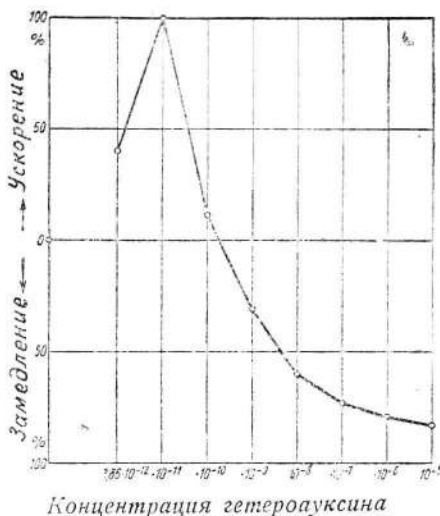


Рис. 34. Влияние гетероауксина на рост изолированных корней кукурузы. На оси абсцисс — начальные концентрации гетероауксина в питательном растворе; величины, отмеченные на оси ординат, относятся к 5-му дню культуры. Нулевая абсцисса показывает прирост контрольных необработанных корней. По Гейгер-Губеру и Бурлету.

несколько раньше, стали известны швейцарским исследователям только во время печатания их статьи.

Следует также отметить, что более высокие из примененных Гейгер-Губером концентрации гетероауксина вызывали не только сильную задержку роста, доходившую до 97%, но и утолщение корней, как в опытах Холодного с ауксином (1931). Боковые корни при этом появлялись в очень большом числе. В результате получались оригинальные образования, мало напоминающие нормальные корни кукурузы (см. рис. 35).

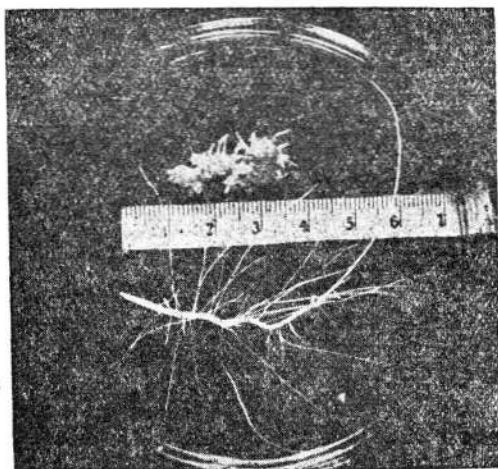


Рис. 35. Изолированные корни кукурузы, выращенные на искусственном питательном субстрате в течение одного месяца. Верхний корень — с прибавкой гетероауксина, начальная концентрация $1,43 \times 10^{-5}$ моля; нижний корень — без гетероауксина. По Гейгер-Губеру и Бурлету.

Таким образом, исследованиями Гейгер-Губера и Бурлета окончательно установлено, что растворы гетероауксина в зависимости от концентрации оказывают на рост корня либо тормозящее, либо ускоряющее действие. Так как в пределах примененных авторами концентраций ни физико-химические константы раствора, ни строение молекулы β -индоллил-уксусной кислоты не могли испытать каких-либо изменений, то причину неодинаковой реакции корня нужно искать, очевидно, во внутренних свойствах этого органа. При этом нельзя не обратить внимания на необычайно высокую чувствительность корня к росту гормону, значительно превосходящую чувствительность coleoptilia овса. Гейгер-Губер и Бурлет полагают, что различие в отношении этих органов к гетероауксину имеет не качественный, а только количественный характер. С этим едва ли можно согласиться. Диаметрально противоположное действие одного и того же вещества при одной и той же его концентрации на

растущие клетки корня и колеоптиля несомненно свидетельствует о глубоких качественных отличиях этих органов. То обстоятельство, что у них может быть получен и одинаковый физиологический эффект, но только в том случае, если действующие растворы гетероауксина значительно отличаются по своей концентрации, также подтверждает этот вывод.

Весьма вероятно, что повышенная чувствительность корня к гетероауксину представляет собой только одно из проявлений выработанной в процессе эволюции способности этого органа реагировать изменениями роста на действие различных химических агентов, с которыми растущий корень постоянно встречается в разнородной по своему составу естественной среде — почве. Мы имеем в виду его исключительно тонкую хемотропическую чувствительность. Надземные органы растений, как правило, лишены ее. Немногочисленные исключения, в роде щупалец росянки и некоторых других органов насекомоядных растений, служат подтверждением этой гипотезы, так как происхождение их может быть понято только в свете эволюционной теории Ч. Дарвина.

Гейгер-Губер и Бурлет делают из своих экспериментальных данных несколько интересных теоретических выводов, касающихся вопроса о сущности физиологического действия ростового гормона на растительную клетку. Исходя из числа Авогадро (1 грамммолекула = $6,07 \times 10^{23}$ молекул), они находят, что число молекул гетероауксина, действующих на корень при применении наиболее слабых из физиологически-активных растворов этого вещества, достигает 2×10^{10} . Так как, по их подсчетам, зона роста корня кукурузы содержит около 750 тысяч клеток, то на одну растущую клетку приходится в среднем около 27 000 молекул. Принимая поперечное сечение молекулы гетероауксина равным 50×10^{-16} см², Гейгер-Губер и Бурлет приходят к заключению, что число находящихся в распоряжении корня молекул этого вещества далеко еще недостаточно, чтобы покрыть поверхность клеток сплошным мономолекулярным слоем. Этот вывод остается в силе, если даже принять, что число клеток зоны роста, реагирующих с гетероауксином, значительно меньше 750 тысяч. Аналогичное заключение было сделано раньше Тиманном и Боннером (1933) относительно действия ауксина на колеоптиль овса. Отсюда, по мнению Гейгер-Губера и Бурлета, следует, что гетероауксин действует не на всю клетку в целом, а только на определенные «места реакции» (Reaktionsorte) в ней.

В связи с этим интересно отметить еще один факт, установленный исследованиями Гейгер-Губера и Бурлета. Если вычислить логарифмы примененных в опыте концентраций гетероауксина и логарифмы соответствующих вызванных ими ростовых реакций корня (ускорение или замедление роста), то оказывается, что между этими величинами существует прямо-пропорциональная зависимость. Эта закономерность напоминает соот-

ношения между количеством адсорбированного вещества и его концентрацией в свободном растворе в состоянии равновесия, выражаемые адсорпционной изотермой. Отсюда сам собою напрашивается вывод, что действие гормона пропорционально количеству его, адсорбированному клеткой. Как правильно указывают Гейгер-Губер и Бурлет, это предположение делает понятным сильное действие крайне слабых растворов гетероауксина, так как процесс адсорпции сильнее всего должен быть выражен именно в наиболее разведенных растворах ростового гормона. С другой стороны, на основе явлений адсорпции легко объяснить смену ускорения роста торможением и наличие оптимума, отвечающего, вероятно, наиболее благоприятному (в физиологическом смысле) соотношению между количествами адсорбированного и несвязанного вещества.

Существование оптимальной для роста корня концентрации гетероауксина, по мнению Гейгер-Губера и Бурлета, говорит за то, что ростовой гормон необходим для роста корня. Этот вывод, так же как и диаметрально противоположное заключение Фидлера, нельзя признать достаточно обоснованным. Оптимальные точки действия характерны, как известно, для целого ряда самых разнообразных физиологически активных соединений, в том числе и для различных ядов, которые, конечно, едва ли кто-либо решится объявить необходимыми для организма веществами.

По нашему мнению, ни исследования Фидлера, ни опыты Гейгер-Губера и Бурлета не дают еще возможности решить вопрос о необходимости ростового гормона для роста корня ни в ту, ни в другую сторону. В свете идей эволюционной теории наиболее правдоподобным нам представляется предположение, что на низших ступенях развития растительные организмы, по всей вероятности, могли обходиться и без тех дополнительных веществ, которые в настоящее время выполняют функцию регуляторов роста различных органов высших растений. Некоторым подтверждением этой догадки может служить то обстоятельство, что и на современной ступени эволюции низшие представители растительного царства, повидимому, менее нуждаются в ростовых гормонах для осуществления роста и ростовых движений, чем высшие. Однако, с постепенным усложнением «механизма роста» в процессе эволюции, некоторые части этого «механизма», вначале не игравшие в нем существенной роли, могли становиться все более и более нужными для растения. Для этого необходимо только, чтобы естественный отбор действовал в сторону их закрепления. Возможно, что такую судьбу испытали и ростовые вещества. Здесь я должен напомнить мысль, высказанную мною в другом месте (Холодный 1938): возникновение ростовых гормонов в процессе эволюции легче всего объяснить, допустивши, что материалом для работы отбора в этом направлении были различные побочные продукты основных реакций обмена веществ (ассими-

ляции и диссимиляции), образующиеся в крайне малых количествах, но обладающие высокой физиологической активностью. Вначале только «случайные спутники» биохимических реакций, связанных с ростом, эти вещества постепенно могли стать одним из постоянных внутренних факторов, необходимых для осуществления роста, точно так же, как из безразличного вначале, случайно возникшего зачатка под влиянием отбора может развиться новый орган, приобретающий с течением времени существенное значение для жизни данного организма.

III

Вопросу о влиянии различных концентраций гетероауксина на рост корня посвящена также работа Амлонга (1936). Отличие этой работы от двух предшествующих заключается в том, что автор экспериментировал с декапитированными корнями конского боба (*Vicia Faba*). Декапитация имела целью устранить главный источник ростового гормона в корне — его верхушку. Выращенные в опилках проростки помещались вертикально во влажную камеру. К одной стороне каждого корня по всей длине его прикладывалась длинная и узкая полоска фильтровальной бумаги, которая своим нижним свободным концом погружалась в раствор гетероауксина, а у контрольных корней — в водопроводную воду. Измерялась разница в приростах стороны корня, снабжаемой гетероауксином, и противоположной. Так как полоски с водопроводной водой также давали слабые положительные изгибы, то при окончательных подсчетах вносилась поправка на действие воды. Кроме того, в некоторых опытах к каждому корню прикладывалось по две полоски фильтровальной бумаги с противоположных сторон: одна с раствором гетероауксина, другая — с чистой водой.

Результаты этих опытов графически представлены на рис. 36. Здесь на оси абсцисс нанесены концентрации гетероауксина в молях, на оси ординат — разницы в приростах стороны, снабжаемой гетероауксином, и противоположной. Как мы видим, по своему внешнему виду кривая Амлонга чрезвычайно напоминает кривую Гейгер-Губера и Бурлета (рис. 31). То, что оптимальная точка здесь лежит значительно выше, чем в опытах Гейгер-Губера и Бурлета, — при концентрации, приблизительно в 35 раз более высокой, чем для корней кукурузы, — может быть объяснено неодинаковыми физиологическими свойствами примененных объектов. Кроме того, необходимо иметь в виду, что Гейгер-Губер, как и Фидлер, пользовался для своих опытов недекапитированными корнями, и, следовательно, зона роста этих корней, по всей вероятности, получала некоторое количество ростового гормона из собственной верхушки, тогда как в опытах Амлонга корни были лишены этого естественного источника.

Если корни в известных пределах, при очень малом содержании в них ростового вещества, реагируют на дальнейшее увеличение его концентрации не замедлением, а ускорением роста, т. е. ведут себя так же, как отрицательно-геотропичные органы — колеоптили или стебли,— то возникает вопрос, не отражается ли эта перемена их ростовой реакции на направлении геотропических изгибов. Другими словами, не будут ли корни при достаточном уменьшении концентрации содержащегося в них ростового гормона изгибаться под действием силы тяжести не вниз, а вверх.

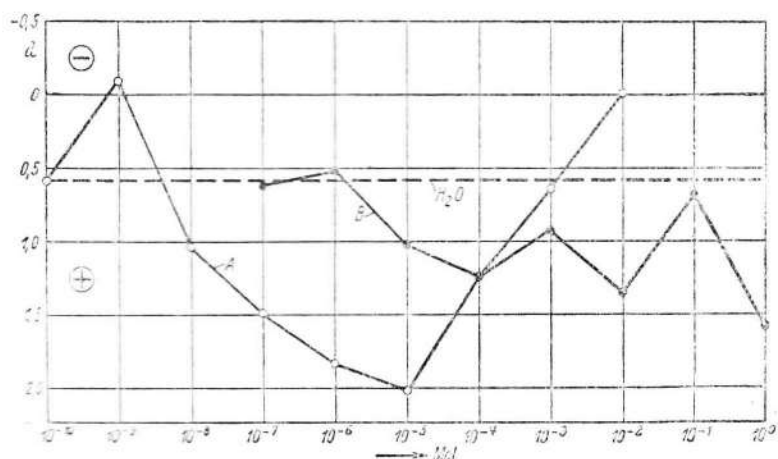


Рис. 36. Кривые действия растворов гетероауксина (A) и уксусной кислоты (B) различных концентраций на корень *Vicia Faba*. Пунктирная линия, параллельная оси абсцисс, соответствует степени изгиба, вызванного водопроводной водой. Ординаты: степень изгиба d в мм (разница длины выпуклой и вогнутой стороны на теневой проекции корня). Абсциссы: концентрации в молях. По Амлонгу.

Амлонг, чтобы решить этот вопрос, поставил ряд опытов с декапитированными корнями *Vicia Faba*. Чтобы уменьшить содержание гормона в тканях корней, он выдерживал их после декапитации 3 часа в вертикальном положении и только затем приводил в горизонтальное. Результаты одного из таких опытов изображены на рис. 37. Все корни, за исключением одного, образовали явственные изгибы кверху. Амлонг делает отсюда вывод, что корни *Vicia Faba* под влиянием декапитации действительно становятся отрицательно-геотропичными. Однако, этот вывод, несомненно, ошибочен. Опытный исследователь, много работавший с корнями, никогда бы не принял изображенных на рис. 37 изгибов за геотропические. Зона роста декапитированных корней обнимает всего лишь крайние 5—6 миллиметров в апикальной их части. Следовательно, если бы эти корни действительно были

способны реагировать на действие силы тяжести изгибом, то этот последний был бы сосредоточен только в их верхушке. Между тем в опыте Амлонга, как мы видим, в изгибе принимает участие, главным образом, та часть корня, в которой рост давно уже прекратился. Кроме того, представляется удивительным, что никто из многочисленных исследователей, повторявших классические опыты Цизельского и Ч. Дарвина с корнями, не отметил до сих пор такого любопытного явления, как изменение знака геотропической реакции под влиянием декапитации. Это объясняется, несомненно, тем, что при правильной постановке опыта декапитированные корни никаких изгибов и не образуют. Изгибы, которые наблюдал Амлонг, по всей вероятности, имели тургорный характер и были следствием неодинакового поглощения воды верхней и нижней сторонами органа, что, в свою очередь, могло быть связано с неравномерным распределением воды или в субстрате, или в самом корне. В виду отсутствия в работе Амлонга подробного описания соответствующих опытов, высказать по этому вопросу более определенное заключение, к сожалению, невозможно.



Рис. 37. Отрицательно-геотропические изгибы декапитированных корней *Vicia Faba*. Начало опыта через 3 часа после декапитации. Продолжительность опыта 3 часа. По Амлонгу.

Все эти замечания полностью могут быть отнесены и к работе Чайя (1935), который также описал отрицательные геотропические изгибы у декапитированных корней ряда растений, с той только разницей, что по его данным такого рода изгибы наблюдались приблизительно у 50% опытных проростков. Это последнее обстоятельство делает вероятным, что в опытах Чайя корни изгибались в различных направлениях благодаря неправильной декапитации.

Против геотропической природы изгибов, отмеченных Амлонгом, говорит и то, что в опытах Фидлера изолированные корни кукурузы, которые, несомненно, были очень бедны ростовым гормоном, тем не менее давали только положительные геотропические изгибы. Так как зона концентраций, в которой наблюдается ускорение роста корня, очень узка, то весьма вероятно, что даже при наибольшем обеднении этого органа ауксином, накопление ростового вещества на нижней стороне корня под влиянием поляризующего действия силы тяжести достигает таких размеров, что клетки этой стороны испытывают не ускорение, а замедление роста.

IV

Перейдем теперь к вопросу о влиянии фитогормонов на различные стадии роста растительной клетки.

Со времен Сакса в росте типичной растительной клетки различают три последовательно сменяющие одна другую стадии: эмбрионального роста, вытягивания и внутренней дифференцировки. Для первой — характерно увеличение массы протоплазмы и ядра, сопровождающееся делением клетки; для второй — накопление воды в вакуолях и резкое увеличение объема клеток, при чем сильно увеличивается поверхность оболочки; и, наконец, в третьей стадии размеры клетки почти не изменяются, но происходят значительные изменения в ее содержимом, а также утолщение оболочки и выработка различных структурных особенностей этой последней.

Увеличение объема и поверхности растущих органов растения связано, главным образом, со второй стадией роста клеток — с их вытягиванием. На этой же стадии особенно сильно сказывается и действие фитогормонов. Поэтому естественно именно с нее начать обзор гормональных явлений, имеющих отношение к физиологии роста растительной клетки. У наилучше изученного с этой точки зрения объекта — колеоптиля овса, так же как у стеблей, листьев и органов, возникших путем их метаморфоза, ауксин и гетероауксин вызывают, как известно, ускорение роста. Необходимо прежде всего остановиться на вопросе, чем объясняется это любопытное явление.

Вопрос этот, конечно, неотделим от другого, более общего — о механизме клеточного роста. Мы не имеем возможности углубляться здесь в подробный анализ этого сложного и, в сущности, еще очень мало изученного явления. Напомним только, что по современным представлениям рост типичной растительной клетки в стадии вытягивания зависит, в основном, от двух внутренних факторов: от изменения свойств и массы клеточной оболочки и от поступления в клетку воды, поглощаемой извне благодаря так наз. «сосущей силе» клеточного содержимого и скопляющейся, главным образом, в вакуолях — в виде клеточного сока. Оба эти фактора подчинены регулирующей деятельности протоплазмы и находятся в тесной зависимости от ее коллоидно-химического состояния.

Причину ускорения роста, вызываемого ауксином или гетероауксином, можно искать в действии этих веществ как на протоплазму, так и непосредственно на оболочку. Первые исследования в этой области, вышедшие из Утрехтской школы физиологов, были направлены на изменения, вызываемые ростовыми веществами в оболочке молодых растущих клеток, и носили на себе отпечаток характерных для этой школы ярко выраженных механистических воззрений. Исходной точкой их было высказанное Вентом (1928) предположение, что «ростовое вещество повышает растяжимость клеточной оболочки, вследствие чего эта последняя пластически перерастягивается (*überdehnt wird*) осмотическим давлением клеточного сока и удлиняется необратимо». Наиболее обстоятельно эти изменения в оболочке были изучены на

колеоптилях овса Гейном (1931). Автор исследовал влияние ростового вещества (ауксина из верхушек колеоптиля кукурузы) как на пластичность, т. е. способность к необратимому растяжению клеточных оболочек этого объекта, так и на эластичную (обратимую) растяжимость их. Основные его выводы сводятся к тому, что при росте в длину (*Zellstreckung*) колеоптиля овса первичной фазой этого процесса является увеличение пластичности клеточной оболочки. Увеличение пластичности оболочек происходит под влиянием ростового гормона. Внутриклеточное давление, или тургор вызывает «перерастяжение» таких ставших более пластичными оболочек и необратимое увеличение их поверхности. В этом, по Гейну, и заключаются причины роста клеток колеоптиля в длину. Мы видим, что эти выводы вполне совпадают с предположением, высказанным Вентом относительно механизма клеточного роста.

При внимательном ознакомлении с работой Гейна нельзя, однако, не заметить, что опыты, на которых автор строит свои выводы, далеко не убедительны. Мы остановимся только на той части его исследования, из которой Гейн делает заключение, что ростовое вещество увеличивает пластичность клеточных оболочек колеоптиля и что это увеличение представляет собой не следствие роста, а одно из предшествующих ему изменений и, следовательно, действительно может быть рассматриваемо как «первичная фаза роста».

Чтобы сравнить пластичность колеоптилей, снабжаемых ростовым гормоном и не получающих его, автор поступал следующим образом. С помощью надреза в основной части колеоптиля отделялись от проростков и часть их немедленно декапитировалась (на 6 мм). Затем и декапитированные, и недекапитированные колеоптили помещались вертикально в темную камеру, где они были окружены воздухом, насыщенным водяными парами, но капельно-жидкой воды не получали. Спустя 1 час декапитировались и остальные колеоптили. Немедленно после этого все колеоптили, декапитированные как раньше, так и позже, подгонялись до одной длины путем обрезывания основной их части, и полученные цилиндрики насаживались базальными концами на булавки, укрепленные в деревянной стойке над врезанными в нее металлическими пластинками (рис. 38). На свободные концы горизонтально расположенных колеоптилей, на расстоянии 1 мм от кончика, навешивались металлические провололочные дужки, из которых каждая весила 250 мг. По истечении нескольких часов проволоочки снимались, и измерялись изгибы, образованные провисшими вниз под их тяжестью колеоптилями. Оказалось, что колеоптили, которые декапитировались позже и, следовательно, в течение часа получали ростовый гормон из верхушки, провисали гораздо сильнее, чем декапитированные раньше (среднее из многих определений: $17,3^\circ \pm 3,1$ и $9,3^\circ \pm 1,9$ (см. рис. 39).

Такой же результат наблюдался и в том случае, если все колеоптили декапитировались одновременно в начале опыта, но часть их, находясь во влажной камере, получала в течение часа ростовой гормон из насаженных на апикальную поверхность среза агаровых кубиков, тогда как другая часть гормона не получала. Колеоптили, получавшие гормон, давали более сильные изгибы, чем не получавшие (среднее: $16,0^{\circ} \pm 4,4$ и $7,6^{\circ} \pm 2,2$)

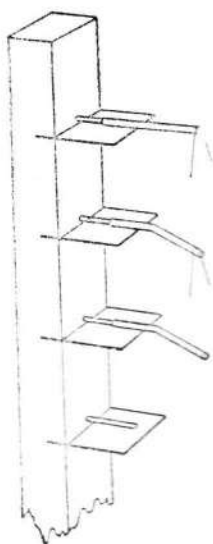


Рис. 38. Опыт Гейна. Объяснение в тексте.

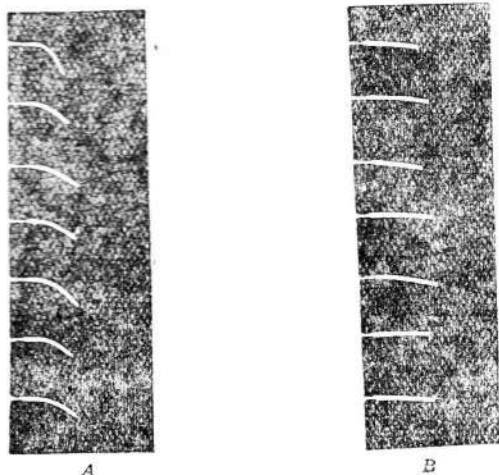


Рис. 39. *A* — колеоптили с ростовым веществом; *B* — колеоптили без ростового вещества. На свободные концы горизонтально укрепленных декапитированных не растущих колеоптилей были надеты согнутые проволочки одинакового веса. Фотография изображает остаточные прогибы, образовавшиеся под действием нагрузки после ее удаления. По Гейну.

Наблюденная разница в изгибах, по мнению Гейна, и свидетельствует о том, что у колеоптилей, снабжавшихся ростовым гормоном, пластичность клеточных оболочек была больше, чем у колеоптилей, не получавших этого вещества. А так как по условиям опыта колеоптили, как полагает автор, не могли расти, то отсюда следует, что отмеченное им увеличение пластичности под влиянием притока ауксина не является следствием роста и в естественных условиях должно ему предшествовать.

Предположение об отсутствии роста у отрезанных колеоптилей в условиях влажной камеры в рассуждениях автора играет настолько существенную роль, что читатель невольно начинает искать в работе экспериментальных данных, которыми можно было бы его обосновать. Однако, эти поиски остаются тщетными.

Мы находим только противоречащее указание, что «при высокой влажности отрезанные колеоптили весьма незначительно удлиняются». Какой именно прирост они обнаруживают и не наблюдается ли в этом отношении заметной разницы между колеоптилями с гормоном и без гормона, автор нигде не упоминает. Между тем всякому, кто работал с изолированными колеоптилями овса, хорошо известно, что во влажной камере этот орган довольно долго растет и в том случае, если он не получает извне капельно-жидкой воды. Возможно, что некоторая часть необходимой для роста воды поступает в растение и из воздуха, но главную массу ее растущие клетки черпают, несомненно, из сосудов и из паренхимных клеток, уже закончивших свой рост и обладающих меньшей сосущей силой, чем более молодые клетки зоны роста. При этом процентное содержание воды (по объему) в колеоптиле, конечно, постепенно уменьшается. Колеоптиль как бы вянет, находясь в насыщенном водяными парами пространстве, и тургор его клеток уменьшается тем сильнее, чем интенсивнее рост в этих условиях.

Не подлежит сомнению, что в описанных нами опытах Гейна колеоптили, получавшие ростовой гормон из собственных верхушек или из агара, должны были по своей тургесцентности значительно уступать декапитированным колеоптилям, не получавшим ростового вещества. Одного падения тургесцентности у колеоптилей, снабженных гормоном и поэтому сильнее растущих, вполне достаточно, чтобы объяснить более сильное изгибание их под влиянием тяжести проволочек в опытах Гейна. Таким образом, эти опыты, в сущности, не дают нам никакого ответа на вопрос, влияет ли ростовой гормон на пластичность клеточных оболочек колеоптиля; следовательно, и сделанный из них автором вывод — об увеличении пластичности оболочек как первичной фазе роста клеток в длину, а также и остальные цитированные нами его выводы приходится признать неубедительными.

Совершенно ясно, что для изучения механических свойств клеточных оболочек живых тургесцентных тканей необходимо предварительно устранить действие на эти оболочки тургорного давления. Для этой цели лучше всего пользоваться плазмолизом. Такие опыты ставились и Гейном, правда, только для определения эластической растяжимости оболочек у колеоптилей. Так как, однако, при этих опытах отмечалось и обратимое растяжение исследуемых объектов, то они дают некоторое основание судить об изменениях пластичности в связи с ростом.

Метод заключался в нанесении на поверхность плазмолизированного колеоптиля двух меток на определенном расстоянии одна от другой. Колеоптиль подвешивался вертикально и растягивался с помощью небольшого груза, прикрепленного к нижнему его концу. Расстояние между метками измерялось с помощью горизонтального микроскопа как на растянутом колеоптиле, так и на сократившемся после удаления груза. Опыты

показали, что растяжимость нормальных колеоптилей и колеоптилей, обезглавленных за 2,5 часа до опыта, различна: у первых она значительно больше. Больше у них и остающееся (необратимое) удлинение. Приведем один пример. Общее растяжение у нормальных колеоптилей (груз 10 г) в среднем составляло 35,0 делений шкалы микрометрического окуляра, остаточное растяжение — 10,4. У декапитированных соответственные величины были 20,4 и 4,7. Эти опыты с несомненностью говорят о том, что оболочки растущих клеток обладают иными физическими свойствами, чем оболочки клеток, приостановивших свой рост вследствие отсутствия ауксина: они более растяжимы. Но на основании этих данных Гейна, конечно, еще нельзя сказать, какова последовательность явлений при нормальном росте: изменяются ли сначала механические свойства оболочек (под влиянием притока ростового гормона) и только за этим следует рост их с отложением новых частиц целлюлозы, или же, наоборот, изменение пластичности и других свойств оболочки представляет собой результат уже состоявшегося роста.

Некоторый свет на эти явления проливают опыты других исследователей. Так Сёдинг (1934) измерял пластичность оболочек вогнутой и выпуклой стороны декапитированных колеоптилей, образовавших изгиб под влиянием одностороннего введения ростового гормона (из собственной их верхушки), и нашел, что выпуклая сторона обладает всегда большей пластичностью, чем вогнутая, и что она сохраняет эту особенность еще значительное время после того, как изгиб достиг своего максимума. Отсюда автор заключает, что увеличение пластичности оболочек представляет собой следствие, а не причину усиленного роста выпуклой стороны. По мнению Сёдинга, первичной фазой роста клеточных оболочек нужно считать интуссусцепцию — новообразование и внедрение частиц целлюлозы между мицеллами оболочки. В этом процессе существенную роль должна играть интермицеллярная субстанция, которая, по Сёдингу, обладает свойствами живого вещества и является как бы органом протоплазмы. Таким образом, заключает автор, вопрос о росте клеточной оболочки сводится к вопросу о росте протоплазмы.

Боннер (1935) примыкает к взгляду, что рост оболочки (у колеоптилей овса) нельзя рассматривать как простое следствие пластического ее растяжения. Руге (1937), экспериментировавший с гипокотылями подсолнечника, ищет, как и Сёдинг, первичную причину роста оболочки в изменениях интермицеллярной субстанции, но, по его мнению, главную роль при этом играет набухание этой субстанции, независимое от жизненных процессов в протоплазме. Основой для этого вывода служит сделанное автором наблюдение, что гетероауксин и другие кис-

лоты увеличивают пластическую и эластическую растяжимость плазмолизированных, наркотизированных и даже убитых кипящей водою клеток, тогда как вещества, понижающие способность гидрофильных коллоидов к набуханию, вызывают, наоборот, уменьшение растяжимости. У декапитированных и снабжаемых гетероауксином гипокотилей Руге наблюдал наряду с увеличением пластичности клеточных оболочек уменьшение их толщины. Автор отмечает также, что и у неповрежденных проростков в верхней части гипокотыля клеточные оболочки по мере их роста постепенно становятся более тонкими. Таким образом, здесь, очевидно, рост в длину совершается, главным образом, за счет пластического растяжения оболочки. Несколько ниже, однако, толщина клеточных оболочек возрастает, несмотря на интенсивный рост в длину расположенных здесь клеток. У декапитированных гипокотилей, спустя некоторое время после дачи им ростового вещества, также наблюдается утолщение оболочек. Все это приводит автора к выводу, что в росте клеток в длину (*Zellstreckung*) можно различать две основные фазы: первая заключается главным образом в пластическом растяжении оболочек, вторая в увеличении их массы и поверхности путем интуссусцепции. Следуя обычно одна за другой, обе эти фазы частично могут и совпадать во времени. Ростовый гормон, по мнению Руге, принимает участие в обеих этих фазах. Механизм действия этого вещества сводится к тому, что под влиянием его аниона происходит набухание интермицеллярной субстанции, вызывающее в свою очередь частичное раздвижение цепей мицелл и разрыхление всего мицеллярного остова (*Mizellargerüst*) оболочки. Это последнее и обуславливает увеличение пластической растяжимости клеточной оболочки. В этой фазе роста ростовое вещество накапливается преимущественно в оболочке. Позже оно проникает и в протоплазму, вызывая здесь ряд процессов, предшествующих и сопутствующих образованию новых частиц целлюлозы и других составных частей оболочки, внедряющихся в разрыхленный мицеллярный ее остов (интуссусцепция). Набухающая часть интермицеллярной субстанции, по Руге, состоит из легко ослизняющихся пектиноподобных веществ, близких к тем слизям, которые образуются на поверхности набухающих семян льна и кресс-салата.

Отметим, что по предварительному сообщению Амлонга (1937) гетероауксин в слабых концентрациях (не больше 10^{-8} моля), вызывающих ускорение роста корня *Vicia Faba*, увеличивает пластическую и эластическую растяжимость клеточных оболочек в зоне роста этого объекта.

Работы последнего времени, посвященные влиянию фитогормонов на рост клеток в длину (*Zellstreckung*), неизбежно приводят к вопросу о тончайшей, субмикроскопической структуре клеточных оболочек. Современные исследования в этой области, основанные, главным образом, на рентгенометрии и на применении поляризационно-микроскопического метода, внесли много нового в те старые представления, которые более 60-ти лет назад были развиты Негели и Швенденером. Особенно подробно этот вопрос был разработан Фрей-Висслингом. остано-

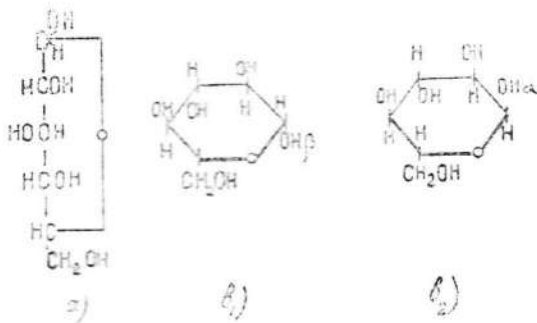


Рис. 40 Глюкоза. *a* — морфологически невозможная схема; *b* — морфологически правильная формула по Haworth'у: b_1 — β -глюкоза; b_2 — α -глюкоза. По Фрей-Висслингу.

вился на нем в той мере, в какой это может оказаться необходимым для понимания механизма действия ростового гормона на клетку.

Согласно современным структурно-химическим представлениям, молекула глюкозы имеет строение, изображенное на рис. 40. Целлюлоза представляет собой, как известно, продукт сочетания (полимеризации) большого числа таких молекул, при чем они располагаются цепью, как изображено на рис. 41. Строение конечных групп этих цепей неизвестно. Таким образом, молекулы целлюлозы имеют нитевидную форму. Длина их, по данным Штаудингера, достигает 1 μ . Соединяясь в пучки или пакеты, эти молекулы образуют мицеллы, имеющие кристаллическое строение. Наличие кристаллической фазы в оболочках растительных клеток и делает возможным применение к исследованию их указанных выше методов — рентгенометрического и поляризационно-микроскопического. Эти методы, вместе с некоторыми вспомогательными приемами (напр. окрашиванием оболочек различными способами, в особенности металлическими красками по Амбронну), позволили выяснить в основных чертах форму, размеры и взаимное расположение тех невидимых в микроскоп структурных эле-

ментов, из которых построены оболочки различных клеток растения. При этом оказалось, что между мицеллами целлюлозы всегда имеются более или менее узкие интермицеллярные пространства, заполненные веществами другого рода. По всей вероятности, эти капиллярные пространства образуются при полимеризации молекул глюкозы, вследствие выделения гидратационной воды. По исследованиям Фрей-Висслинга, мицеллы клетчатки внутри оболочки никогда не бывают совершенно изолированы одна от другой: они соединены между собой, образуя связку сеть балок или тяжей. Интермицеллярные пространства также представляют

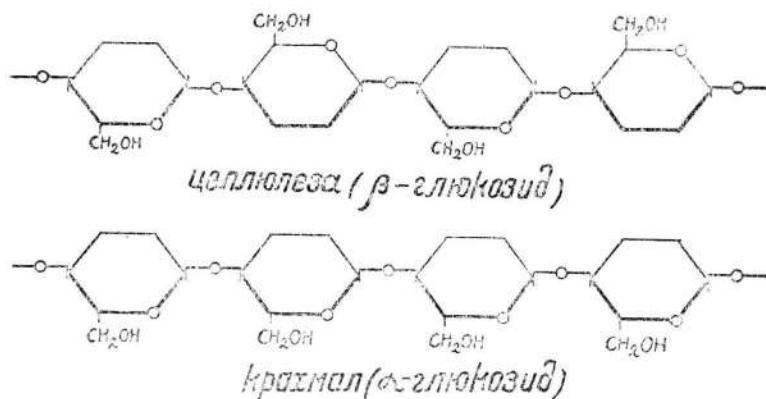


Рис. 41. Целлюлоза и крахмал как полиглюкозанные цепи. По Фрей-Висслингу.

собой систему соединенных друг с другом ходов, пронизывающих всю толщу оболочки. Некоторое представление об этой структуре дает рис. 42, относящийся к оболочке растительного волокна. О размерах изображенных здесь структурных элементов можно судить по приложенному масштабу.

Для нас особенный интерес представляет, конечно, субмикроскопическое строение первичной оболочки молодых растущих клеток: оно схематически изображено на рис. 43. Длинные нитевидные молекулы целлюлозы соединены здесь в очень узкие пучки, проходящие преимущественно в направлении, перпендикулярном к вертикальной оси клетки, и часто рассыпающиеся на еще более тонкие волокна, которые во многих точках пересекаются крестообразно. При искусственном растягивании этой системы описанное расположение ее элементов изменяется: ширина петель, образуемых перекрещивающимися мицеллами, уменьшается, но зато длина их соответственно увеличивается. Если при этом разрывов в «точках сцепления» (местах перекреста) мицеллярного остова оболочки не происходит, то мы имеем дело с эластическим растяжением: вся система возвращается в первоначальное состояние, когда прекращается действие внешней

(растягивающей) силы. Если же в некоторых точках такие разрывы происходят, то оболочка растягивается необратимо, т. е. пластически.

Замечательно, что при росте клеток в длину растягивания ее мицеллярного остова не наблюдается: расположенные мицеллы не испытывают, по видимому, никаких изменений. Единственным исключением из этого правила по Фрей-Висслингу являются тычиночные нити злаков.

При росте же в длину других растительных клеток (напр., в coleoptиле злаков), по исследованиям того

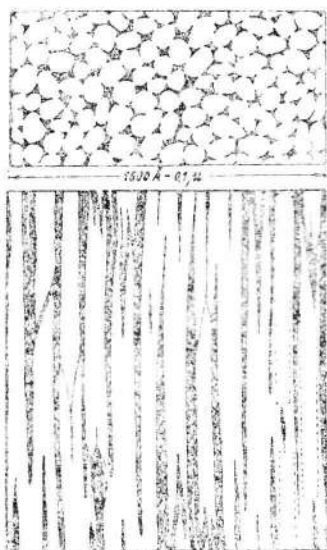


Рис. 42. Мицеллярный остов клеточной оболочки по Фрей-Висслингу. Мицеллярная и интермицеллярная фаза проникают одна в другую, не образуя перерывов; дисперсной фазы нет. Внизу продольный, сверху поперечный разрез. По Фрей-Висслингу.

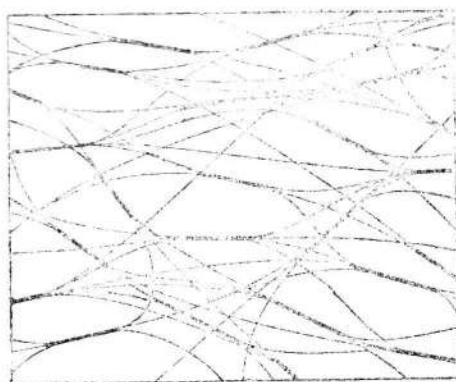


Рис. 43. Мицеллярная структура оболочки клетки меристемы. По Фрей-Висслингу.

же автора, связь, существующая в точках сцепления (перекрестках) между мицеллами, нарушается, и эти последние сдвигаются или скользят одна по другой, не изменяя своего на-

правления. Образованные ими петли при этом становятся больше, и таким образом освобождается место для «вплетения» новых нитей. В этом и заключается, по Фрей-Висслингу, интуссусцепция.

Как видно из рис. 43, нитевидные мицеллы целлюлозы опоясывают растущие клетки преимущественно в тангентальном направлении. В этом же направлении связь между ними особенно прочна, так как она осуществляется по главным валентностям. Следовательно, оболочка должна оказывать растяжению в тангентальном или поперечном направлении гораздо большее сопротивление, чем в продольном. Вот почему клетки в зоне роста coleoptиля и других органов растут почти исключительно в длину.

Действие ростового гормона, по Фрей-Висслингу, сводится, по крайней мере, частично к ослаблению, или разрыхлению связей между мицеллами в «точках сцепления», где они соединены между собою боковыми валентностями (группы ОН).

Фрей-Висслинг придает большое значение открытию Гесса (1937), который нашел, что оболочки растущих клеток содержат воск. Так как воск — вещество крайне липофильное (гидрофобное), а целлюлоза — гидрофильное, то внедрение молекул воска между пучками мицелл целлюлозы возможно только в том случае, если между этими разнородными соединениями находится третье вещество, молекулы которого содержат одновременно и липофильные, и гидрофильные группы. К числу таких принадлежат белки и фосфатиды. Так как и те, и другие содержатся в поверхностном слое протоплазмы, примыкающем непосредственно к оболочке, то проникновение их в интермицеллярные пространства вполне возможно. Напомним, что фосфатиды были найдены в клеточных оболочках еще Ганштеен-Краниером (1910), а позже Тимани и Боннер обнаружили в оболочках клеток колеоптиля овса довольно значительное содержание протеинов.

Таким образом, выводы Фрей-Висслинга косвенно подтверждают предположение Сёдинга, что интермицеллярная субстанция состоит (частично) из живого вещества и что, следовательно, ростовый гормон действует на оболочку не непосредственно, а при участии протоплазмы.

VI

В работах, которые мы рассматривали до сих пор, на первый план выдвигался вопрос об изменениях, происходящих при росте в клеточной оболочке. Однако, как мы видели на ряде примеров, исследования, направленные на изучение механизма роста оболочки, в конце концов, всё же приводят к вопросу о роли протоплазмы в росте клетки. За последние десятилетия было сделано немало попыток осветить этот вопрос, как под углом зрения учения о фитогормонах, так и независимо от него. Все эти исследования опираются на идеи коллоидной химии, проникновение которых в физиологию роста началось еще в конце прошлого столетия под влиянием работ М. Фишера и Дж. Лёба. Для нас особый интерес представляют, конечно, те более новые работы в этой области, которые так или иначе соприкасаются с проблемой влияния фитогормонов на рост растительной клетки. С этой точки зрения заслуживает внимания в особенности работа Струггера (1934). На ней мы и остановимся более подробно.

Струггер поставил своей задачей найти коллоидно-химические отличия в протоплазме растущих и нерастущих клеток. Основой для его исследований в этой области послужило наблюдение, что так называемая «форма плазмолиза», т. е. очертания отделившегося от оболочки протопласта, не одинакова у клеток, уже закон-

чивших свой рост и находящихся в стадии вытягивания. В то время как у первых действие плазмолитика почти немедленно приводит к округлению отставшего от оболочки протопласта (так наз. *Konvexplasmolyse*), у вторых — обычно очертания протоплазмы после плазмолиза долгое время имеют неправильный характер: углубления чередуются с выступами, соединенными с оболочкой при помощи более или менее толстых тяжей (*Konkavplasmolyse* и *Krampfplasmolyse*, по терминологии Ф. Вебера). Соответственно этому так называемое «время плазмолиза», т. е. промежуток времени от помещения клетки в плазмолизирующий раствор до округления протопласта, у растущих клеток имеет большую продолжительность, чем у закончивших свой рост.

Давно уже известно, что форма плазмолиза до известной степени является отражением коллоидно-химического состояния протоплазмы плазмолизируемой клетки (Ф. Вебер 1923; Скарс — Scarth 1923; Холодный 1924). Обычно считают, что неправильные очертания протопласта (*Krampf-* и *Konkavplasmolyse*) свидетельствуют о высокой, а округленные — о незначительной вязкости протоплазмы. Отсюда следует, что растущие клетки отличаются от нерастущих более высокой вязкостью цитоплазмы. Исследуя гипокотиль подсолнечника, корень ряски и лист *Helodea densa*, Струггер у всех этих объектов обнаружил закономерную смену форм плазмолиза при переходе от клеток меристемы через зону вытягивания к клеткам, уже закончившим свой рост. Во всех случаях клетки, находившиеся в стадии вытягивания, давали неправильную форму плазмолиза (*Konkav-* и *Krampfplasmolyse*), а клетки уже или еще не растущие — округленную. На этом основании Струггер говорит о «продольном плазматическом градиенте», характеризующем постепенное изменение физико-химического состояния протоплазмы клеток вдоль растущего органа. У гипокотилей подсолнечника, которые продолжительное время находились в горизонтальном положении, т. е. под влиянием геотропического раздражения, Струггер наблюдал аналогичную разницу в форме плазмолиза между верхней и нижней стороной органа, что, по его мнению, говорит о наличии «радиального градиента».

Вязкость амфолитных гидрофильных коллоидов, к числу которых относятся и биокolloиды протоплазмы, зависит от электрического заряда их частичек и наименьшую величину имеет в изоэлектрической точке, т. е., когда заряд равен нулю. По обе стороны от этой точки заряд, а вместе с тем и вязкость возрастают. Изменяя рН среды, можно изменить заряд, а следовательно и вязкость коллоидов протоплазмы. Отсюда естественно возникает мысль, что можно искусственно привести протоплазму нерастущих клеток в физико-химическое состояние, характерное для растущих, и наоборот. Исходя из этой мысли, Струггер сделал попытку вызвать образование радиального градиента в гипокотиле подсолнечника, действуя на него односторонне буфер-

ными растворами с различной концентрацией водородных ионов. Одностороннее проиикновение раствора в ткани достигалось тем, что с соответствующей стороны сдиралась узкая полоска эпидермиса. При погружении в воду такие гипокотили образовывали положительно травматотропические изгибы. Если же вода заменялась раствором Михаэлиса ($\text{CH}_3\text{COONa} + \text{CH}_3\text{COOH}$), то при определенном рН наблюдался изгиб в противоположную сторону — результат удлинения клеток коровой паренхимы с пораженной стороны. Исследуя зависимость этих изгибов от температуры, а также обратимость и необратимость их на разных стадиях, автор делает заключение, что они представляют собой типичные нутационные, т. е. ростовые явления.

На основании всех этих опытов и наблюдений Струггер строит свою «теорию роста», сущность которой сводится к следующему. Непосредственной причиной роста клеток растительного организма является наличие в нем кислотного градиента (Aziditätsgradient), которое влечет за собой возникновение плазматического градиента и изменение ионизации коллоидов протоплазмы в определенных клетках. Следствием этого является, с одной стороны, набухание протоплазмы и увеличение внутриклеточного давления, а с другой,— изменение свойств оболочки, регулируемых протоплазмой. И то, и другое обуславливает в свою очередь эластическое и пластическое растяжение оболочки, постепенно фиксируемое активным ее ростом.

Таким образом, рост клеток в длину (Streckungswachstum) ставится в причинную связь с определенным физико-химическим состоянием их протоплазмы. «Минимум роста» отвечает изоэлектрической точке биокolloидов плазмы. Удаление от этой точки сопровождается усилением роста. Сообразно с этим рост усиливается при тех концентрациях ионов водорода, которые увеличивают гидратацию протоплазмы.

Теория Струггера, заманчивая своей простотой, покоится однако на слишком узком экспериментальном базисе, который к тому же нуждается в проверке. Нельзя, например, признать вполне убедительными доводы, приводимые автором в доказательство ростового характера описанных им изгибов в кислых растворах. Плохо вяжется с этим предположением ход процесса, обнаруживающего наибольшую скорость в течение первых 10 минут, а затем постепенно замедляющегося. Такая быстрота реакции более соответствует тургорным, вариационным движениям. Трудно также учесть влияние ранения, которого можно было бы избежать, выбрав иной объект для опытов и ориентируясь на создание продольного, а не радиального градиента. Наконец, не следует забывать, что исходная точка всех построений Струггера — суждение о вязкости протоплазмы по форме и времени плазмолиза — недостаточно обоснована. Не подлежит сомнению, что, кроме вязкости, на характер плазмолиза влияют еще и другие факторы (см. Холодный и Занкевич 1933). Осо-

бенное значение здесь должна иметь более или менее интимная и прочная связь протоплазмы с оболочкой. Очень вероятно, что именно в период наиболее быстрого роста, который у растительных клеток всегда сопровождается интенсивным нарастанием оболочки, эта связь особенно крепка: оболочка становится как бы органической составной частью протоплазмы, вследствие чего разделение их при плазмоллизе сопровождается образованием многочисленных тяжей и нитей, придающих протопласту неправильную форму и замедляющих его округление.

О том, что выводы Струггера едва ли можно признать правильными, говорит и опубликованная в том же 1934 г. работа Боннера (Bonner). Боннер избрал объектом своих опытов декапитированный колеоптиль овса и, следуя методике Струггера, прежде всего установил, что и у этого растения в кислом буферном растворе, при рН равном 4,1, наблюдаются отчетливые изгибы с выпуклостью на стороне, лишенной эпидермиса. Причина их сводится, по мнению автора, к неодинаковой ростовой реакции эпидермиса и паренхимы колеоптиля: в то время как паренхимные клетки значительно ускоряют свой рост в кислых растворах, скорость роста эпидермиса почти не изменяется. Однако, этим и ограничивается сходство результатов Боннера и Струггера. Изменений в вязкости протоплазмы (по методу формы и времени плазмолиза) при росте клеток колеоптиля Боннеру не удалось обнаружить. Его опыты не подтвердили также наличия «кислотного градиента» в растущей зоне этого органа: оказалось даже, что клетки верхней части колеоптиля, находящиеся в стадии наибольшего вытягивания, обладают несколько большим рН, чем расположенные у основания.

Отбрасывая представление Струггера о непосредственной зависимости роста от коллоидно-химических свойств протоплазмы, Боннер объясняет влияние водородных ионов на рост клеток колеоптиля действием их на ростовое вещество. Действительно, ему удалось показать, что в кислых растворах пластичность клеточных оболочек колеоптиля увеличивается так же, как под влиянием ростового гормона. В то же время на кислотность клеточного сока ростовое вещество не оказывает никакого действия. Наконец, Боннер установил наличие ростового гормона, повидимому, в неактивном состоянии, в клетках декапитированного колеоптиля. А так как, по данным Долька и Тиманна (1932), ростовое вещество в кислом растворе вызывает значительно больший физиологический эффект, чем в щелочном, то из этого следует, что ускорение роста в кислых растворах представляет собой результат активации ростового гормона, по всей вероятности, связанной с переходом его из мало деятельной формы (соли) в активное состояние недиссоциированной свободной кислоты.

Как ни велики противоречия между результатами исследований Струггера и Боннера, однако они не дают оснований

утверждать, как это делает, например, Гуттенберг (1935), что между коллоидным состоянием протоплазмы и ростом не существует причинной связи. Нет ничего невероятного в предположении, что ростовой гормон сам по себе может вызывать в протоплазме изменения коллоидно-химического характера и что эти изменения отражаются на росте. На такой точке зрения стоит между прочим ван де-Санде-Бакхайзен (van de Sande Bakhuysen 1930). Этот автор высказывает мысль, что не только стадии вытягивания, но и всем другим фазам развития растительных клеток отвечает определенное коллоидно-химическое состояние их протоплазмы, которое характеризуется, главным образом, разницей электрического заряда и гидратационной способности (hydration capacity), т. е. способности к набуханию наружных и внутренних ее частей. Уже в клетках меристемы, лишенных вакуолей, по его мнению, периферическая часть протоплазмы более отрицательно заряжена, чем внутренняя, перинуклеарная. Однако, в этих клетках центральная часть протоплазмы еще достаточно далека от изоэлектрической точки, что обеспечивает ее коллоидальную устойчивость. С возрастом гидратационная способность наружных слоев протоплазмы увеличивается, в то время как около ядра она уменьшается, и вследствие этого коллоидально-связанная вода перинуклеарной плазмы вместе с растворенными в ней веществами освобождается, образуя вакуоли. Дальнейшее изменение гидратационной способности в том же направлении, сопровождаемое увеличением разницы электрических потенциалов в центре и на периферии клетки, приводит к усиленному поглощению воды и солей и к накоплению их в вакуолях.

Действие ростового гормона, по мнению Бакхайзена, вызывает не только увеличение пластичности клеточной оболочки, но и усиление отрицательного заряда наружных частей протоплазмы. «Таким образом,—говорит он,—обе внутренние причины роста—увеличение гидратации протоплазмы и клеточной оболочки—могут быть сведены к коллоидальному эффекту действия ростового гормона».

Развивая свою мысль дальше, автор высказывает интересное предположение, что и все дальнейшее развитие растительной клетки—в стадии внутренней дифференцировки,—равно как и продолжительность ее жизни, находится под контролем ростового вещества. Наличие этого вещества, поддерживая электрический заряд и гидратационную способность протоплазмы, увеличивает продолжительность жизни клетки. С исчезновением ростового гормона наступают явления обратного порядка, протоплазма теряет коллоидальную устойчивость и отмирает. Так можно объяснить постепенное истощение и отмирание вегетативных органов у однолетних растений после оплодотворения. До этого момента ростовое вещество, диффундирующее из верхушки в нижние части растения, поддерживает их способ-

ность к поглощению воды и солей. Но как скоро совершилось оплодотворение, верхушка перестает выполнять свою инкреторную функцию, и вегетативные органы усыхают. Наоборот, в созревающих семенах создаются новые центры эмбрионального роста, где вырабатывается и связывается ростовой гормон, и сюда начинают притекать вода и соли, монополизируемые этими частями растительного организма, в ущерб всем остальным. Такова, по мнению Бакхайзена, «коллоидально-химическая основа жизненного цикла растений».

Теория Бакхайзена в значительной части представляет собой гипотетическое построение, недостаточно подкрепленное экспериментальными данными. Ее слабая сторона, так же как и теории Струггера, в ясно выраженной механистической установке, в стремлении свести всю сложность и многообразие явлений роста к изменениям одного основного качества протоплазмы — гидратационной способности ее биокolloидов. Однако, эта теория представляется нам все же заслуживающей внимания, как одна из первых попыток не только охватить всю совокупность ростовых явлений, свойственных жизненному циклу типичной растительной клетки, но и перебросить мост к более сложным проблемам физиологии развития.

Возвращаясь к вопросу о возможных причинах роста клеток в длину (*Zellstreckung*), связанных с физико-химическими изменениями в протоплазме, отметим еще гипотезу Чайя (1935). По мнению этого автора, действие на клетку кислот (в том числе ауксина и гетероауксина) сводится к изменению заряда поверхностного слоя протоплазмы: благодаря адсорпции ионов водорода, этот слой, обычно несущий отрицательный заряд, становится заряженным положительно. Возникает явление отрицательного осмоса, в основе которого (по исследованиям Дж. Лёба 1920) лежит отталкивание отрицательно заряженных частиц воды анионами кислот и проникновение этих частиц в клетку, независимо от наличия необходимого для этого осмотического градиента. В результате увеличивается внутриклеточное (тургорное) давление, что вызывает, в свою очередь, растяжение оболочки и необратимое увеличение объема клетки. Чтобы подтвердить свою гипотезу, Чайя приводит краткое описание нескольких опытов с корневыми волосками. В 4% растворе сахарозы, приготовленном на растворе гетероауксина (1 мг гетероауксина на 1 л воды), корневые волоски внезапно растрескивались. Эти и другие, описанные Чайя опыты, не имеют, однако, прямого отношения к явлениям роста.

Следует упомянуть еще, что, по мнению Чайя, направление роста клеток (вытягивание их преимущественно в длину) определяется направлением тока ростового гормона. Если это вещество поступает в клетку сбоку, перпендикулярно к длинной оси ее, то клетка разрастается не в длину, а в ширину, как это

наблюдается, напр., при введении ауксина в корень через его боковую поверхность (Холодный 1931).

Рассмотренных нами примеров достаточно, чтобы дать читателю некоторое представление о сложности и многообразии тех явлений, которые, по современным данным, предшествуют и сопутствуют росту клеток растения в длину. Несмотря на большое число исследований, посвященных изучению этих явлений за последние годы, по существу мы знаем о них лишь немного больше того, что было известно во времена Сакса. Для дальнейшей более успешной работы в этой области необходимо, как нам кажется, сосредоточить внимание на вопросе о взаимоотношениях между протоплазмой и оболочкой и на тех изменениях в коллоидно-химическом состоянии протоплазмы, которые обуславливаются действием на нее фитогормонов.

VII

Перейдем теперь к вопросу о роли фитогормонов в тех ростовых явлениях, которые предшествуют вытягиванию клеток и обычно объединяются под названием эмбрионального роста. Эти явления, несомненно, еще более сложны, чем рассмотренные нами до сих пор. Они не сопровождаются значительным увеличением объема клеток, как в стадии вытягивания, но зато здесь происходит заметное накопление сухого вещества, увеличение массы протоплазмы за счет притекающих к клеткам органических и минеральных соединений. Кроме того, клетки, находящиеся в стадии эмбрионального роста, достигнув известного предельного объема, как известно, делятся, испытывая при этом целый ряд сложнейших изменений, как в структуре, так и в физико-химическом состоянии протоплазмы, ядра и других составных частей. Все эти явления, при современном состоянии наших знаний, еще менее поддаются физиологическому анализу, чем явления, связанные с увеличением объема клеток на последующих этапах их роста. Если по вопросу о роли фитогормонов в стадии вытягивания мы могли высказать несколько гипотетических предположений, намечающих пути для более глубокого проникновения во внутренний, физиологический «механизм» соответствующих явлений, то здесь, в вопросе о значении фитогормонов для эмбрионального роста растений, мы лишены пока даже этой возможности. По существу все наши знания в этой области ограничиваются установлением необходимости для нормального роста и развития эмбриональных тканей растения определенных «дополнительных веществ» (*accessory substances*) типа гормонов. В чем заключаются физиологические функции этих веществ, мы не знаем. Едва ли, однако, можно сомневаться в том, что они имеют ближайшее отношение к процессам питания, ассимиляции, представляющим собой необходимую основу всякого эмбрионального роста. Эта связь находит себе извест-

ное отражение и в методике исследований, посвященных гормональным явлениям в начальных стадиях роста: накопление сухого вещества в растущих организмах здесь обычно принимается за критерий «физиологической активности» того или иного фитогормона. С этим связан также выбор объектов: очень часто опыты ставятся здесь с плесневыми грибами и дрожжами, у которых накопление сухого вещества при росте определять, конечно, гораздо легче, чем у более сложно построенных высших растений. Дрожжи представляют еще и то удобство, что у них легко определять скорость размножения по числу клеток, содержащихся в единице объема питательного раствора в начале и в конце опыта. Физиологии размножения дрожжей мы и обязаны первыми сведениями о зависимости этого процесса от наличия в питательной среде особых веществ-стимуляторов, действующих в необычайно слабых, «следовых» концентрациях. Мы имеем в виду учение о так наз. биосе, возникшее в начале нашего столетия, но своими корнями восходящее к эпохе знаменитого спора между Пастером и Либихом (1869—1873). История этого вопроса заслуживает того, чтобы остановиться на ней несколько подробнее.

В 1860 г. Пастер в своем известном «Мемуаре о спиртовом брожении» пришел к выводу, что для роста и размножения дрожжей, кроме сахара, который они могли бы сбраживать, необходимы только еще аммонийная соль и зольные элементы. Интенсивность брожения, однако, по Пастеру, значительно усиливается от прибавления сока винограда, сахарной свеклы или дрожжей. Девять лет спустя Либих, выступая против пастеровской теории брожения, указал на то, что дрожжи, если их культивировать по методу Пастера, не обнаруживают ни роста, ни брожения. В ответ на это Пастер (1872) предложил повторить свой опыт в присутствии Либиха. Он брался приготовить любое количество пивных дрожжей на своем «минеральном растворе» и ставил единственным условием только оплату Либихом расходов по постановке этого опыта. К сожалению, Либих не успел ответить на этот вызов, так как в 1837 г. скончался. «Последнее слово», таким образом, осталось за Пастером; однако, по существу вопрос не был окончательно выяснен. Почти через 30 лет он снова привлек к себе большое внимание. Профессор Лувенского университета М. Иде (M. Ide) и его ученик Е. Вильдье (E. Wildiers), исследуя размножение дрожжей, пришли к выводу, что опыт, описанный Пастером, не удается, если приготовленный по его рецепту питательный раствор засеять очень малым количеством дрожжевых клеток. Дрожжи в этих условиях начинают размножаться только при наличии в растворе ничтожного количества какого-то не разрушающегося от нагревания органического вещества, содержащегося в дрожжевом экстракте. Эти результаты были опубликованы Вильдье (1901), предложившим назвать найденное им и Иде загадочное соединение «биосом»

(от греческого слова $\beta\acute{\iota}\omicron\varsigma$ — жизнь). По мнению автора, Пастеру в его опытах с «минеральными растворами» только потому удалось получать обильное размножение дрожжей, что он брал для посева относительно большие количества исходной культуры, и вместе с дрожжевыми клетками в питательный раствор попадало также достаточное для их развития количество биоса.

Открытие Иде и Вильдье вначале вызвало к себе весьма скептическое отношение. Высказывалось предположение, что примененные бельгийскими исследователями питательные растворы содержали следы ядовитых металлов, которые при прибавлении дрожжевого экстракта связывались находящимися в нем белковыми веществами. Прингсгейм (H. Pringsheim) указывал на сходство биоса с «жизненным эликсиром» алхимиков, но в то же время считал возможным, что продажный сахар содержит следы органических примесей, усиливающих размножение дрожжей и брожение.

Интерес к проблеме биоса особенно начал расти с развитием учения о витаминах и гормонах, когда идея широкого распространения в организмах физиологически-активных веществ, действующих в ничтожных концентрациях, постепенно стала завоевывать всеобщее признание. В двадцатых годах много было сделано для выяснения природы и значения биоса американскими исследователями, среди которых нужно отметить R. I. Williams'a, W. Lash-Miller'a, G. H. W. Lucas'a и других. A. M. Copping, исследовавший 20 рас культурных и диких дрожжей, установил, что эти последние обладают способностью образовывать биос в своих клетках и не нуждаются в притоке его извне. Культурные расы дрожжей оказались неодинаковыми по своей потребности в биосе, обнаруживая в этом отношении значительные количественные различия. Возможно, что это обстоятельство было одной из причин расхождения результатов Пастера и Либиха.

В 1923 г. E. J. Fulmer с сотрудниками показал, что биос состоит из нескольких химических соединений. Одно из них было впервые выделено четыре года спустя E. V. Eastcott'ом из чайной пыли и оказалось тождественным со спиртом мезоинозитом. Исследования R. J. Williams'a с сотрудниками сделали затем вероятным, что другая составная часть биоса тождественна с витамином B₁ (анейрин, или тиамин).

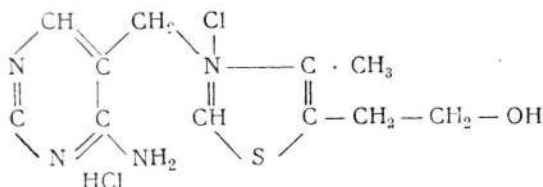
В 1932 г. работу по изучению биоса начал Кёгль (Kögl) в Утрехте. Как указывает этот автор, он поставил своей задачей расширить свои исследования над ростовыми веществами, включив в них и те фитогормоны, которые имеют ближайшее отношение к процессам роста, связанным с делением клеток. Эта работа, спустя несколько лет, увенчалась крупным успехом: Кёглю удалось выделить в кристаллическом состоянии и в основном выяснить химическую природу третьего компонента биоса, названного биотином. Некоторые свойства этого нового соеди-

нения были выяснены на экстрактах из дрожжей, в которых, как мы уже знаем, впервые был обнаружен биос. Однако, вскоре оказалось, что содержание биотина в дрожжевых клетках слишком ничтожно: для выделения 1 г этого вещества понадобится бы переработать приблизительно 360 000 кг пекарских дрожжей. Поэтому Кёгль в качестве исходного материала для получения биотина использовал желток куриных яиц, содержащий в 10 раз больше этого вещества, чем дрожжи. Выделение биотина оказалось делом нелегким: Кёглю с сотрудниками после 5 лет работы удалось получить только 60 мг этого соединения.

Биотин представляет собой одноосновную кислоту. По предварительным анализам химический состав ее может быть выражен формулой $C_{11}H_{18}O_3N_2S$. Таким образом, это вещество, так же как и витамин B_1 (тиамин¹⁾, содержит серу. В качестве тест-объекта для определения активности биотина Кёгль и Тённис (Kögl und Tönnis 1936) применили пивные дрожжи (раса М): интенсивность размножения их измерялась нефелометрическим методом, т. е. по степени помутнения питательного раствора, которая возрастает прямо пропорционально числу находящихся в нем клеток. Оказалось, что биотин заметно ускоряет размножение дрожжей, при чем такое действие его можно обнаружить еще при разведении 1 : 400.000.000.000, а при концентрации в 10 раз более высокой (1 : 40.000.000.000) получается уже очень явственный эффект. Таким образом, по своей активности биотин, повидимому, превосходит все другие известные в настоящее время фитогормоны.

Кёгль и его сотрудники изучали действие биотина и других составных частей биоса не только на дрожжи, но и на других представителей растительного мира. Особенно интересные результаты были получены ими при опытах с различными грибами (Kögl und Fries 1937). В качестве примера приведем данные Fries'a, относящиеся к паразитному грибку *Nematospora Gossypii* (из аскомицетов), поражающему хлопчатник. Эти данные графически представлены на рис. 44. Мы видим, что прибавление к питательному раствору каждого из трех компонентов биоса в отдельности вызывает только слабый эффект (В) или даже совсем не оказывает никакого влияния на накопление сухого вещества грибом (I, А). Более значительный прирост

¹⁾ Структурная формула витамина B_1 :



получается при введении в раствор двух компонентов одновременно; максимальный эффект достигается прибавлением всех трех составных частей биоса¹⁾. Очевидно, грибок *Nematospora Gossypii* — в условиях этого опыта — не мог синтезировать необходимые ему для нормального роста «дополнительные вещества» и нуждался в притоке их извне. Другие испытанные Кёглем и Фризом грибки вели себя иначе. Так, напр., *Phytophthora castorum* давала одинаковый (максимальный) прирост как от прибавления

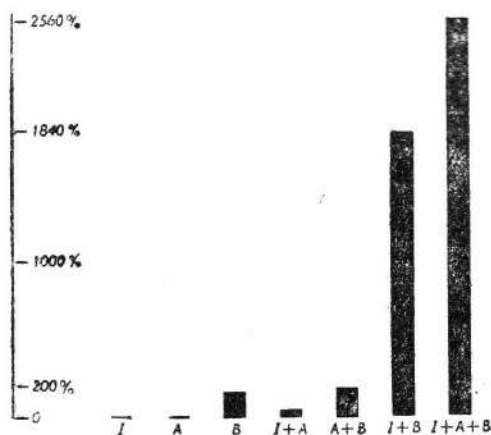


Рис. 44. Прирост сухого вещества мицелия грибка *Nematospora Gossypii* по сравнению с контролем, в десятидневной культуре, с такими добавками на каждые 25 см³ питательного раствора: I = 5 мг мезоинозита; A = 1 γ анейринхлорида; B = 1 γ метилового эфира биотина. По Кёглю.

всех трех компонентов биоса сразу (1 γ анейрина, 1 γ биотина и 5 мг инозита), так и от одного анейрина (1 γ). Из этого можно было заключить, что как биотин, так и инозит имеются в достаточном количестве в мицелии грибка и что только анейрин находится в нем в минимуме.

Опыт Фриза с нематоспорой позволяет также сделать вывод, что при одновременном воздействии нескольких составных частей биоса наблюдаемый эффект не может быть сведен к простому суммированию действия отдельных компонентов, а представляет собой явление более сложное²⁾.

¹⁾ Аналогичные данные были получены Кёглем и Тённисом для дрожжей. Следует отметить, что, по мнению Кёгля и других авторов, биотин, анейрин и мезоинозит необходимы только для роста и размножения дрожжей; на интенсивность вызываемого дрожжами брожения они не влияют. Наоборот, открытый Эйлером с сотрудниками (1924) «фактор Z» повидимому, относится к числу специфических активаторов брожения.

²⁾ На необходимость витамина В для некоторых грибов впервые указали Бургефф (Burgeff 1934) и Шопфер (1935). Последний автор опубликовал целый ряд работ по вопросу об отношении грибов к витаминам.

Давно уже известно, что анейрин, или витамин В₁ содержится в семенах злаков¹⁾. Естественно было предположить, что и другая составная часть биоса — биотин — может быть найдена в семенах и других органах высших растений. Кёгль и Гааген-Смит (1936) исследовали на содержание биотина семена более 30 видов и разновидностей культурных и диких растений, и во всех в них биотин был обнаружен в довольно значительных количествах. Замечательно, что в зерновках риса биотин, так же как и анейрин, оказался сосредоточенным преимущественно в алейроновом слое. Биотин был найден также в колеоптилях и корешках проростков овса, при чем наиболее богаты им оказались корневые верхушки этого растения.

Постоянное наличие биотина и анейрина в семенах растений невольно вызывает вопрос, не имеют ли эти вещества какого-либо отношения к росту растений на первых стадиях их развития из прорастающих семян. Некоторым указанием на необходимость их для прорастания может служить давно известный факт, что продолжительное вымачивание семян в воде обычно сопровождается более или менее значительным уменьшением их всхожести. По Кёглю и Гааген-Смиту одной из причин этого явления может быть вымывание из семян ростовых веществ, содержащихся в них в ничтожных количествах.

Чтобы ближе исследовать вопрос о влиянии биотина и анейрина на начальные стадии развития высших растений, Кёгль и Гааген-Смит поставили ряд опытов с «изолированными зародышами» гороха, отрезанными от семядолей. Для культивирования этих зародышей, лишенных притока запасных веществ из семядолей, авторы пользовались искусственным питательным раствором следующего состава:

Сахарозы (х. ч.)	250 г
KNO ₃	2 "
KH ₂ PO ₄	2 "
Ca(NO ₃) ₂	8 "
MgSO ₄ · 7 H ₂ O	2 "
Fe PO ₄	0,015 "
Na ₂ B ₄ O ₇	0,00001 "
Zn SO ₄	0,00001 "
Воды дист.	10.000 "

К этому раствору прибавлялось 10% желатины, предварительно промытой уксусной кислотой и дистиллированной водой.

Семена гороха стерилизовались 95° спиртом и 0,1% раствором сулемы, а затем в течение 6 час. набухали в стерильной воде, после чего семядоли отрезались и изолированные зародыши помещались опять в стерилизованную воду, в которой они находились не более 15 час. Такие вымоченные и, следовательно, потерявшие значительную часть своих фитогормонов зародыши пере-

¹⁾ На наличие биоса в солоде, т. е. проросших зернах ячменя, указывал еще Вильдье (1901).

носились затем в пробирки, содержавшие питательный субстрат указанного выше состава, на поверхности которого они и развивались дальше в темноте при 22° — 24° С. Благодаря тщательному соблюдению стерильности, не более 10% всех культур оказывались инфицированными и выпадали из опыта. По окончании каждого опыта измерялась длина стеблей, а также определялся вес сырого и сухого вещества стебля и корня проростков. Для примера приведем одну табличку из работы Кёгля и Гааген-Смита.

Культуры (в возрасте 49 дней)	Длина стебля в мм	Вес сухого ве- щества в мг		Вес сырого ве- щества в мг	
		Стебель	Корень	Стебель	Корень
Контроль	25,6	52,4	48,8	5,3	9,1
Биотин					
2000 SE ¹⁾ на пробирку . .	40,6	80,5	53,5	8,0	9,2
400 SE	34,4	67,9	50,6	6,9	9,2
80 SE	26,5	57,0	55,2	5,5	9,3
16 SE	25,0	55,4	48,0	5,3	8,9

Как мы видим, прибавление к питательному раствору биотина в количестве от 400 до 2000 SE вызывало значительное усиление роста стебля, сопровождающееся накоплением в нем сухого вещества, но почти совсем не отзывалось на росте корневой системы.

Аналогичные опыты были поставлены также с анейрином в тех же, приблизительно, концентрациях, в каких применялся биотин (от 0,008 γ до 4 γ на пробирку). Оказалось, что и это вещество стимулирует рост стебля изолированных зародышей гороха, но усиление роста сопровождается здесь меньшим накоплением сухого вещества, чем под влиянием биотина. Зато на рост корней анейрин действует значительно сильнее, чем биотин. по сравнению с контролем они достигали большей длины, лучше ветвились, а количество сухого вещества в них возрастало на 30%.

Замечательно также, что по данным, приводимым в цитированной работе, содержание анейрина в одной горошине равняется приблизительно 0,5γ, а биотина — 0,1γ. Таким образом, эти величины хорошо совпадают с теми дозами, какие, по опытам Кёгля и Гааген-Смита, оказывают благоприятное действие на рост изолированных зародышей гороха.

¹⁾ Под SE, или «дрожжевой единицей», Кёгль подразумевает то количество биотина (или другого компонента биоса), которое при прибавлении к питательному субстрату вызывает (в определенных условиях опыта) увеличение количества дрожжевых клеток на 100%. 2500 SE составляют около 0,1 γ биотина на пробирку.

Комбинированное действие биотина и анейрина в опытах с зародышами гороха давало (так же как и в опытах с грибами) более сильный эффект, чем каждый из этих компонентов биоса в отдельности.

Следует отметить, что введение в питательный раствор витамина С (аскорбиновой кислоты) — до 800 γ на пробирку — совсем не отражалось на развитии зародышей гороха, тогда как по опытам Виртанена и фон-Гаузена (Virtanen und von Hausen 1936) витамин С значительно усиливает рост проростков гороха, лишенных семядолей. Кёгль объясняет это различие в результатах тем, что названные авторы отрезали семядоли от проростков, достигших уже значительного развития (на 7—9-ый день после прорастания), и затем культивировали эти растения в стерильных условиях до цветения, периодически снабжая их довольно значительными количествами аскорбиновой кислоты. По этому поводу Кёгль высказывает мысль, что потребность растения в активных веществах на различных стадиях его развития должна быть неодинакова.

Боннер и Экстмен (Bonner and Axtman 1937) также исследовали влияние различных «дополнительных веществ» на рост и развитие изолированных зародышей гороха, пользуясь в основном той же методикой, которая была применена Кёглем и Гааген-Смитом. Ими было изучено действие на зародыши витаминов В₁ и С, пантотеновой кислоты Вильямса и фолликулина. Все эти вещества (в концентрациях того же порядка, как и в опытах Кёгля с сотрудниками) вызывали довольно значительное усиление роста стебля и корня зародышей. При одновременном внесении их в питательный раствор эффект заметно усиливался, не достигая, однако, той величины, которой можно было бы ожидать от простого суммирования действия отдельных компонентов смеси. В отличие от опытов Кёгля, аскорбиновая кислота (в концентрации 50 γ на 1 см³ питательного раствора) вызывала в опытах американских исследователей такое же усиление роста стебля и корня зародыша, как анейрин (в концентрации 0,13 γ на 1 см³). Это расхождение результатов авторы объясняют тем, что они пользовались другим сортом гороха, который, очевидно, по своей способности синтезировать витамин С из углеводов уступал сортам, служившим объектами опытов Кёгля и Гааген-Смита. Позднейшие опыты Боннера (1938) показали, что и никотиновая кислота, которая является одним из компонентов комплекса веществ, известного под названием «витамин В», действует благоприятно на развитие изолированных зародышей гороха.

VIII

В опытах с изолированными зародышами ростовые явления в значительной степени осложняются корреляциями между различными органами развивающегося растения. Поэтому физиоло-

гическое значение того или иного «дополнительного вещества» должно яснее проявляться при культивировании *in vitro* не целого зародыша, а отдельных его органов. Так как из трех основных органов высшего растения — корень, стебель, лист — только первый является вполне гетеротрофным в отношении источников углеродистого питания, то этот орган следует считать наиболее пригодным объектом для изучения роста в искусственных питательных субстратах. Работа с корнем облегчается, кроме того, его анатомическим строением, дающим возможность легко изолировать меристематическую верхушку этого органа, не нанося ей никаких существенных повреждений. Поэтому неудивительно, что изолированные корневые верхушки стали применять в качестве объекта для опытов по физиологии роста при первых же попытках выяснить физиологическое значение различных компонентов питательного раствора, необходимого высшим растениям для нормального их развития¹⁾.

Первые же опыты в этом направлении (Kotte 1922, Robbins 1922) показали, что изолированная корневая верхушка на искусственном субстрате, содержащем все необходимые для роста корня минеральные соли и достаточное количество углеводов, растет только ограниченное время. Если прекративший свой рост отрезок корня перенести на свежий питательный субстрат такого же состава, то рост не усиливается заметно. Естественно напрашивается мысль, что прекращение роста изолированного корня на субстрате, содержащем необходимый растению энергетический материал и зольные элементы, зависит от недостатка каких-то дополнительных веществ. С этой точки зрения, наблюдающийся вначале рост свежее изолированной корневой верхушки обуславливается наличием в ней небольшого запаса дополнительных соединений. Когда этот запас исчерпывается, дальнейший рост становится невозможным. Для возобновления его необходимо ввести в изолированный корень некоторое количество дополнительных веществ извне. Исходя из этого предположения, Роббинс (1922) попробовал прибавить к питательному субстрату, на котором он культивировал отрезанные корневые верхушки кукурузы, небольшое количество автолизата дрожжей. Получился весьма отчетливый положительный эффект. Эти опыты были затем продолжены Уайтом (Ph. White 1931 — 1934), которому в

¹⁾ Хронологически первую попытку в этом роде представляли опыты автора настоящей книги, поставленные им в 1915 г. Семена белого lupina стерилизовались в слабом растворе сулемы в вакууме, промывались стерильной водой и после набухания в такой же воде проращивались в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге в стерильных условиях. Когда появлялись заметные корешки, верхушки их отделялись фламбированным скальпелем и переносились в пробирки с питательным субстратом, содержащим сахар, аспарагин и минеральные соли и предварительно также стерилизованным в автоклаве. Эти опыты, к сожалению, остались незаконченными в связи с военными событиями 1915 г. и эвакуацией университетских лабораторий из Киева в Саратов.

1934 г. удалось добиться замечательного результата. Уайт выращивал отрезанные корневые верхушки томата на жидкой среде, имевшей следующий состав (концентрации солей указаны в миллимолях): $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ — 0,60; MgSO_4 — 0,30; KNO_3 — 0,80; KCl — 0,87; KH_2PO_4 — 0,69; $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$ — 0,006. К этому раствору прибавлялось 2% сахарозы и небольшое количество профильтрованного дрожжевого экстракта¹⁾ (из расчета 0,01 г сухих пивных дрожжей на 100 см³ раствора). Когда корень, помещенный в такой раствор, достигал значительных размеров, верхушка его главной оси отрезалась и переносилась в свежую среду того же состава. В одном из таких опытов Уайту удалось поддерживать непрерывный рост корня томата в течение более чем 500 дней, при чем за это время общий прирост его (со всеми разветвлениями) достиг 400 м и было образовано около 35 000 точек роста. Замечательно, что в течение всего этого продолжительного опыта скорость роста корня не только не уменьшалась, но обнаруживала даже значительное увеличение — от 1,5 мм на культуру в день при первом пересеве (пассаже) до 6,8 мм — при 26-ом. На этом уровне (6,8 мм в день) скорость роста держалась и в дальнейшем (до последнего, 52-го пассажа). О темпах и характере роста корневых культур в опытах Уайта дает представление рис. 45. Таким образом, можно, повидимому, подобрать такие условия, при которых рост корня (даже однолетнего растения) в искусственной культуре будет продолжаться неограниченно долгое время.

Как известно, дрожжевой экстракт содержит самые разнообразные вещества из группы фитогормонов и витаминов. Дальнейший этап работы, очевидно, заключался в выяснении вопроса, какие именно из этих соединений необходимы для роста изолированных корней в искусственной культуре. Роббинс в 1937 г. установил важный факт, что корневые верхушки томата, так же как и целые зародыши гороха в описанных нами ранее опытах Кёгля и Гааген-Смита, нуждаются для нормального развития и роста в некотором количестве витамина B_1 . Эти корни, быстро прекращавшие свой рост на минеральном растворе Уайта с сахаром, но без дрожжевого экстракта, в опытах Роббинса прекрасно развивались после прибавления к этому раствору кристаллического витамина B_1 в концентрации 2×10^{-6} г на 1 см³ или 1 части витамина на 5×10^{11} частей питательного раствора. Таким образом, в этих опытах положительный эффект от прибавления витамина B_1 наблюдался при такой же степени разведения его, какая была применена Кёглем и Тённисом при изучении действия биотина на рост дрожжей. Роббинс поддерживал свою культуру корней томата в состоянии непрерывного роста

¹⁾ Для приготовления этого экстракта сухие дрожжи кипятят в течение 20 мин. в дистиллированной воде, фильтруют и разбавляют фильтрат водой до нужной концентрации.

на синтетическом субстрате указанного состава в течение 5 месяцев, при чем за это время было сделано только четыре «пересева». Автор считает вероятным, что на растворе, содержащем минеральные соли, углеводов и витамин В₁, можно поддерживать рост корней томата в течение неограниченно долгого времени.

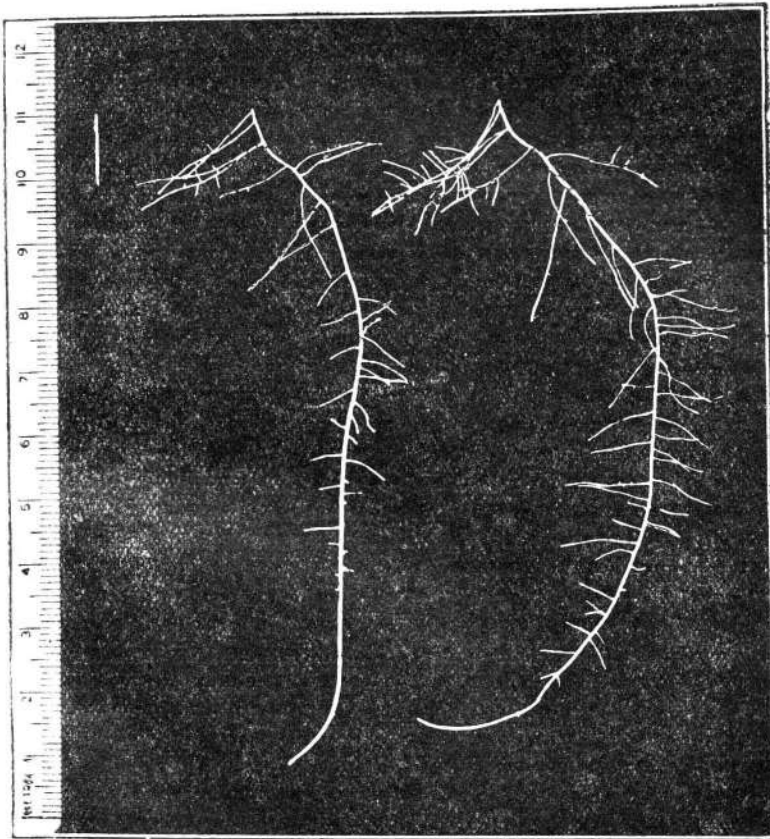


Рис. 45. Типичная культура изолированного корня помидора после 23-го пассажа. Рисунок в левом верхнем углу изображает отрезок корня, взятый для пересадки, в возрасте 355 дней. В центре—вид корня спустя 12 дней и справа—еще через 4 дня. По Уайту.

В том же 1937 г. Боннер и Эддикотт опубликовали результаты своих опытов с культивированием *in vitro* изолированных корневых верхушек гороха. Питательный раствор, которым пользовались эти авторы, содержал те же минеральные соли, что и раствор Уайта, но в несколько измененных соотношениях: количество азотнокислого кальция было увеличено, сернокислого магния — уменьшено; кроме того, часть сернокислого железа заменена

виннокислым (1 мг на 1 л). Источником углерода служила глюкоза (2%). Для лучшей аэрации корни культивировались не в жидкой среде, как в опытах Уайта, а на агаровых пластинках в чашках Петри.

Боннер и Эддикотт уделили внимание вопросу о значении начальной длины взятых для опыта корневых верхушек. Оказалось, что вполне пригодными для опытов объектами являются верхушки длиной не меньше 3—4 мм. Очень короткие верхушки (меньше 0,5 мм) крайне редко развивались в нормальные корни и часто превращались в «колонии рыхлых паренхимных клеток», сходные с теми образованиями, которые по опытам Роббинса и Бартлея и Уайта получались из таких же коротких корневых верхушек кукурузы. Интересно, что для нормального развития сосудистой ткани необходимо наличие в отрезанной верхушке хорошо выраженных прокаμβиальных пучков.

Так же как в опытах других ранее названных авторов, в опытах Боннера и Эддикотта корни отказывались расти на минеральном растворе, содержащем только сахар, но хорошо росли на том же субстрате после прибавления дрожжевого экстракта. Замена этого препарата раствором кристаллического витамина B_1 (в количестве от 20 до 0,00002 γ на 1 см³) также дала прекрасные результаты: в питательном растворе, содержащем 0,0002 γ витамина на 1 см³, опытные корни росли даже лучше, чем контрольные, получавшие дрожжевой экстракт, что авторы объясняют наличием в этом экстракте некоторых примесей, вредно действующих на корни. Максимальная скорость роста наблюдалась при концентрациях витамина от 0,0002 до 0,002 γ на 1 см³, но даже при содержании в растворе 0,00002 γ на 1 см³ еще можно было обнаружить некоторый положительный эффект. Таким образом, здесь физиологически активными оказались концентрации того же порядка, какие были установлены Кёглем и Тённисом при исследовании действия биотина на размножение дрожжевых клеток.

Боннер и Эддикотт сделали из своих опытов еще и другой интересный вывод. Оказалось, что пептон, а также смесь некоторых аминокислот, прибавленные к синтетическому питательному раствору в количестве 0,01 мг на 1 см³ значительно ускоряют рост корней гороха. Корни, получавшие аминокислоты вместе с витамином B_1 , обнаруживали приросты, которые более чем в 2 раза превышали приросты корней, получавших только витамин. Очевидно, в условиях опыта корни гороха не были в состоянии самостоятельно синтезировать все необходимые им для нормального роста аминокислоты, которые в обычных условиях они получают из семян или из зеленых листьев. По мнению Боннера и Эддикотта, приготовленный ими синтетический субстрат (раствор минеральных солей + сахар + витамин B_1 + смесь аминокислот) представляет среду, на которой изолированные корни гороха могут расти неограниченно долгое время. Вита-

мин В₁, нормально доставляемый корням в минимальных количествах из других частей растения, авторы считают типичным фитогормоном.

Наконец, совсем недавно Роббинс и Шмидт (Robbins and Schmidt 1939) обнаружили, что и другой витамин из того же комплекса — витамин В₆, или адермин, имеющий эмпирическую формулу $C_8H_{11}NO_3 \cdot HCl$, оказывает чрезвычайно благоприятное действие на развитие изолированных корней помидора в искусственной культуре. Исходной точкой для этого открытия послужило наблюдение, что если в питательном растворе Уайта (см. стр. 140)

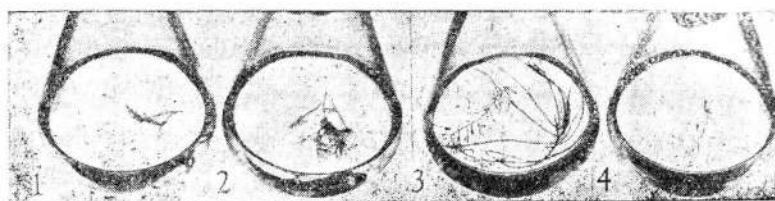


Рис. 46. Действие витамина В₆ на рост изолированных корней помидора в минеральном растворе Пфедфера, содержащем 2% тростникового сахара (1), с добавкой 5 γ тиамин (2), 5 γ тиамин и 1 γ витамина В₆ (3) и только 1 γ витамина В₆ (4). Продолжительность опыта около 2 месяцев. По Роббинсу и Шмидт.

или Пфедфера заменить чистой сахарозу желтым сахаром (light brown sugar), то развитие корней значительно усиливается. Ввиду установленного раньше рядом авторов наличия витамина В₆ в мелассе и возникло предположение, что именно этот витамин является активным началом при замене сахарозы желтым сахаром. Концентрация, при которой витамин В₆ оказывает наиболее благоприятное действие на рост корней помидора, оказалась того же порядка, как и оптимальная концентрация тиамин, — от 1 до 5 γ на 50 см³ питательного раствора. Замечательно, что благоприятное действие витамина В₆ проявляется только при наличии в растворе тиамин: сам по себе адермин не вызывает положительного эффекта. На рис. 46 мы видим результаты одного из опытов Роббинса и Шмидт. Авторы приходят к заключению, что для нормального развития корня и целого растительного организма необходимо много различных ростовых веществ. «Некоторые организмы синтезируют эти ростовые вещества в количествах, достаточных для нормального роста, другие лишены способности образовать одно или несколько из этих веществ, при чем различные организмы отличаются один от другого по своей синтезирующей способности». Нам кажется, что вывод Роббинса и Шмидта заслуживает большого внимания: он может пролить свет на некоторые мало еще изученные явления взаимодействия между привоем и подвоем и между организми-симбионтами.

Как мы видим, опыты с изолированными корнями высших растений выяснили большое значение для роста этого органа нескольких веществ, которые с полным правом можно отнести к фитогормонам. Как объект для изучения этого вопроса корни представляют, конечно, ряд преимуществ по сравнению с такими сложными образованиями, как изолированные зародыши. Однако, и у них были отмечены некоторые явления, свидетельствующие о большой сложности процессов, протекающих при культивировании корневых верхушек *in vitro*. Достаточно упомянуть об установленной Боннером и Эддикоттом зависимости роста и дифференцировки тканей от первоначальной длины взятой для опыта верхушки. Ввиду этого было желательно распространить те же исследования на еще более простые объекты, напр., кусочки тканей, состоящие из элементов совершенно однородных в физиологическом и морфологическом отношении. Таких опытов, которые вполне соответствовали бы опытам с «тканевыми культурами», давно применяемым в физиологии животных при изучении самых разнообразных вопросов, в физиологии растений до сих пор, к сожалению, ставилось немного, и большинство их не сопровождалось успехом. Из более интересных для нас опытов этого рода отметим недавние работы французского исследователя Готере (Gautheret 1937—1938), которому удалось разработать методику культивирования на питательном агаре небольших аseptической выделенных из растения кусочков вторичной образовательной ткани — камбия ивы (*Salix caprea*) и поддерживать их в такой культуре в жизнедеятельном состоянии в течение более чем 8 месяцев. В этих условиях клетки камбия, непрерывно делясь, образовывали объемистые выросты, состоявшие из рыхлой паренхимной ткани, клетки которой не обнаруживали признаков какой-либо определенной дифференцировки. Проводящие элементы — характерные продукты образовательной деятельности камбия в естественных условиях — в культурах Готере совсем не наблюдались. При этом, однако, клетки деятельного слоя (камбия) не теряли своего первоначального габитуса; изменялся только характер образуемых ими клеточных элементов.

Интенсивность нарастания каллюсоподобных образований на поверхности камбияльных пластинок в опытах Готере обнаруживала заметную зависимость от состава питательного субстрата. Особенно благоприятное действие оказывало прибавление к питательному раствору гетероауксина в концентрации 10^{-8} , витамина B_1 — 10^{-6} и цистеина — 10^{-5} . Еще более значительный эффект получался от сочетания всех трех указанных «стимуляторов» в тех же концентрациях. Их влияние сказывалось тем заметнее, чем старше была культура, т. е. чем большему числу последовательных перевивок она подвергалась, — очевидно, вследствие постепенного истощения первоначального запаса «дополнительных веществ» в клетках камбия, взятых для опыта.

Замечательное действие, оказываемое биотином и витамином В₁ на рост клеток и эмбриональных тканей у самых разнообразных представителей растительного царства, ставит перед нами вопрос о наличии биоса в этих тканях и в различных органах высших растений. Мы уже упоминали о некоторых относящихся к этому вопросу данных из работ Вильдые, Кёгля и других авторов. Более обстоятельно вопрос о содержании «дрожжевых ростовых веществ», т. е. биоса, в тканях и органах высших растений был изучен И. Дагисом (Dagys 1935, 1936, 1937). Для обнаружения и количественной оценки содержания «биоса» в исследуемом растительном материале Дагис пользовался методом, разработанным Эльфридой Альмосলেখнер (Almoslechner 1934). Сущность этого метода сводится к определению продолжительности генерации дрожжевых клеток в питательном растворе, содержащем фитогормоны группы биоса, и в контрольном, не содержащем этих веществ. Под продолжительностью генерации (Generationsdauer) подразумевается время, необходимое для удвоения числа взятых для опыта клеток, т. е. для одного деления. При наличии соответствующих фитогормонов продолжительность генерации заметно сокращается и степень этого сокращения может служить мерой для оценки содержания биоса в растворе. В опытах Альмосলেখнер с экстрактами из грибов и с мочей сокращение периода генерации под влиянием содержащихся в этих экстрактах фитогормонов доходило до 35—40%. Дагис получил аналогичные результаты с вытяжками из самых разнообразных растительных объектов. В связи с только что упомянутыми исследованиями Готере особого внимания заслуживают данные Дагиса, относящиеся к камбию ивы (*Salix fragilis*). Оказалось, что камбий как в деятельном состоянии на облиственных побегах, так и в покоящемся— на ветвях, с которых еще зимою были удалены все почки, весной содержит большое и в обоих случаях одинаковое количество «биоса», тогда как во вторичной коре его имеется очень мало. Автор исследовал также содержание биоса в почках и листьях на разных стадиях их развития у березы, дуба, ивы, сосны и ели и нашел, что в почках количество этого вещества сильно возрастает при их распускании, достигает максимума в молодых побегах и снова уменьшается во взрослых листьях. У березы было отмечено значительное возрастание количества «биоса» в листьях осенью, перед их опадением, что Дагис ставит в связь с нарушением нормального оттока этого вещества в осевые органы растения и с процессами автолиза, сопровождающимися переходом фитогормонов из связанного состояния в свободное. Листья, по мнению автора, являются местом образования исследованных им активных соединений.

Исследования Дагиса подтвердили также наличие «дрожжевых ростовых веществ» в зерновке кукурузы и пшеницы, при

чем наибольшее содержание биоса было обнаружено в алейроновом слое и в щитке, тогда как в эндосперме были найдены только следы его. При набухании семени эти вещества переходят в развивающийся зародыш. Кроме того, в щитке и зародыше прорастающих семян злаков происходит и новообразование биоса.

Дагис вначале, так же как и Альмослехнер, полагал, что обнаруженные им в различных растительных объектах активные вещества являются типичными «гормонами клеточного деления». Однако, позже, под влиянием критических замечаний Иоста, он стал склоняться к мысли, что «биос» в организме высших растений, как и у дрожжей, играет роль только стимулятора синтетических процессов, приводящих к увеличению массы протоплазмы. Следует, однако, иметь в виду, что при теперешнем состоянии наших знаний едва ли можно провести отчетливую границу между различными явлениями, протекающими в клетке на эмбриональной стадии ее роста и, несомненно, теснейшим образом между собою связанными. Отдельные этапы этого сложного процесса представляют собой только внешние проявления каких-то закономерных биохимических превращений. В анализе этих превращений современная наука делает пока первые шаги, и мы, конечно, еще очень далеки от понимания тех сложнейших взаимоотношений, которые лежат в основе физиологического действия ростовых гормонов типа биоса. Здесь можно упомянуть только об интересных данных Лёманна (Lohmann 1937), согласно которым одна из составных частей биоса — витамин B_1 , или анейрин, соединяясь с фосфорной кислотой и каким-то белковым веществом, дает карбоксилазу — фермент, обладающий способностью отщеплять CO_2 от пировиноградной кислоты с образованием ацетальдегида. Это указывает на ближайшее участие витамина B_1 в углеводном метаболизме живой клетки, являющемся источником энергии для целого ряда физиологических процессов. Возможно, что открытие Лёманна послужит отправным пунктом для выяснения природы тех внутриклеточных биохимических реакций, в которых принимают участие тиамин и другие фитогормоны, необходимые для эмбрионального роста растительных органов.

Боннер и Грин (Bonner and Greene 1938) исследовали образование и распределение витамина B_1 в проростках гороха, развивающихся на свету и в темноте. Тест-объектом для количественной оценки содержания этого витамина в исследуемых тканях им служила чистая культура грибка *Phycomyces Blakesleeanus*. Как показал Шопфер (1934—1938), этот плесневой грибок очень чувствителен к наличию в питательном растворе тиамина. Боннер и Эриксон (Bonner and Erickson 1938) подтвердили этот вывод Шопфера. Выращивая мицелий *Phycomyces* из спор на растворе, содержавшем на 1 л дистиллированной воды 0,5 г $MgSO_4 \cdot 7H_2O$, 1,5 г KH_2PO_4 , 4,0 г перекристаллизованного аспарагина и 100,0 г декстрозы, с добавкой различных доз

кристаллического витамина В₁, они получили результаты, сведенные в следующей табличке:

Вес сухого вещества мицелия в мг

Концентрация витамина в молях на 1 л	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷	0,5.10 ⁻⁷	0,25.10 ⁻⁷	0,125.10 ⁻⁷
Тиамин	101	71	56	29	15
Пиримидин + тиазол	103	66	56	28	12

Эти данные указывают на ясную зависимость нарастания массы сухого вещества в мицелии грибка от концентрации тиамин в питательном растворе. С другой стороны, они обнаруживают интересный факт: тиамин может быть заменен эквимолекулярной смесью его компонентов — пиримидина и тиазола, из которых в протоплазме грибка, очевидно, синтезируется тот же витамин.

Пользуясь этим методом при своих опытах с горохом, Боннер и Грин установили, что если молодые проростки гороха, у которых эпикотиль достиг длины около 4 см, лишить семядолей и поместить в темноту, то содержание витамина В₁ в них не возрастает, тогда как на свету количество этого вещества в таких же ростках быстро увеличивается. В корневых верхушках растений, культивируемых на свету, витамина В₁ было найдено также больше, чем в темноте. Из этого авторы делают вывод, что тиамин синтезируется под влиянием света в листьях и отсюда транспортируется в растущие верхушки корней. Если проростки, находящиеся в темноте, получали небольшие количества витамина В₁ извне, через корни, то рост этих последних, а также и стебля, заметно усиливался.

Боннер и Грин пробовали также выращивать различные растения в песчаных культурах на растворе минеральных солей с добавлением небольших количеств витамина В₁ и сравнивали прирост стеблей этих растений за определенный период с приростом контрольных экземпляров тех же видов (на минеральном растворе без витамина). Интересен опыт с тунговым деревом (*Aleurites fordii*). Экземпляры, получавшие по 0,5 мг витамина через каждые два дня (вместе с раствором минеральных солей, который сменялся через такие же промежутки времени), за 2,5 месяца дали почти в два раза больший прирост, чем контрольные, не получавшие витамина.

Заслуживают внимания также приводимые Боннером и Грин данные относительно высокого содержания витамина В₁ в различных органических удобрениях. Это обстоятельство, по мнению авторов, проливает некоторый свет на давно известный факт, что вносимые в почву с навозом органические вещества оказывают положительное влияние на рост и развитие сельскохозяйственных растений не только косвенно, как источник питания почвенных микроорганизмов, но и непосредственно.

Как указывает Рёссель (Russell), никаким сочетанием минеральных удобрений нельзя вполне заменить обычный навоз: только при применении этого последнего можно из года в год получать одинаково высокие урожаи.

Следует, однако, иметь в виду, что навоз содержит не только витамин В₁, но также биотин (Robbins and Schmidt 1939) и многие другие активные вещества растительного и животного происхождения, выделяемые, главным образом, с мочей. Кроме того, большое количество различных витаминов и фитогормонов находится в клетках бактерий, грибов и других обитающих в почве и в навозе микроорганизмов. В чистой культуре азотобактера Боннер и Грин нашли 0,14 мг тиамина на 1 г бактериальной слизи. Все эти вещества, конечно, также оказывают известное действие на рост и развитие высших растений.

Обилие и разнообразие активных веществ, содержащихся в клетках различных микроорганизмов, подтверждается также многочисленными исследованиями Нильса Нильсена (1930 — 1937) над дрожжами и плесневыми грибами. Этот автор делит все «ростовые факторы» (*facteurs de croissance*) на две группы: А и В. К первой он относит фитогормоны, действующие на рост в стадии вытягивания (группа ауксина), ко второй — вещества, обуславливающие деление клеток (группа биоса). Группа В, по мнению Нильсена, в свою очередь должна быть подразделена на две подгруппы: В¹ и В². Вещества В¹ (сюда Нильсен включает и биос) активны по отношению к дрожжам, В² — к плесням. Первые под влиянием различных окислителей легко разрушаются, вторые — нет. По Нильсену, между ними есть еще и другое различие. Если жидкость, содержащую и те, и другие «факторы роста», взбалтывать, прибавив к ней дрожжей, то вещества В¹ исчезают из раствора, адсорбируясь дрожжевыми клетками, тогда как вещества В² остаются. Другими словами, такой раствор сохраняет свою активность только по отношению к плесневым грибкам. Дрожжи, по данным Нильсена, не обладают способностью синтезировать вещества В¹ в своих клетках, а получают их из сула, в котором всегда имеются различные фитогормоны группы В.

Х

Приведенных данных достаточно, чтобы охарактеризовать в общих чертах современное положение вопроса о значении фитогормонов для начальной стадии роста, сопровождающейся увеличением массы протоплазмы и делением клеток. Как ни скудны наши сведения в этой области, все же они позволяют сделать заключение об исключительно важной роли веществ-регуляторов в указанных сложных процессах. Другой вывод, к которому нас приводят рассмотренные здесь исследования, заключается в том, что каждый растительный организм и каждый его орган для нормального прохождения стадии эмбрионального роста ну-

ждается в целом комплексе различных активных веществ, в особенности из числа витаминов. Эти последние, как мы уже указывали, с точки зрения физиологии растений являются настоящими фитогормонами. Весьма вероятно, что вывод о многообразии «ростовых веществ», необходимых растению в эмбриональной стадии роста, со временем придется распространить и на дальнейшие этапы этого процесса. За это говорят уже некоторые из опытов, описанных нами на предыдущих страницах.

Разнообразие веществ, действующих на эмбриональный рост, невольно вызывает вопрос, не оказывают ли какого-либо влияния на деление клеток и на другие проявления этой стадии роста ростовые вещества группы А, т. е. ауксин и гетероауксин. В следующей главе мы увидим, что и к этим соединениям делющиеся или способные делиться клетки растений не остаются безразличными. В естественных условиях, при наличии прочих дополнительных веществ, ауксин, повидимому, часто является регулятором клеточных делений в первичной и вторичной меристеме, а также обуславливает переход в эмбриональное состояние и деление элементов некоторых постоянных тканей в связи с процессами регенерации и новообразования различных органов у высших растений.

Кроме рассмотренных нами двух стадий роста,— эмбриональной и стадии вытягивания,— в физиологии растений различают, как известно, еще третью— стадию внутренней дифференцировки. С точки зрения учения о фитогормонах, явления, связанные с дифференцировкой клеток и тканей, почти совсем еще не изучены. Однако, можно считать весьма вероятным, что, «вещество-регуляторы» принимают в них известное участие. В этом отношении заслуживает внимания в особенности работа Иоста (1932), посвященная вопросу о «детерминировании структуры корня». Автор исследовал на поперечных срезах сосудистую систему корней кукурузы и конского боба, у которых верхушка была отрезана, а затем регенерировала. Его интересовал такой вопрос: возникают ли явления дифференцировки клеточных элементов в меристеме точки роста (в данном случае в плероме) автономно или же под влиянием уже дифференцированных тканей более старых частей органа. Оказалось, что регенерирующая верхушка «достраивает» сосудистые пучки вышележащей части корня совершенно так же, как это происходило бы, если бы корень не был обезглавлен. Автор приходит к выводу, что каждый отдельный пучок сосудов корня действует на ткань, расположенную перед ним в акропетальном направлении, так, что из нее также образуются сосуды. Здесь, по мнению Иоста, речь может идти только о вещественном воздействии, т. е. о формативном влиянии каких-то химических субстанций, выделяемых клетками дифференцированной ткани и проникающих в недифференцированную. То, что эти вещества распространяются только в определенном направлении, а не диффундируют во все сто-

роны, не должно вызывать удивления, так как аналогичные факты давно уже установлены относительно ростового вещества, выделяемого верхушкой колеоптиля или корня.

Здесь невольно напрашивается сопоставление с данными экспериментальной зоологии, полученными в последнее время Шпеманном (Spemann), Гольтфретером (Holtfreter) и др. Им удалось, как известно, показать, что некоторые клетки зародыша могут действовать на другие соседние элементы как организаторы, направляя их развитие по совершенно определенным путям, и что действующим началом при этом являются определенные химические вещества. Не подлежит сомнению, говорит Иост, что и при развитии растений имеют место подобные явления. Он напоминает давно подмеченный факт, что у *Aristolochia Siphon* при росте ее стебля в толщину склеренхимное кольцо дает продольные разрывы, которые вскоре выполняются паренхимой, и что клетки этой паренхимы затем утолщаются, приобретая склеренхимный характер и восстанавливая таким образом целостность разорванного кольца. Такая же «индукция» со стороны готовой ткани, по мнению Иоста, лежит в основе срастания сосудов подвоя и привоя. К выводам, подтверждающим изложенные взгляды Иоста, приходит и Каан Альбест (Kaap Albest 1934), исследовавший новообразование проводящей ткани в пораненных местах стебля различных видов *Impatiens*.

Метод культуры растительных тканей *in vitro*, несомненно, может оказать большую помощь при изучении проблемы дифференцировки тканей и органов растений. В одной из последних своих работ Ф. Уайт (1939) описывает интересные опыты культивирования на искусственном питательном субстрате участков ткани, вырезанных асептически из верхушки стебля табака и состоявших только из клеток сердцевины и элементов прокамбиальных пучков. Субстрат, примененный им для этой цели, имел тот же состав, что и в опытах с корнями, т. е. содержал минеральные соли, сахарозу и дрожжевой экстракт (см. стр. 140). Чтобы тканевые фрагменты не погружались внутрь субстрата, к нему прибавлялось 0,5% агара. В этой среде при комнатной температуре и на рассеянном свете участки стеблевой ткани прекрасно росли, не уступая в этом отношении культурам корневых верхушек, и образовывали каллюсоподобные рыхлые скопления клеток, которые местами имели меристематический характер, местами обнаруживали первые признаки дифференцировки, напр., начало лестничного утолщения оболочек. Однако, в целом строение этих клеточных комплексов, достигавших (при многократных пересевах) довольно значительных размеров, имело совершенно хаотический характер и ни в какой мере не напоминало структуры стебля, корня или листа, с их закономерным распределением разнообразно дифференцированных тканей и клеток. Автор поддерживал свои культуры в состоянии непрерывного роста в течение 18 месяцев, и в момент опублико-

вания работы (февраль 1939) они еще продолжали прекрасно развиваться.

При дальнейших экспериментах с культурами *in vitro* участков недифференцированной стеблевой ткани табака, помидора и других растений Уайт сделал замечательное наблюдение¹⁾, что при выращивании в жидком питательном растворе на дне сосуда каллюсоподобные образования вскоре начинают дифференцироваться, образуя вначале стебли, затем листья и, наконец, корни. Автор высказывает предположение, что это явление, быть может, следует поставить в связь с неодинаковым содержанием кислорода в верхних и нижних слоях питательной среды.

Если эти наблюдения Уайта подтверждаются при более обстоятельных исследованиях, то из них можно будет сделать вывод, что анатомическая и морфологическая дифференцировка тела растения зависит не только от внутренних факторов, но и от внешних. Наличие физических и химических градиентов в окружающей растению среде дает необходимый импульс к возникновению процессов внутренней дифференцировки, направляет их по определенным путям и налагает на развивающийся организм ту печать соответствия условиям среды, которую невозможно было бы объяснить действием одних только внутренних факторов. Роль фитогормонов при такой трактовке проблемы, очевидно, должна свестись к более узкой функции регулирования биохимических реакций, связанных с процессами дифференцировки и формообразования, в основных своих чертах уже определенными данным сочетанием внешних условий.

¹⁾ См. Science, V. 80, № 2313 (1939).

ФИТОГОРМОНЫ, МОРФОГЕНЕЗ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

I

В предыдущих очерках мы уже видели, как с развитием учения о фитогормонах постепенно расширялся круг явлений, охватываемых этим новым отделом физиологии растений. Весьма важным этапом этого процесса был переход к явлениям морфогенеза и развития растений. В настоящей главе мы остановимся на ряде исследований, опубликованных, главным образом, в течение последнего десятилетия и представивших ряд доказательств теснейшей зависимости процессов формообразования и развития от наличия в растительном организме тех или иных фитогормонов.

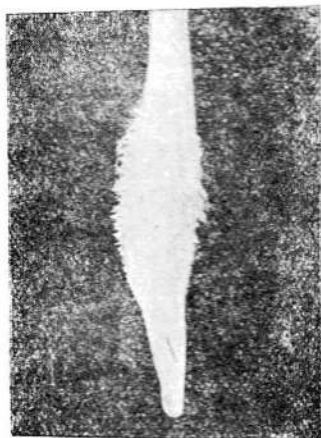


Рис. 47. Утолщение на корне кукурузы, вызванное действием ауксина.
По Холодному.

Первые указания на то, что с помощью фитогормонов можно изменять нормальное течение морфогенетических процессов у растений, были получены автором этой книги (Холодный 1931). Если к верхушке целого, неповрежденного корня проростка кукурузы приложить несколько только что срезанных верхушек coleoptилей того же растения (см. рис. 29) и таким образом увеличить содержание ростового гормона в молодых растущих клетках корня, то спустя 5—6 часов рост корня в длину почти прекращается и в то же время он начинает утолщаться в участке, расположенном на расстоянии 1,5—2 мм от кончика. Спустя сутки здесь образуется довольно значительное утолщение, или опухоль, густо покрытая с поверхности корневыми волосками (рис. 47). Особенно больших размеров достигает это образование, если часов через 12 после начала опыта заменить насаженные верхушки свежими. Анатомическое исследование показывает, что утолщение состоит из сильно разросшихся в ширину клеток ко-

ровой паренхимы. Центральный цилиндр корня тоже утолщается, но в значительно меньшей степени. Вегетационная верхушка на протяжении 1,5—2 мм от кончика сохраняет свое нормальное строение. Дифференцировка клеток (образование спиральных и других утолщений оболочки и т. п.) начинается уже на расстоянии 3 мм от кончика корня; следовательно, зона роста сильно укорачивается. Раньше залагаются боковые корни и притом непосредственно возле верхней границы утолщения, тогда как нормально они появляются только на несколько сантиметров выше верхушки главного корня. Цитологическое исследование утолщенных корней не обнаружило каких-либо изменений в ядре, но зато протоплазма клеток верхушечной меристемы, несомненно, изменялась в своих свойствах под влиянием увеличенной дозы ростового гормона: после фиксирования (по Навашину, хроматоформолом) эти клетки значительно хуже воспринимали краски (эритрозин, конгокоринт), чем клетки меристемы контрольных корней, и, окрашиваясь, приобретали несколько иной оттенок, чем эти последние.

Позже, когда мною было обнаружено, что эндосперм кукурузы также выделяет значительное количество ростового гормона, описанные опыты были повторены с заменой колеоптилевых верхушек маленькими увлажненными кусочками крахмалосодержащей ткани эндосперма (Холодный 1936). Были получены те же явления — приостановка или сильное замедление роста и образование утолщений. Кроме того, оказалось, что в опытных корнях заметно уменьшается число делящихся ядер. Если у контрольных корней принять это число (для продольных разрезов) за 100, то у опытных, находившихся в течение 4—8 часов в контакте с кусочками эндосперма, оно колеблется от 37 до 50.

Леван (Levan 1939), описавший утолщение корней лука (*Allium* сера и *Allium fistulosum*) под влиянием слабых растворов гетероауксина и некоторых других ростовых веществ, наблюдал иногда увеличение числа митозов в меристеме этих корней, по крайней мере в начале опыта. Спустя 4—5 дней, однако, число делящихся клеток заметно уменьшалось. Заслуживает внимания также отмеченное Леваном появление полиплоидных ядер в меристеме корней, обработанных названными веществами. Впрочем, это явление наблюдалось уже раньше В. Гринлифом (W. Greenleaf 1937) у табака — под влиянием гетероауксина.

Все эти данные говорят о том, что действие ауксина и других ростовых гормонов на меристему корня, при известной концентрации этих веществ, сопровождается довольно глубокими изменениями протоплазмы и ядра, что, в свою очередь, может приводить к различным нарушениям в нормальном органогенезе.

Одним из таких нарушений является отмеченное впервые мною (Холодный 1931) раннее заложение боковых корней в центральном цилиндре главного корня кукурузы под влиянием ростового гормона, проникающего в корневую верхушку из наса-

женных на нее верхушек колеоптилей того же растения. Леван также наблюдал это явление на корнях лука, подвергнутых действию гетероауксина. Замечательно, что указанный эффект получался уже при кратковременном воздействии на главный корень

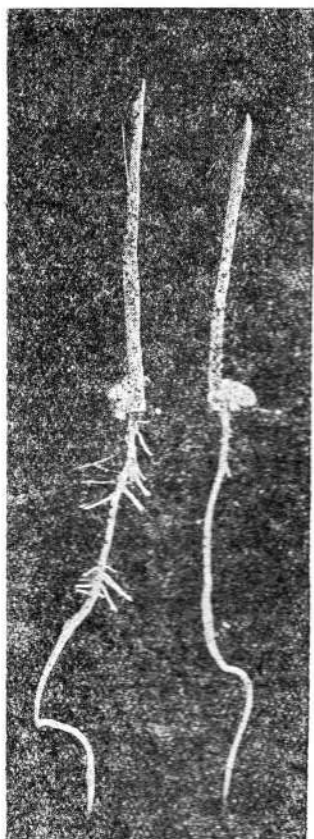


Рис. 48. Два проростка кукурузы. У левого корневая верхушка в течение 36 час. получала ауксин из насаженных на нее трех верхушек колеоптилей того же растения. Ориг.

ростового гормона: в моих опытах для этого было достаточно 36 часов. Если по истечении этого срока верхушки колеоптилей удалялись, то заложившиеся боковые корни продолжали развиваться, и спустя некоторое время «гормонизированные» проростки отличались от контрольных, имевших те же размеры, значительно более разветвленной корневой системой (см. рис. 48).

Экспериментально полученное местное утолщение корней в опытах моих и Левана представляет некоторое сходство с естественным утолщением этих органов у некоторых растений при отложении в них запасных питательных веществ, а также под влиянием клубеньковых бактерий. Возникает вопрос, не лежит ли в основе этих явлений также действие ростовых гормонов на коровую паренхиму и другие ткани корня.

Тиманн (1936) приводит некоторые данные, говорящие за то, что образование клубеньков на корнях бобовых связано с усиленной продукцией в них ростового гормона. Он разрезал молодые, еще растущие клубеньки гороха, взятые с 3—4-недельных растений, и помещал их поверхностью среза на агар. В кубиках, приготовленных из этого агара, путем обычной пробы с декапитированными колеоптилями овса, было обнаружено значительное количество ростового вещества. Так как при этих опытах из апикальной и из базальной части перерезанного клубенька выделялось приблизительно одинаковое количество ростового гормона, то, очевидно, этот по-

следний продуцировался всей тканью клубенька равномерно, а не только верхушкой. Отсюда Тиманн заключает, что ростовое вещество клубеньков возникает благодаря жизнедеятельности бактерий (*Rhizobium*), населяющих клетки их паренхимы, и что оно представляет собой, по всей вероятности, β -индолил-уксусную кислоту, которая, как известно, образуется очень многими бакте-

риями. Интересно, что прикладывая к верхушке молодого корня гороха разрезанные клубеньки, Тимани наблюдал те же явления, какие наблюдались мною у корней кукурузы и lupina под влиянием ауксина верхушек колеоптилей и Леваном — у корней лука, погруженных в раствор β -индолил-уксусной кислоты, а именно задержку роста и образование утолщений. Все эти данные хорошо согласуются с предположением, что разрастание коровой паренхимы, деление клеток перицикла и другие явления, обуславливающие возникновение клубеньков, объясняются действием на ткани корня ростового вещества, выделяемого бактериями.

Изменения в нормальном морфогенезе корня наступают уже при очень слабых концентрациях ростового вещества. Это вполне отвечает отмеченной в предыдущей главе необычайно высокой чувствительности этого органа к действию ауксина и гетероауксина. Надземные органы — стебли, листья — значительно менее отзывчивы на действие тех же веществ, и поэтому можно а priori ожидать, что понадобятся гораздо более высокие концентрации ростовых гормонов, чтобы вызвать заметные нарушения нормального морфогенеза этих органов. И действительно, у стеблей явления, аналогичные тем, которые были описаны мною для корней, удалось наблюдать только тогда, когда были применены более обильные источники ростового гормона (напр., поллинии орхидных, экстракты из мочи) и, соответственно, более высокие концентрации синтетических препаратов — гетероауксина и др.

Лайбах (1933) первый описал утолщение верхней части декапитированного эпикотила конского боба (*Vicia Faba*), у которого поверхность среза была покрыта ланолиновой пастой с экстрактом из мочи или живыми поллиниями орхидей.

На рис. 49 изображен результат одного опыта с этим растением из работы Анны Мюллер, проведенной в лаборатории Лайбаха. Здесь после декапитации эпикотиль развились два боковых, так наз. котиледонарных побега, которые в свою очередь были декапитированы, после чего у одного из них (левого) на поверхность среза был помещен поллиний орхидей. Это вызвало рост побега в длину и, кроме того, образование значительного булавовидного утолщения. Аналогичные явления Лайбах наблюдал также на стеблях колеуса, после того как у них на небольшом участке боковой поверхности был удален эпидермис и это место покрыто пастой с экстрактом из мочи: здесь получалось обиль-

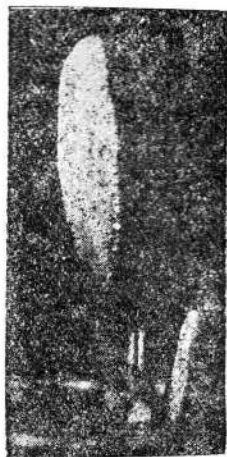


Рис. 49. Слева — сильно разросшийся под влиянием ауксина пенек декапитированного котиледонарного побега *Vicia Faba*; посередине — декапитированный главный стебель проростка; справа — контрольный котиледонарный, тоже декапитированный. По Мюллер.

ное образование каллюса, тогда как у контрольных стеблей, у которых ободраный участок покрывался ланолиновой пастой без экстракта, каллюса почти не образовывалось.

Несколько позже, когда начали применять гетероауксин и другие синтетические препараты, Лайбаху (1935) и многим другим исследователям удалось получить утолщения и каллюсовые новообразования на стеблях и листьях самых разнообразных растений.



Рис. 50. Опухоли, образовавшиеся на стволе яблони вследствие инокуляции культуры *Bacillus tumefaciens* (1) и 2% раствора индолил-масляной кислоты (2). Инокуляция произведена в июне 1937 г., снимок сделан в феврале 1938 г. По Гаррису и Пирсу.

Оказалось возможным вызывать эти явления и на целых, неповрежденных растительных объектах, так как и ауксин, и гетероауксин довольно хорошо проникают внутрь растительных органов через покрывающий их эпидермис. При длительном воздействии на ткань стебля β -индолил-уксусной, индолил-масляной и некоторыми другими кислотами иногда получают большие опухолевидные разрастания, которые чрезвычайно напоминают галлы, образующиеся на растениях под влиянием выделений бактерий (напр., *Bacillus tumefaciens*) и личинок некоторых насекомых (рис. 50). Эти образования могут быть получены как на стеблях травянистых растений, так и на одревеневших стволах и ветвях деревьев и кустарников. Во всех этих случаях они со-

стоят частью из сильно разросшихся паренхимных клеток коры и сердцевинных лучей, частью из новообразовавшихся элементов, возникших благодаря деятельности камбия. То же можно сказать и об утолщениях на стеблях колеуса или на концах декапитированных эпикотилей боба, впервые наблюдавшихся Лайбахом. Таким образом, уже из этих данных можно заключить, что действие ростовых веществ на растительные ткани сопровождается не только разрастанием уже имеющихся клеток, но и многочисленными делениями, новообразованием клеточных элементов, происходящим как за счет усиленной деятельности готового камбия, если этот последний находится в сфере действия ростового гормона, так и за счет деления клеток постоянных тканей, у которых под влиянием этого вещества возрождается способность к размножению.

Как показали опыты Хичкока и Циммермана (Hitchcock and Zimmerman 1935) с табаком, утолщение стебля и некоторые другие отклонения от нормального морфогенеза могут быть получены также, если вводить ростовой гормон в растение через корневую систему, поливая опытные растения водными растворами гетероауксина или какого-либо другого соединения, обладающего сходными физиологическими свойствами.

Говоря о корнях, мы уже отмечали, что одним из результатов действия на них увеличенных доз ауксина (или гетероауксина) является ускорение развития боковых корней. Замечательно, что стебли, листовые черешки и даже главные жилки листовых пластинок также реагируют на усиленный приток ростовых веществ проявлением корнеобразовательной деятельности: в тех участках этих органов, где концентрация ростового гормона достигает определенной величины, начинается обильное заложение придаточных корней. Пробиваясь наружу, они часто достигают значительной длины и при подходящих условиях могут выполнять все свойственные нормальным корням функции. На рис. 51 перед нами результат опыта Фишниха (1935) с колеусом. Здесь на нижнюю сторону пластинки двух супротивных листьев, вдоль их главной жилки, была нанесена паста, содержащая 0,5% гетероауксина, что вызвало усиленный рост нижней стороны этих листьев (так наз. гипонастию), а также утолщение и удлинение черешков. Кроме того, ниже гормонизированных листьев, по обеим сторонам стебля в двух соседних междоузлиях образовалось значительное количество придаточных корней.

Исследования Дорна (Dorn 1938) и ряда других авторов показали, что корни, появление которых вызвано действием ростовых веществ, возникают эндогенно в тех же тканях, где закладываются обыкновенные придаточные корни у соответствующих растений, и что ни в истории развития их, ни в анатомическом строении не наблюдается каких-либо отличий от корней, образующихся нормально, без гормонизации, напр. при обычных методах черенкования.

Тот факт, что искусственное введение ростовых веществ в ткани стебля, или так наз. гормонизация, способствует развитию придаточных корней, вызвал многочисленные попытки применить этот метод при размножении древесных пород черенками,— в особенности в тех случаях, когда черенки плохо или совсем не укореняются при обыкновенных способах черенкования. При этих опытах были использованы, в основном, два приема гормонизации: 1) погружение черенков базальными частями на опре-

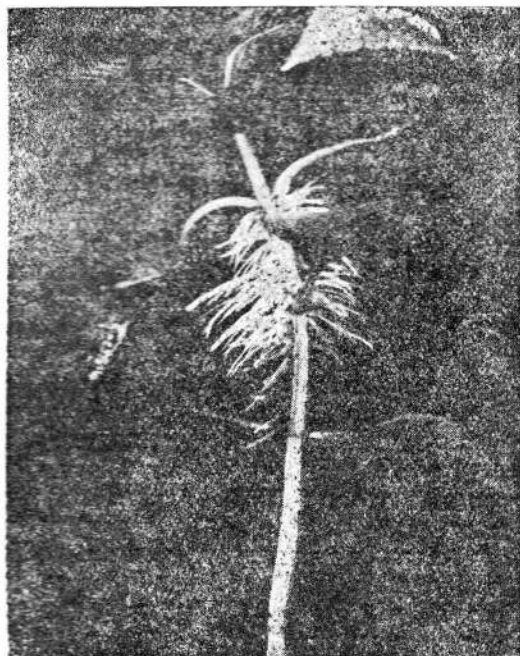


Рис. 51. Опыт Фишниха с колеусом. Объяснение в тексте.

деленное время (от нескольких часов до нескольких дней) в водные растворы фитогормонов и 2) обмазывание ветвей, предназначенных для резки черенков, еще на материнском растении, в зоне будущего разреза, ланолиновой пастой с гетероауксином или иным ростовым веществом. На рис. 52 мы видим результат опыта Хичкока и Циммермана (1936) с американским остролистом (Шех ораса). В верхнем ряду — черенки, которые были погружены базальными концами на 54 часа в воду, в нижнем — тоже на 54 часа в раствор гетероауксина (10 мг на 10 см³ воды). После такой обработки и те, и другие были помещены во влажную смесь песка и торфа для укоренения. Снимок сделан через 5 недель после начала опыта.

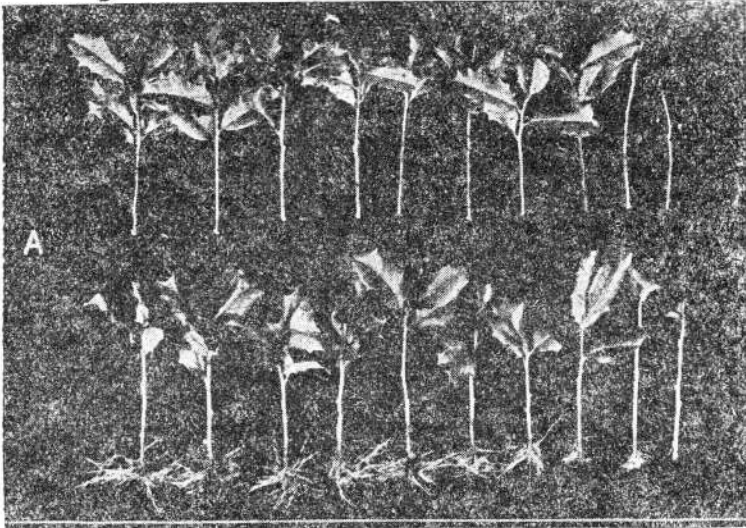


Рис. 52. Черенки американского остролиста. Объяснение в тексте.
По Хичкоку и Циммерману.

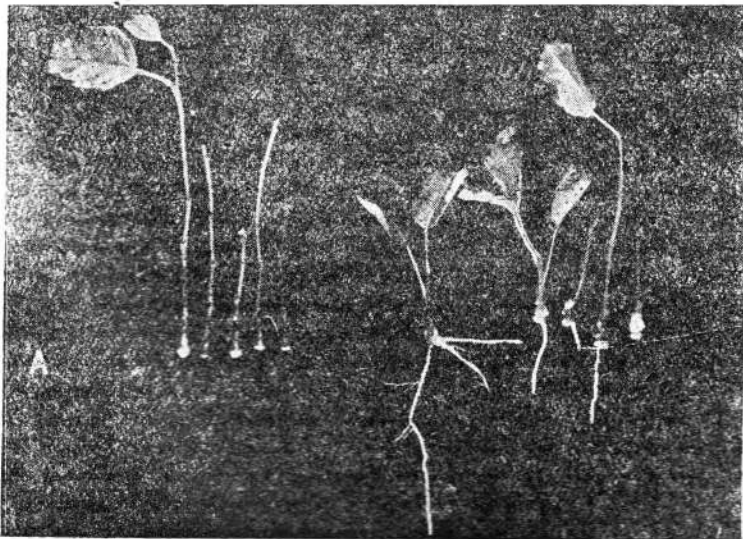


Рис. 53. Черенки яблони. Объяснение в тексте.
По Хичкоку и Циммерману.

На рис. 53 показан результат опыта с яблоней. В этом случае был применен второй метод — обмазывание ветвей на материнском растении ланолиновой пастой. Паста находилась на ветвях 13 дней, а затем из этих ветвей были приготовлены черенки так, что базальный конец каждого из них приходился как раз в месте обмазки. С левой стороны мы видим пять черенков, получивших чистый ланолин; с правой — ланолин плюс 200 мг β -индолилуксусной кислоты на 1 г ланолина. Сфотографировано через 35 дней после черенкования.

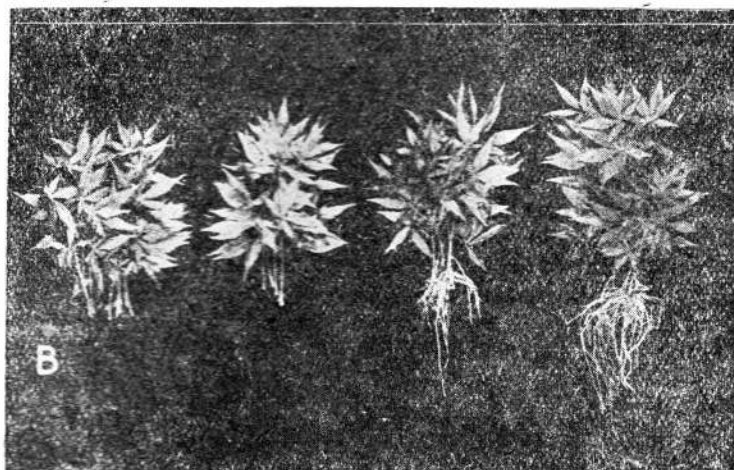


Рис. 54. Черенки японского клена. Объяснение в тексте.
По Хичкоку и Циммерману.

Рис. 54 показывает результаты аналогичного опыта с японским кленом (*Acer palmatum*). Крайний слева пучок черенков — контроль; далее направо — последовательно три пучка черенков, гормонизированных пастой, которая содержала соответственно 20, 30 и 50 мг β -индолилпропионовой кислоты на 1 г ланолина. Снимок сделан через 24 дня после того, как черенки были помещены в смесь песка и торфа для прорастания.

За последние годы различными исследователями в СССР и за границей проведено громадное число опытов с гормонизацией черенков гетероауксином и другими синтетически полученными соединениями, обладающими свойствами «ростовых веществ». Успех этих опытов был настолько значителен, что в настоящее время этот новый метод начинает проникать и в практику садоводства. Из советских исследований в этой области следует отметить работы Комиссарова (1938), которому недавно удалось добиться укоренения черенков сосны, а также Максимова и Гочолашвили (1937), получивших хорошие результаты при обработке гетероауксином черенков апельсина, мандарина и тунгового де-

рева. Черенки, подвергнутые действию гетероауксина и образовавшие корни, после высадки в грунт развиваются нормально и дают сильную корневую систему. Максимов и Гочолашвили указывают, что положительное действие гетероауксина сильнее проявлялось на облиственных черенках, и делают отсюда вывод, что для образования корней большое значение имеют вещества, вырабатываемые в листьях. На это, впрочем, уже раньше указывали Хичкок и Циммерман (1936), а ван-дер-Лек (van der Lek) еще в 1925 г. отметил, что и при обыкновенном черенковании черенки, несущие почки и листья, как правило, укореняются лучше, чем черенки, лишенные тех и других.

II

Для физиолога наибольший интерес представляет вопрос, чем можно объяснить тот факт, что под влиянием ауксина, гетероауксина и других ростовых веществ усиливается корнеобразование и что корни иногда появляются при этом даже там, где при нормальном развитии растения они никогда не закладываются.

Как мы уже указывали в гл. 1, первые попытки выяснить причины корнеобразования сводились к предположению о существовании «корнеобразующих веществ» типа гормонов (Ю. Сакс, Дж. Лёб). В новейшее время Буйен и Вент (1933), выступившие с гипотезой «ризокалина», примкнули к взглядам Сакса и Лёба. Однако, вскоре идея специфического корнеобразующего гормона была почти оставлена. Вент и Тиманн (1937) в своей монографии о фитогормонах указывают, что образование корней под влиянием ауксина и β -индолил-уксусной кислоты представляет окончательное доказательство того, что, по крайней мере, один из корнеобразующих гормонов тождествен с ауксином и что термин «ризокалин», поскольку он относится к действию ауксина, становится излишним. В то же время они приводят ряд данных, свидетельствующих о том, что образование корней представляет собой очень сложный процесс, в котором принимают участие не один, а несколько фитогормонов. В самое последнее время, однако, Вент опять возвращается к гипотезе ризокалина, в несколько модифицированном виде, позволяющем согласовать ее с представлением о большой сложности процессов корнеобразования и об участии в них целого комплекса фитогормонов. Остановимся на некоторых экспериментальных данных, относящихся к этому, несомненно, еще очень далекому от окончательного разрешения вопросу.

Вент (1929) первый пытался подойти к исследованию корнеобразования с фитоэндокринологической методикой. Срезанные листья *Acalypha*¹⁾ и *Carica papaya*²⁾ помещались черешками в

¹⁾ Декоративный тропический кустарник из сем. молочайных (*Euphorbiaceae*).

²⁾ Дынное дерево, из сем. *Papayaeeae*, также тропическое растение.

воду, которая периодически прогревалась во избежание развития бактерий. Спустя несколько дней полученный раствор сгущался выпариванием и смешивался с расплавленным агаром. Агар, содержащий экстракт из листьев, наносился на боковую поверхность черенков, приготовленных из ветвей акалифы, с которых предварительно удалялись все почки и листья. Чтобы облегчить проникновение раствора в живые ткани черенков, с них удалялась также и пробка. На таких черенках появлялись корни, тогда как контрольные черенки, не покрытые агаром, корней не давали. Аналогичные результаты были получены с экстрактом из проросшего ячменя.

Из этих опытов Went сделал вывод, что в листьях и в проросшем ячмене содержится корнеобразующее вещество — гормон, не разрушающееся при нагревании и не специфическое, т. е. одинаково действующее на различные виды растений. Это вещество, по видимому, образуется на свету в листьях и распускающихся почках, передвигается отсюда по флоэме в базипетальном направлении и может в значительном количестве накапливаться в базальной части ветвей, если эти последние отделены от материнского растения. Этим объясняется тот факт, что на черенках корни залагаются обычно в морфологически нижней их части. К таким же выводам пришел Буйен (см. Bouillenne et Went 1933) на основании своих опытов с гипокотильями *Impatiens balsamina*.

Нетрудно видеть, что приведенная характеристика корнеобразующего вещества, получившего в работе Буйена и Вента название ризокалина, вполне отвечает тому, что в настоящее время нам известно об образовании и свойствах ауксина. И действительно, как показали опыты Кёгля (1935), химически-чистый ауксин обладает (подобно гетероауксину) способностью вызывать заложение придаточных корней.

Интересные данные по вопросу о физиологическом значении гетероауксина в процессах корнеобразования мы находим в работах Купера (Cooper 1936, 1938). Этот автор исследовал, как влияет на окоренение черенков лимона удаление их базальной части, предварительно обработанной раствором гетероауксина (0,02%) в течение 20—40 часов. Сама по себе такая обработка гетероауксином (без последующей обрезки) вызывала значительное усиление корнеобразования: в среднем каждый опытный черенок давал 12,6 корешков — на $11,7 \pm 1,0$ больше, чем контрольные, обработанные только водой. Если же черенки, основная часть которых в течение 20 часов была погружена в раствор гетероауксина, а затем обрезана, снова погружались своими основаниями в 0,02% раствор гетероауксина на 20 час., то они образовывали (во второй раз) только на $5,8 \pm 1,2$ корней больше, чем контрольные. Если такой же опыт производился с черенками, которые в течение 40 часов находились в растворе гетероауксина, то они совсем не давали корней после обрезки. Эти результаты не зависели от длины черенков и, следовательно, по мнению Ку-

пера, их нельзя объяснить различиями в содержании питательных веществ в черенках до и после обрезки. Он выдвигает предположение, что действие гетероауксина на основную часть черенка вызывает приток к этой части из вышележащих корнеобразующего гормона — ризокалина, который и расходуется здесь на заложение придаточных корней. Быстрым сосредоточением всего запаса ризокалина в базальной части черенка и объясняется то, что после ее удаления оставшаяся часть теряет способность образовывать корни, даже при наличии большого количества гетероауксина.

Купер ставил также опыты с обрезкой листьев на черенках лимона до обработки гетероауксином и спустя различные промежутки времени после обработки. При этом он установил, что при удалении листьев непосредственно после двадцатичасовой обработки черенков гетероауксином в черенках закладывается приблизительно столько же корней, сколько и в контрольных, облиственных. Однако, из этих корневых зачатков при отсутствии листьев только немногие (около 18%) пробиваются наружу и заметно вырастают, тогда как у облиственных черенков число растущих корешков доходит до 54% от общего числа заложившихся зачатков. Отсюда автор заключает, что листья вырабатывают и посылают к основанию черенка, кроме быстро мобилизуемого ризокалина, вызывающего заложение корней, еще какие-то вещества, необходимые для дальнейшего их роста и передвигающиеся значительно медленнее ризокалина. Так как черенки находились в условиях очень слабого освещения и, следовательно, почти не ассимилировали, то Купер, повидимому, склонен думать, что эти медленно транспортируемые вещества также имеют характер фитогормонов. Теперь, когда мы знаем, что для роста корней, помимо обычного питательного материала необходимы еще некоторые витамины, такое предположение представляется, конечно, довольно правдоподобным. Недавно Вент, Боннер и Уорнер (Went, Bonner and Warner 1938) опубликовали краткое сообщение о том, что обработка черенков раствором, содержащим, кроме гетероауксина, витамин В₁, значительно усиливает корнеобразование.

В какой мере обоснована гипотеза ризокалина, к которой Купер, следуя по стопам Вента, возвращается в своей цитированной работе? Чтобы ответить на этот вопрос, необходимо иметь в виду, что Вент в своих последних работах (1938—1939) пытается развить эту гипотезу дальше и рассматривает ризокалин, как одного из представителей большой группы фитогормонов, принимающих ближайшее участие в морфогенезе стебля, корня, листа и других органов растений. Этой новой группе веществ-регуляторов Вент дает общее наименование «калинов». Существование их Вент не считает окончательно доказанным, однако, по его мнению, имеется ряд данных, заставляющих предполагать наличие в растительном организме «калинов». Эти данные при-

ведены Вентом в его работе «О специфических факторах роста и корнеобразования, отличных от ауксина» (1938 а) и в статье «Опыты с трансплантацией у гороха» (1938 б). Чтобы выяснить, насколько убедительны доводы Вента в пользу гипотезы калинов, остановимся на некоторых из основных его опытов, описанных в первой из названных двух работ.

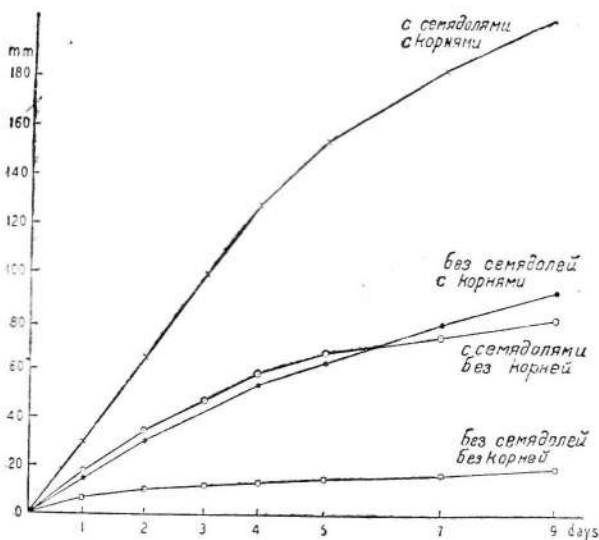


Рис. 55. Прирост в длину этиолированных проростков гороха после удаления корней или семядолей. На оси абсцисс — дни после операции; на оси ординат — прирост в мм. Начальная длина проростков 100—150 мм. Каждая точка представляет среднее из 10 измерений. По Венту.

Объектом этих опытов были исключительно этиолированные проростки гороха. Семена прорастивались на влажной фильтровальной бумаге в темной комнате. Когда стебли проростков достигали в длину 1 см, их помещали корнями в небольшие склянки с водой. Здесь они оставались до тех пор, пока стебли их не вырастали приблизительно до 10 см. После этого их делили на 4 равные группы: в одной проростки оставались нетронутыми; в другой отрезались только корни, в третьей — только семядоли; в четвертой удалялись и те, и другие. Затем и оперированные, и контрольные, неповрежденные проростки помещались по одному в склянки, содержавшие по 5 см³ 2% раствора чистой сахарозы.

Наблюдая рост эпикотилей этих четырех групп в течение нескольких дней, Вент получил результаты, графически изображенные на рис. 55. Особенно бросается в глаза то, что растения с

семядолями, но без корней резко отстают в росте от неповрежденных, несмотря на то, что они получают питательные вещества из семядолей и сахар из наружного раствора. Начиная с 6-го дня эти растения остаются позади даже тех, которые лишены семядолей, но сохранили корни. Это раннее падение скорости роста у проростков с семядолями, но без корней, по мнению Вента, указывает на быстрое исчезновение фактора, необходимого для роста эпикотилей в длину, тогда как равномерный рост эпикотилей без семядолей, но с корнями, свидетельствует о непрерывном притоке к ним этого фактора. «Таким образом,— говорит автор,— мы приходим к заключению, что корни образуют, а семядоли до известной степени накапливают некоторый фактор, необходимый для роста стеблей в длину». Этому фактору Вент дает название каулокалина, т. е. вещества, образующего стебли.

Чтобы получить дальнейшие доказательства существования этого нового фитогормона — эпигона саксовских органообразующих субстанций, Вент поставил еще ряд опытов с «трансплантацией». Стебли гороха, достигшие приблизительно 10 см в длину, отрезались несколько ниже первого узла, а затем при помощи надетой на их нижнюю часть стеклянной трубки насаживались на пенек эпикотиля так, чтобы поверхности разреза плотно соприкасались. При этом вначале наблюдалось, естественно, почти полное прекращение роста эпикотилей. Рост возобновлялся и достигал опять нормальной интенсивности только через 15—16 дней, когда между «привоем» и «подвоем» происходило срастание и устанавливалось сообщение между их сосудистыми системами. И эти опыты, по мнению Вента, говорят за то, что в корнях образуется особое вещество — каулокалин, которое перемещается вверх по живым тканям к верхушке стебля, где оно вместе с ауксином вызывает рост этого органа в длину.

Подобными же опытами Вент пытается доказать, что утолщение верхней части декапитированного стебля под влиянием гетероауксина также происходит при участии каулокалина. Далее он допускает существование филлокалина, необходимого для развития зеленых листьев и в них же образующегося (на свету), но накапливающегося в семядолях¹⁾.

Основной опыт, который, по мнению Вента, доказывает существование корнеобразующего гормона, или ризокалина, заключался в следующем. Этиолированные проростки гороха были разделены на три группы: у одной отрезаны корни, у другой семядоли; растения третьей группы оставлены неповрежденными.

¹⁾ По Густафсону (1939) в образовании плодов принимает участие еще четвертый гормон из этой группы — «карпокалин». Нельзя не вспомнить по этому поводу замечания К. А. Тимирязева, что «все эти стеблеродные, корне-родные и тому подобные вещества... напоминают Мольеровские *virtus dormitiva, virtus purgativa* и т. д.» (См. Клебо, Произвольное изменение растительных форм, перевод с предисловием и примечаниями К. Тимирязева, М. 1905, стр. 83).

Каждое растение отдельно погружалось в сосуд с несколькими куб. сантимет. 2% раствора сахара. Спустя 4, 6 или 7 дней у части растений из каждой группы стебли отрезались чуть-чуть выше второго чешуйчатого листа и помещались в 2% раствор сахара; все они декапитировались на 5 мм, и на верхнюю поверхность среза наносилась паста с гетероауксином. Еще через 7 дней подсчитывалось (на поперечных срезах) число корневых зачатков, образовавшихся в апикальной и базальной частях каждого стебля. Оказалось, во-первых, что стебли, срезанные через 4 дня с неповрежденных растений и с растений без корней, но с семядолями, дали одинаковое количество корней (28 и 29), тогда как у стеблей с растений того же возраста с корнями, но без семядолей, их заложилось почти в 3 раза меньше (10 на одно растение). Затем выяснилось, что стебли, срезанные через 6 и 7 дней, образуют меньше корней, чем срезанные через 4 дня. Так, у стеблей с неповрежденных шестидневных проростков было найдено по 20 корневых зачатков, в группе с семядолями, но без корней, — по 12, в группе с корнями, но без семядолей, — по 3. Так как, кроме того, стебли обеих последних групп обнаруживали одинаковый прирост в длину, то все эти данные, по мнению Вента, говорят за то, что для образования корней необходимо наличие в растении, помимо ауксина, еще одного фактора — ризокалина, который синтезируется в листьях на свету, накапливается в семядолях и отсюда, при прорастании, переходит в стебель.

Мы вынуждены были так подробно остановиться на этих опытах Вента для того, чтобы показать, до какой степени мало продуманы и плохо обоснованы те выводы, которые делает из них автор. В самом деле, вернемся сначала к опытам, которые, по Венту, доказывают существование каулокалина. Эти опыты ставились не стерильно. Растения в течение нескольких дней оставались погруженными в раствор сахарозы при 24°C. Если даже предположить, что этот раствор менялся (о чем автор не упоминает), то все же в указанных условиях в нем неизбежно должны были возникать различные микробиологические процессы, приводившие к образованию спиртов, органических кислот и других соединений — продуктов спиртового и окислительных брожений. Вредное действие этих веществ на растущие ткани растительных органов общеизвестно. Стебли проростков с корнями в опытах Вента должны были, конечно, меньше страдать от продуктов брожения, так как эти последние в значительной степени, а может быть, и полностью задерживались корневой системой. Поэтому нет ничего удивительного в том, что проростки с семядолями, но без корней, не только отставали в росте от неповрежденных растений, но и с течением времени оказывались даже позади тех, которые были лишены семядолей, но имели корневую систему. Таким образом, с нашей точки зрения, в этих опытах Вента корни оказывали положительное влияние на рост эпикотиля не потому, что они вырабатывали какой-то

«каулокалин», а просто потому, что они не допускали до стебля вещества, содержащиеся в растворе.

Что касается опытов с «трансплантацией», то непредубежденному читателю совершенно непонятно, зачем автору понадобилось прибегать к гипотезе калинов, когда все наблюдаемые им явления легко могут быть объяснены затруднениями в передаче питательных веществ из семядолей в растущий стебель, затруднениями, связанными с нарушением целостности проводящей системы при перерезке эпикотили и исчезающими только с восстановлением нормальной связи между этими органами после срастания привоя и подвоя.

Несколько более сложными представляются, на первый взгляд, результаты опытов Вента с корнеобразованием. Эпикотили, с которыми ставились эти опыты, насколько можно судить по приведенным выше данным, повидимому, не реагировали на действие продуктов сбраживания сахара ни ослаблением роста, ни снижением корнеобразовательной деятельности. Меньшая «чувствительность» этих эпикотилей, по всей вероятности, объясняется тем, что они были декапитированы на 5 мм и, следовательно, не содержали наиболее молодых и нежных клеток растущей зоны. Кроме того, благодаря отсутствию верхушечной почки с развивающимися листьями, декапитированные эпикотили поглощали, несомненно, гораздо меньше сахарного раствора, чем недекапитированные — в опытах с «каулокалином». Благодаря отсутствию вредного эффекта со стороны продуктов брожения, здесь на первый план выступает влияние семядолей, — в первую очередь, конечно, как основного источника пластических веществ, необходимых для построения меристемы корневых зачатков. Весьма вероятно, что семядоли поставляют в зоны корнеобразования и некоторые фитогормоны, но этой стороны явления опыты Вента совершенно не освещают.

Резюмируя все сказанное, мы приходим к выводу, что гипотеза калинов не имеет под собой никаких сколько-нибудь серьезных экспериментальных оснований. Создание ее, повидимому, продиктовано не столько логикой фактов, сколько априорными соображениями и предвзятыми идеями. Источником этих последних было, несомненно, учение Сакса об органообразующих субстанциях, которое в лице Вента еще в 1929 г. нашло себе горячего сторонника. Мы думаем, однако, что все попытки возродить это учение в его первоначальной форме, пользуясь только новой терминологией, заранее обречены на неудачу: наука ничего не выиграет от того, что мы будем «подставлять слова там, где нам нехватает понятий». Что же касается существа саксовской гипотезы, то ни один из фактов, на которые ссылаются современные ее сторонники, не является, по нашему мнению, достаточным основанием допускать наличие в растениях специфических органообразующих веществ.

III

Как мы видели в начале этой главы, «гормонизация» меристемы корневой верхушки, т. е. введение в нее извне ауксина сопровождается различными нарушениями нормального морфогенеза корня. Значительный интерес представляет вопрос, нельзя ли с помощью того же метода вызвать какие-либо изменения в развитии других органов растения, если объектом действия ауксина или гетероауксина сделать меристему почек, дающих начало облиственным побегам или цветам. Некоторые дан-



Рис. 56. Объяснение в тексте. По Лайбаху и Мая.

ные по этому вопросу мы находим в работе Лайбаха и Мая (Laibach und Mai 1936). Авторы покрывали ланолиновой пастой с гетероауксином (0,25—0,5%) боковые, пазушные почки молодых растений помидора и колеуса, а затем срезывали верхушку главной оси у этих растений, чтобы вызвать развитие побегов из гормонизированных почек. Контрольные почки на тех же растениях смазывались ланолиновой пастой, не содержащей гормона, но подкисленной уксусной кислотой до $pH = 3,5$, что соответствовало pH 0,5% гетероауксиновой пасты.

Как показали наблюдения Лайбаха и Мая, побеги, развившиеся из гормонизированных почек, отличаются от нормальных целым рядом интересных особенностей. Во-первых, их листья по большей части имели упрощенную форму. На рис. 56 с левой стороны мы видим нормальный пазушный побег помидора с его сложными листьями, а с правой — упрощенные листья на гормонизированном побеге. Еще более простую форму имеет лист, изображенный на рис. 57. Несущий его пазушный побег был отрезан и высажен в отдельный горшок. На нем можно было наблюдать и еще одну интересную особенность. Базальная часть листа совершенно обросла кругом вегетационную верхушку стебля, которая оказалась заключенной внутри черешка, в месте,

отмеченном на рисунке крестиком. Такие «скрытые» точки роста наблюдались неоднократно. Они продолжали развиваться и с течением времени пробивались наружу сквозь ткани листа.

Очень интересны сращения нескольких листьев в один, часто наблюдавшиеся и у помидора, и у колеуса (рис. 58), а также образование укороченного плоского стебля с упрощенными листьями у *Coleus thyrsoideus* (рис. 59). В последнем случае листья располагались на стебле густыми мутовками, тогда как обычное листво­расположение у этого растения — перекрестно-парное.



Рис. 57. Объяснение в тексте.
По Лайбаху и Маю.



Рис. 58. Объяснение в тексте.
По Лайбаху и Маю.



Рис. 59. Объяснение в тексте.
По Лайбаху и Маю.

Все описанные Лайбахом и Май аномалии в морфогенезе стебля и листьев часто встречаются и в природе у самых разнообразных растений. При таком спонтанном возникновении причину их нужно искать в ненормальном снабжении развивающихся органов необходимыми им фитогормонами. По Тучовой (Tutschová 1937), появление фасциаций (уплощенных стеблей) из пазушных (коти­ледонарных) почек фасоли может быть поставлено в связь с недостатком ростового вещества в проростке.

В большинстве случаев, однако, в основе различных аномалий морфогенеза лежит, повидимому, избыточный приток ауксина (или какого-либо вещества, сходного с ауксином по физиологическому действию) к развивающимся участкам эмбриональной ткани, приток, вызванный либо какими-нибудь внутренними причинами, либо действием посторонних организмов (паразитных грибов и бактерий, галлообразующих насекомых и т. п.).

Если отклонения от нормального морфогенеза объясняются нарушениями в снабжении развивающихся органов фитогормонами, то естественно предположить, что и при отсутствии таких отклонений различные морфогенетические процессы и развитие растения в целом должны быть связаны с действием закономерно распределяемых в организме фитогормонов, концентрация которых в каждом отдельном случае поддерживается на определенном уровне. В настоящее время мы действительно располагаем рядом данных, которые делают такое предположение весьма вероятным. Остановимся на некоторых из этих данных, относящихся к так наз. корреляциям развития.

Известно, что черешок листа в своем развитии и жизнедеятельности теснейшим образом связан с листовой пластинкой. Если эту последнюю отрезать, то черешок скоро отваливается, при чем в месте прикрепления его к стеблю образуется так наз. отделятельная ткань, как при осеннем листопаде. До недавнего времени преобладало мнение, что опадение черешков объясняется нарушением их питания. Однако, опыты Мая (Mai 1934) показали, что главную причину этого явления нужно, повидимому, искать в прекращении притока к черешку фитогормонов, вырабатываемых в листовой пластинке. Май экспериментировал главным образом с листьями различных видов колеуса и с фасолью. После удаления пластинки в дистальном конце черешка делался надрез, в который вставлялся живой поллиний орхидеи, служивший источником ростового вещества. Оказалось, что такая «гормонизация» значительно удлиняет продолжительность жизни черешка у многих растений: в одном из опытов черешок колеуса с поллинием оставался на стебле в течение 538 часов, тогда как контрольный, без поллиния, опал уже через 48 час. после операции.

Колеус оказался особенно подходящим объектом для такого рода опытов. На нем же был установлен замечательный факт, что черешки взрослых листьев, уже закончившие свой рост, вновь начинают расти после удаления пластинки, если их снабжать ростовым веществом из поллиния. При этом верхняя сторона их растет сильнее, и в результате образуется эпинастический изгиб вниз (рис. 60). Черешок вырастает не только в длину, но и в толщину. Особенно сильный рост наблюдался на черешках первой пары листьев у проростков фасоли (рис. 61). Под влиянием ростового гормона происходило также образование каллюса, сопровождавшееся делением клеток.

Задержка образования отделительной ткани у основания гормонизированных черешков в опытах Мая, повидимому, не была непосредственным следствием действия на этот участок ауксина. Май пробовал вставлять поллиний в надрезы, сделанные на различных расстояниях от основания черешка. Оказалось, что продолжительность жизни черешка тем больше, чем дальше от основания находится поллиний, другими словами, чем длиннее та часть черешка, в которой под влиянием ауксина возобновляется

рост; в апикальную часть черешка ауксин не проникал, и она скоро отмирала. Таким образом, весьма вероятно, что возобновление роста сопровождалось изменениями био-

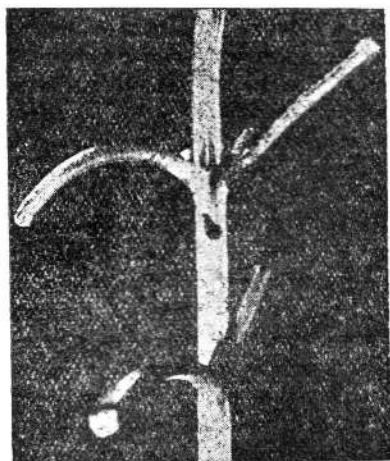


Рис. 60. Стебель колеуса с листовыми черешками. Слева — черешки с поллиниями, справа — без поллиниев. По Маю.

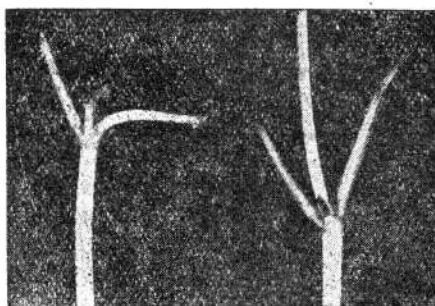


Рис. 61. Стебли проростков фасоли с черешками первой пары листьев. На каждом растении слева контрольный черешок без поллиния, справа — опытный, с поллинием. По Маю.

химических процессов в тканях черешка, косвенно влиявшими и на заложение слоя отделяющих клеток. Едва ли, однако, можно сомневаться в том, что в основе этой корреляции все же лежит действие каких-то веществ гормонального характера.

Явления «торможения» или «угнетения» (inhibition), как косвенное следствие физиологического действия ростовых гормонов, особенно отчетливо наблюдаются при развитии боковых (пазушных) почек у различных растений. Эти явления за последние годы были предметом многочисленных исследований и довольно оживленной дискуссии. Остановимся на некоторых наиболее существенных вопросах из этой области.

Как было отмечено в гл. 1, уже Эррера в 1905 г. высказал мысль о гормональном взаимодействии между главной и боковыми осями растения. Лёб (1917) объяснял задержку в развитии боковых почек *Bryophyllum* при наличии развивающейся верхушечной почки тем, что из этой последней по направлению

к базальным распространяется тормозящее их развитие вещество¹⁾. Позже (1918—1924) он считал наиболее вероятной причиной этой задержки отвлечение от боковых почек необходимых для роста веществ теми стеблями и почками, которые начали развиваться раньше. Такой же точки зрения придерживался Эппльман (Appelman 1918), наблюдавший задержку раз-

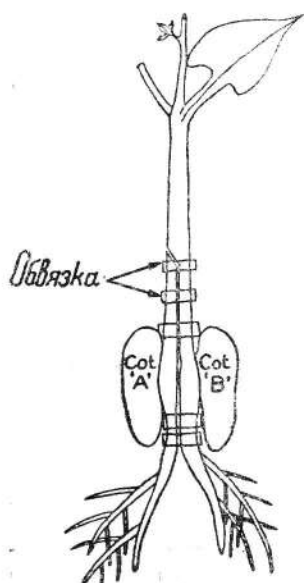


Рис. 62. Опыт Сноу. Объяснение в тексте.

вития базальных глазков на клубне картофеля под влиянием развивающихся верхушечных. Чайльд и Беллами (Child and Bellamy 1920), охлаждая до 2,5—4° С небольшой участок стебля ниже верхушечной почки у проростков фасоли, вызывали этим развитие боковых почек. Так как такое охлаждение стебля, по мнению авторов, не могло вызвать прекращение тока питательных веществ вверх по стеблю, то они объясняли полученный ими результат парализующим действием холода на живые клетки, по которым из верхушечной почки распространяется вниз «тормозящая субстанция». Аналогичные результаты получил Гарвей (1920), убивая часть стебля фасоли нагреванием.

Особенно обстоятельно взаимодействие между главными и боковыми почками и побегами было изучено Сноу (1925—1936). Основной его опыт заключался в том, что проростки фасоли расщеплялись снизу продольным разрезом, как указано на рис. 62 (Snow 1925). Кроме того, одна из половин отделялась от верхушки стебля поперечным разрезом, сделанным на расстоянии около 2 см выше семядолей. Затем обе половинки прикладывались плотно одна к другой и обвязывались. Таким образом, органической связи между двумя продольными половинками стебля в течение опыта не было, и их отделяла друг от друга тонкая прослойка жидкости — сока из перерезанных клеток. Тем не менее котиледонарная почка изолированной части стебля (на рисунке — левой) обнаруживала значительную задержку в своем развитии по сравнению с почками на контрольных декапитированных проростках. Объяснить это явление тем, что верхушка проростка оттягивает питательные вещества от изолированной котиледонарной почки, очевидно, было невозможно, и Сноу склоняется к мысли, что наблюдаемая задержка

¹⁾ В последнее время Мюнх (Münch 1938), пытаясь объяснить некоторые явления взаимодействия между главной и боковыми осями у хвойных растений, опять возвращается к идее «тормозящих веществ» (Hemmstoffe).

развития этой почки связана с проникновением к ней путем диффузии какого-то вещества из верхушки эпикотилия.

В дальнейших опытах, поставленных с проростками гороха, Сноу (1929) установил, что задерживающее влияние, оказываемое верхушкой стебля на развитие пазушных почек, исходит из трех или четырех самых молодых, быстро растущих листьев. По мере увеличения размеров листьев это влияние ослабевает, и вполне взрослые листья становятся почти совершенно неактивными.

Задерживающее влияние листьев на развитие пазушных почек было обнаружено также Досталем (Dostál 1926) в опытах с *Scrophularia nodosa* и *Brachyphyllum*. Автор экспериментировал с изолированными отрезками стебля, состоящими из одного узла с двумя супротивными листьями и двух коротких участков междоузлия — выше и ниже этих листьев; основаниями эти отрезки погружались в воду. Удаление (или затемнение) одного из листьев вызывало развитие соответствующей пазушной почки. Одновременно на базальной части стебля появлялись многочисленные корни, но только с той стороны, на которой находился оставшийся лист. Если отрезались оба листа сразу, то начинали развиваться обе пазушные почки, при чем один из образовавшихся побегов опережал в своем росте другой и оказывал на него в дальнейшем тормозящее действие. Аналогичное явление наблюдал Сноу (1929) на котиленодрных побегах проростков боба (*Vicia Faba*), развившихся после удаления верхушки эпикотилия. Ему удалось установить, что тормозящее влияние более сильного побега на более слабый передается и через убитый нагреванием участок стебля, очевидно, с транспирационным током.

Урова (Uhrová 1934), продолжая опыты Достала с *Brachyphyllum*, установила, что тормозящее действие листа на развитие пазушной почки проявляется и в том случае, если лист отрезан и затем снова приставлен к своему черешку. Агаровый кубик, находившийся некоторое время в соприкосновении с поверхностью среза черешка изолированного листа, также угнетает развитие пазушной почки, если его насадить на пенек перерезанного черешка. В то же время такой кубик вызывает заметный отрицательный изгиб coleoptilia овса при обычной пробе по Венту.

Значительный шаг вперед в изучении явлений торможения представляли опыты Лайбаха (1933) и Тиманна и Скуга (1933, 1934). Лайбах показал, что можно задержать развитие котиленодрных почек у декапитированных проростков *Vicia Faba*, если на пенек эпикотилия поместить поллиний орхидеи. Выделяемое этим последним ростовое вещество, проникая в ткань эпикотилия, вызывает заметный рост его в длину и в толщину и одновременно тормозит развитие почек (рис. 63). Тиманн и Скуг, пользуясь тем же объектом, показали, что причиной задержки развития пазушных почек является выделение ауксина развивающейся верхушкой растения. Методика их опытов заключалась в том,

что проростки боба декапитировались и на поверхность среза помещались агаровые кубики, содержащие ростовое вещество, извлеченное эфиром из питательной среды, на которой развивался грибок *Rhizopus stinus*. Как мы теперь знаем, это вещество тождественно с гетероауксином. Через каждые 6 часов агаровые кубики заменялись свежими. Оказалось, что при содержании ростового вещества в агаре в количестве 1670 растительных единиц¹⁾ на 1 см³ котиленоарные почки совершенно не разви-

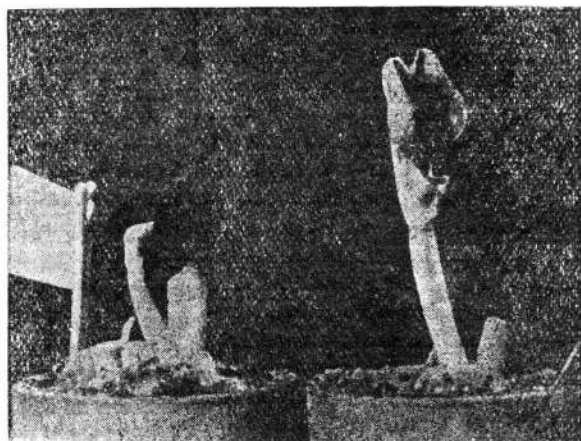


Рис. 63. Слева опытное растение: пенек эпикотиля с поллинем обнаруживает рост в длину и в толщину; котиленоарный побег еще мал. Справа контрольное растение: пенек эпикотиля роста не обнаруживает; котиленоарный побег сильно вырос. По Лайбаху.

ваются, как у контрольных недекапитированных проростков. Параллельно с этими опытами Тиманн и Скуг определяли, какое количество ауксина выделяется отрезанными верхушками опытных растений, и нашли, что каждая из них выделяет в среднем за 6 часов 180 р. е. Таким образом, в неповрежденном растении торможение котиленоарных почек происходит при значительно меньшей затрате ростового вещества, чем в декапитированных. Авторы объясняют это частичным инактивированием гетероауксина на раневой поверхности и потерей его в тканях, не принимающих участия в передаче ростового гормона по стеблю. Далее выяснилось, что боковые почки в состоянии покоя (при длине их в 3,5 мм) почти или совсем не выделяют ауксина, но во время роста и они образуют около 20 р. е. в час (120 р. е. за 6 часов).

¹⁾ Под «растительной единицей» (р. е.), согласно Дольку и Тиманну, нужно понимать то количество ростового вещества, которое при одностороннем нанесении на поверхность среза декапитированного coleoptila овса агарового блока размером в 10,7 мм³ и при стандартных условиях температуры и влажности, вызывает отрицательный изгиб в 1°.

В том же году Скуг и Тиманн (1934) повторили свои опыты, но с горохом. На этот раз они пользовались кристаллическими препаратами ростовых веществ — ауксина *b* и гетероауксина. Растворы этих веществ помещались в маленькие парафиновые чашечки, которые приделывались к верхушкам декапитированных проростков так, что поверхность среза служила им дном и могла

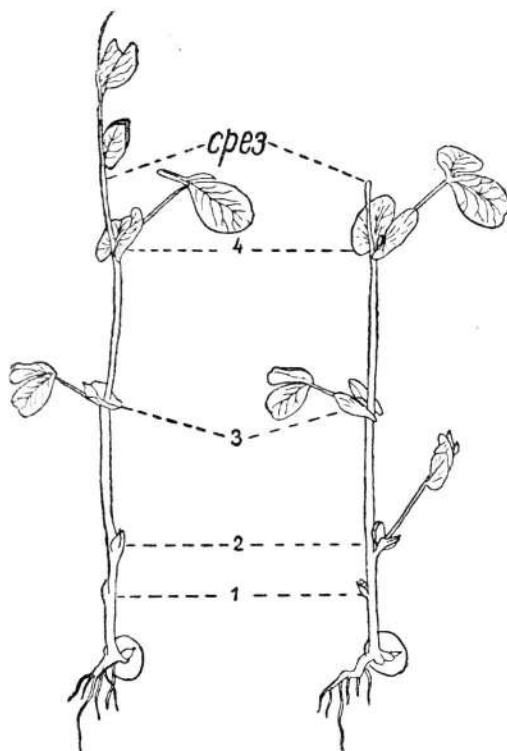


Рис. 64. Проростки гороха: слева неповрежденный, справа декапитированный. По Скугу и Тиманну.

поглощать раствор. Этот последний сменялся каждые 8 час. Наблюдали за развитием второй снизу пазушной почки, которая у декапитированных проростков начинает развиваться раньше других (см. рис. 64). Оказалось, что растворы, содержащие около 1000 р. е. на 1 см³ вызывают значительную задержку развития этих боковых почек.

Тиманн и Скуг, пытаясь объяснить «механизм» действия верхушечной почки на боковые, высказывают мысль, что выделяемый ею ауксин задерживает образование ростового вещества в боковых почках подобно тому, как выделение ауксина клетками верхушки coleoptily парализует секреторную функцию ниже

лежащих клеток этого органа. Непосредственную причину этого явления они видят в том, что равновесие обратимой реакции превращения ауксина смещается в сторону неактивной формы. Таким образом, угнетение развития боковых почек, по мнению Тиманна и Скуга, представляет собой результат прямого действия на них ауксина растущей верхушки стебля. Лайбах (1933), возражая против этого взгляда американских авторов, высказывает мнение, что ауксин главной оси (или гетероауксин) действует на пазушные почки только косвенно, поскольку он вызывает рост в длину или в толщину самого стебля, несущего эти почки. В ответ на это Тиманн и Скуг, в свою очередь, указывают, что в их опытах декапитированные стебли боба и гороха не обнаруживали заметного роста под влиянием примененных концентраций гетероауксина и других ростовых веществ.

Против теории «прямого действия» верхушечной почки на боковые можно, однако, привести еще то возражение, что проникновение ауксина из главного стебля в боковые почки должно было бы происходить в акропетальном направлении, тогда как нормально это вещество передвигается в тканях точек роста только базипетально. Трудно также предположить, что передвижение ауксина происходит в этом случае по сосудам и другим проводящим элементам, так как в покоящихся почках, благодаря крайне слабой транспирации и пониженному обмену веществ, проводящая система почти не работает.

Отсутствие заметного прироста декапитированных эпикотилей бобов и гороха под влиянием вводимых извне ростовых веществ в опытах Тиманна и Скуга, по нашему мнению, не является серьезным аргументом против предположения Лайбаха о «непрямом действии» ауксина на развитие пазушных почек. Как известно, ауксин и гетероауксин вызывают в местах своего накопления в стебле не только увеличение объема, но и деление клеток. Подготовка к этому процессу, связанная с усиленным питанием определенных участков органа и увеличением количества протоплазмы в их клетках, в течение некоторого времени не отражается заметно ни на длине, ни на толщине стебля, но тем не менее все эти явления имеют характер ростовых и могут, следовательно, оказывать на боковые почки данного стебля то же косвенное влияние, какое, по мнению Лайбаха, является причиной коррелятивной задержки их развития.

Вент (1938) пытается объяснить торможение развития боковых почек на основе своей теории калинов. Пока верхушечная почка стебля выделяет ауксин, лежащий под нею участок стебля растет, а это, по Венту, значит, что он снабжается каулокалином. «Если мы теперь допустим,—говорит Вент,—что ауксин заставляет (causes) каулокалин двигаться вверх по стеблю и накапливаться возле места продукции ауксина, то двоякое действие этого последнего на рост стеблей в длину, т. е. усиление роста главного стебля и задержка роста боковых почек, перестает казаться таин-

ственным. Пока каулокалин движется к верхушечной почке, боковые не могут расти. Но как только верхушечная почка перестает образовывать ауксин, боковые почки с их слабой продукцией ауксина становятся способными изменить направление движения каулокалина и начинают расти. Если верхушечную почку, производящую ауксин, заменить каким-нибудь искусственным источником его, то каулокалин также не доходит до боковых почек». Таким образом, в основе явления торможения боковых почек, по Венту, лежит действие, оказываемое ауксином на движение другого ростового фактора — каулокалина, диверсию, или отвлечение их от этих почек.

Выше мы уже говорили, почему мы считаем Вентовскую гипотезу калинов недостаточно обоснованной. Объяснение, которое Бент дает коррелятивному торможению боковых почек, отражая на себе все слабые стороны этой гипотезы, страдает еще тем недостатком, что оно вместо одного «таинственного» явления подставляет другое, не менее таинственное, а именно — направляющее действие ауксина на движение каулокалина. Единственное здоровое зерно во всем этом нагромождении гипотез, по нашему мнению, заключается в мысли, что при изучении торможения боковых почек и при попытках объяснить его на основе учения о фитогормонах необходимо иметь в виду наличие в растительном организме, кроме ауксина, еще и других веществ гормонального типа. К этому вопросу мы еще вернемся впоследствии.

Наиболее обстоятельное исследование вопроса о значении ауксина в коррелятивном торможении развития боковых почек и побегов принадлежит Ферману (Ferman 1938). Автор экспериментировал с проростками белого дубина и черенками *Ligustrum vulgare*. Для введения гетероауксина в растения на декапитированные стебли их надевались (с помощью каучуковых трубок) отрезки стеклянной трубки, в которые наливали исследуемый раствор, а у контрольных растений — водопроводную воду. В некоторых опытах автор применял также обмазку ланолиновой пастой с гетероауксином. Ценная особенность работы Фермана заключалась в том, что он, параллельно с наблюдениями над ростом боковых почек и побегов, определял содержание ростового вещества как в «угнетаемых», так и в «угнетающих» частях опытных и контрольных растений. Для этой цели из соответствующих частей готовились эфирные вытяжки. После удаления эфира экстрагированное вещество растворялось в буферном растворе Мак Ильвена (Mc Ilvaine), содержавшем 0,04 моля лимонной кислоты и 0,02 моля Na_2HPO_4 и имевшем $\text{pH} + 5,4$. В дальнейшем применялась обычная методика определения ростового гормона (с декапитированными колеоптилями овса), и содержание его перечислялось на 10 мм длины исследуемого органа.

Опыты Фермана показали, что если декапитировать молодые

растения белого лупина выше первой или второй пары листьев и вводить в их стебли через поверхность среза водный раствор гетероауксина, то при концентрации этого последнего от $5:10^4$ до $1:10^5$ развитие пазушных почек ясно угнетается. При концентрациях ниже $1:10^6$ по большей части не только не происходит угнетения, но иногда наблюдается даже некоторое ускорение развития почек по сравнению с ростом их у контрольных декапитированных растений, получающих вместо гетероауксина водопроводную воду. Прироста эпикотилиа в длину или утолщения его под влиянием гетероауксина (в пределах указанных концентраций его) в опытах Фермана не наблюдалось. Обмазка поверхности среза декапитированного стебля лупина ланолиновой пастой с гетероауксином ($1:10^6$) вызывала значительное торможение развития пазушных почек, находившихся на расстоянии 10—12 мм от среза, покрытого пастой. Такой же результат получался и при нанесении пасты на поверхность стебля в ближайшем соседстве с почками. Сходные, но не столь отчетливые данные были получены и в опытах с *Ligustrum vulgare*.

Много опытов было поставлено Ферманом с «двухстеблевыми» растениями белого лупина, т. е. с проростками, у которых после декапитации главного стебля развивалось два боковых побега из пазушных почек первого и второго листа. Если верхушка одного из этих побегов срезалась и через поверхность среза вводился раствор гетероауксина $1:10^5$, то рост другого побега заметно замедлялся (по сравнению с ростом такого же побега у растений, получавших через срез водопроводную воду).

Определяя содержание ауксина в различных частях экспериментальных и контрольных растений белого лупина, Ферман установил, что это вещество, образуясь в верхушечной почке и в развивающихся листьях проростков, равномерно распределяется по всему стеблю. В молодых проростках содержание ауксина в гипокотиле возрастает сейчас же после раскрытия семядолей и начала развития верхушечной почки (*plumula*). У более взрослых растений «вполне сформировавшиеся» листья содержат тем меньше ауксина, чем они старше. При введении гетероауксина в декапитированный стебель через поверхность среза содержание ростового вещества в этом органе возрастает в соответствии с концентрацией вводимого раствора.

Сопоставляя свои наблюдения над развитием пазушных почек первой пары листьев у декапитированных проростков лупина с данными о содержании ростового вещества в главном стебле, Ферман пришел к выводу, что эти почки растут тем сильнее, чем беднее ростовым веществом стебель. В то же время оказалось, что почки содержат тем меньше ауксина, чем больше заторможено их развитие. В «двухстеблевых» растениях белого лупина, имеющих боковые побеги неодинаковой длины, содержание ростового гормона на единицу длины стебля в более длинном по-

беге всегда выше, чем в более коротком. В прилегающем участке главного стебля концентрация ростового гормона обычно соответствует содержанию его в более длинном боковом побеге. Если один из боковых побегов декапитировать и вводить внутрь его раствор гетероауксина $1:10^5$, то в этом побеге концентрация ростового вещества всегда держится на более высоком уровне, чем в другом, независимо от того, какой побег декапитирован,— более длинный или более короткий.

Эти результаты опытов Фермана вместе с другими, менее существенными, на которых мы здесь не останавливаемся, привели его к выводу, что в коррелятивном торможении боковых почек и побегов ауксин играет роль «носителя корреляции» (*correlation carrier*). Автор высказывается против теории «прямого действия» Тиманна и Скуга— в виду того, что, по его данным, содержание ауксина в органах, развитие которых заторможено, всегда ниже, чем в тех, которые вызывают это торможение, но он считает также мало вероятными и существующие теории «непрямого действия» (Лайбах, Сноу)— в виду отсутствия каких-либо признаков роста в главном стебле у исследованных им растений под влиянием гетероауксина, вводимого в этот стебель извне и вызывающего торможение развития пазушных почек. Вентовская «теория диверсии», по мнению Фермана, также не выдерживает критики, так как она не может объяснить, почему в боковых почках неповрежденных растений почти или совсем не образуется ауксина и почему содержание его в них возрастает немедленно после того как удалена верхушечная почка.

Взамен всех этих теорий Ферман предлагает свою, согласно которой продукция ауксина в растительных органах, а следовательно, и рост их, зависит от притока к этим органам предшественника или предшественников ауксина (*precursors*), движущихся акропетально и притягиваемых (*attracted*), главным образом, к тем местам, где ауксин продуцируется особенно интенсивно. Таким образом, те части растения, которые в начале своего развития почему-либо получили больше «проауксина»¹⁾, чем другие, и в дальнейшем должны получать его в большем количестве, благодаря более высокой продукции ими ауксина. Наоборот, другие органы, с самого начала отставшие в своем развитии, как, например, пазушные почки, не получая проауксина, не образуют ростового гормона и поэтому остаются в состоянии покоя. Такое же объяснение автор дает и «угнетению» боковых побегов главным.

Трудность, заключающуюся в вопросе, почему проауксин притягивается к местам образования ауксина, Ферман пытается обойти, ссылаясь на законы химического равновесия, согласно которым проауксин должен двигаться туда, где он превращается

¹⁾ Этот термин мы будем для краткости употреблять вместо термина «предшественник ауксина».

с наибольшей быстротой и где, следовательно, его концентрация особенно низка. Ссылаясь на Кертиса (Curtis 1935), автор указывает также, что здесь известную роль играть «активная проводящая система», связывающая меристему с теми тканями, которые являются для нее источником необходимых растворов. Если эта система начала работать под влиянием процессов, возникших в каком-либо участке образовательной ткани, то в дальнейшем она развивается именно в этом направлении, обеспечивая, таким образом, данному участку лучшее снабжение необходимыми ему веществами.

Все эти предположения не объясняют, однако, почему развитие боковых почек и побегов тормозится и в том случае, если декапированные стебли снабжаются гетероауксином через апикальную поверхность среза. Чтобы обойти это новое затруднение, автор вынужден прибегнуть еще к одной гипотезе. Он допускает, что гетероауксин, поступающий в стебель, препятствует или в значительной степени замедляет движение вверх по стеблю проауксина, находящегося в базальной части этого органа.

Наиболее слабое место теории Фермана заключается именно в этом предположении. Трудно понять, каким образом гетероауксин, находящийся в верхней части стебля, может «блокировать» другое вещество — проауксин, содержащееся в его основании. Тут мы имеем нечто вроде «*actio in distans*» (действие на расстоянии), которое само нуждается в объяснении.

Первая часть изложенной теории, относящаяся к торможению пазушных почек в неповрежденном стебле, имеет, очевидно, много общего с теорией калинов Вента. Автор сам отмечает это сходство, указывая, что явления, описанные Вентом, могут быть проще и лучше объяснены «в терминах новой теории предшественника». Нам кажется, однако, что идя в этом направлении, мы едва ли достигнем чего-либо более существенного, чем замена одних терминов другими, и мало приблизимся к действительному пониманию сложных явлений торможения.

Тиманн (1937) в одной из своих последних работ возвращается к вопросу о причинах торможения боковых почек и продолжает отстаивать свою теорию прямого действия. Экспериментируя с этиолированными проростками гороха, он устанавливает, что задержка в развитии боковых почек этого растения, вызываемая гетероауксином, не сопровождается соответствующим усилением роста в какой-либо другой части растения, а наоборот, влечет за собой уменьшение «сухого веса» как почек, так и стебля, по сравнению с контролем. То же явление, по Тиманну, можно наблюдать и на корнях проростков овса при замедлении их роста под влиянием гетероауксина. Автор отмечает также, что очень слабые концентрации ростового вещества могут вызывать ускорение роста пазушных почек, подобно тому, как это наблюдается и у корней. Сопоставляя все эти данные, он прихо-

дит к выводу, что корни, почки и стебли реагируют в общем одинаково на действие ростовых веществ, а именно,— при слабых концентрациях рост всех этих органов усиливается, при более высоких — замедляется. Различия между ними в этом отношении имеют скорее количественный, чем качественный характер. Этот свой вывод Тиманн иллюстрирует схематическими кривыми, которые мы здесь воспроизводим (рис. 65).

Схема, предложенная Тиманном, как ни привлекательна она своей простотой, все же не может, повидимому, послужить основой для объяснения сложных явлений торможения боковых

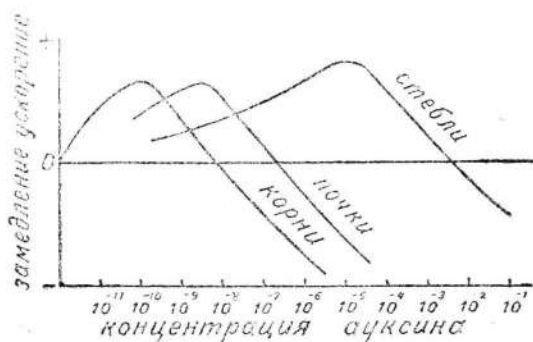


Рис. 65. Замедление и ускорение роста различных органов растения в зависимости от концентрации ауксина. Для стеблей и почек концентрации указаны приблизительно. По Тиманну.

почек и побегов. Ван-Овербек (1938), работавший с тем же объектом (проростки гороха того же сорта «Аляска»), указывает, что если исходить из данных Тиманна, то боковые почки в состоянии покоя должны иметь более высокое содержание ауксина, чем в состоянии роста. Однако, ван-Овербек, пользуясь методом экстрагирования ауксина из различных частей проростков гороха, получил результаты, противоречащие теории Тиманна. На рис. 66 наглядно представлено распределение и содержание ростового вещества в различных частях неповрежденных и деканитированных проростков гороха. Из всех изображенных на этом рисунке боковых почек обнаружила рост только одна — верхняя на среднем проростке. Как мы видим, содержание ауксина в ней оказалось значительно выше, чем в соответствующей почке неповрежденного растения.

Ван-Овербек на основании своих опытов приходит к такому же выводу, как и Ферман,— что развитие боковых почек задерживается при относительно высокой концентрации ростового вещества в прилегающих частях стебля. В этих условиях, по его мнению, боковые почки не могут вырабатывать ауксин и поэтому не растут. Однако, для развития этих почек достаточно одного повышения концентрации ростового вещества

в их тканях: необходимо одновременное снижение содержания ауксина в стебле.

Особенно большое значение ван-Овербек придает тому факту, что при опытах с декапитированными проростками наибольший эффект от введения в стебель гетероауксина получается в том случае, если это вещество вводится непосредственно в проводящую систему растения (напр., через поверхность среза). По его мнению, это указывает, что именно проводящая система

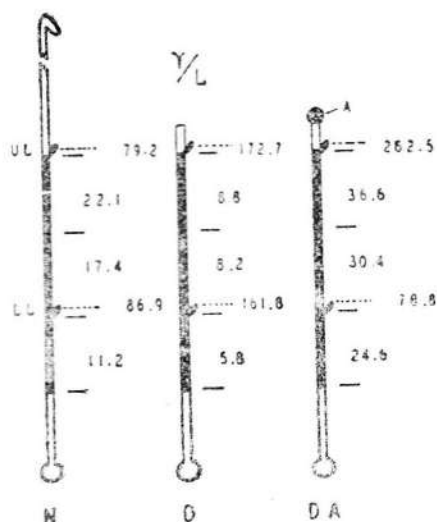


Рис 66. Концентрация ауксина в различных частях проростков гороха. *N* — в неповрежденном проростке, *D* — в проростке, декапитированном и не получавшем гетероауксина. *DA* — в декапитированном проростке, у которого на поверхность среза была нанесена паста, содержащая 1 γ гетероауксина на 1000 γ ланолина. Определение произведено через 24 часа после декапитации и нанесения пасты. Концентрация ауксина выражена в γ-эквивалентах β-индолил-уксусной кислоты на литр воды, содержащейся в растении. По ван-Овербеку.

является ареной действия ростового вещества, как регулятора развития боковых почек. Тиманн и Сунни (Thimann and Sweeney 1937) показали, что движение протоплазмы в клетках растений ослабевает под влиянием высоких концентраций ауксина. Ван-Овербек считает весьма вероятным, что такое же явление происходит и в клетках проводящей системы боковых почек при повышении в них концентрации ростового вещества. Кроме того, он высказывает предположение, что ауксин адсорбируется стенками сосудистых элементов (главным образом, флоэмных) и изменяет их физико-химические свойства, делая эти элементы менее проходимыми для пластических веществ. Все эти измене-

ния в протоплазме и в оболочках сосудистых элементов приводят к тому, что боковые почки, обладающие к тому же крайне слабо развитой проводящей системой, при высоком содержании ауксина в стебле не получают из него необходимых им для роста питательных веществ и не могут развиваться. Если же содержание ауксина в проводящих тканях, соединяющих почку с главным стеблем, уменьшается, то пропускная способность их увеличивается, и следствием этого является развитие сначала проводящей системы, а затем и других тканей боковой почки.

Мы не будем останавливаться на других работах, имеющих то или иное отношение к вопросу о причинах торможения боковых почек и побегов. Думаем, что у читателя составилось достаточно ясное представление о современном положении этого вопроса. Характерно для него необычайное разнообразие и многочисленность гипотез, высказанных различными авторами и опирающихся на довольно узкий экспериментальный базис. Отсюда можно заключить, что вопрос этот еще не разработан в достаточной степени и что здесь преждевременно пока думать о «теории» явления. Все предложенные под этим наименованием построения представляют собой в лучшем случае только рабочие гипотезы. Мы не собираемся прибавить к этим гипотезам еще одну, но все же должны указать, что, по нашему мнению, при дальнейшей разработке вопроса о причинах торможения и растормаживания боковых почек и при изучении других родственных явлений необходимо считаться с некоторыми фактами, значение которых, повидимому, не было в достаточной мере учтено исследователями, работавшими в этой области.

В предыдущей главе мы уже видели, что для роста в широком смысле этого слова растению и каждому его органу необходим целый комплекс различных фитогормонов. Можно с уверенностью сказать, что кроме известных в настоящее время составных частей этого комплекса — ауксина, витамина В₁, витамина В₆, биотина, — в него входит еще целый ряд других пока неизвестных соединений. Особенно большую роль, повидимому, играют все эти «дополнительные вещества» в процессах, связанных с первыми стадиями роста. Пробуждение «спящих почек», состоящих, в основном, из эмбриональной ткани — меристемы, заключается, конечно, не только в том, что клетки этой ткани под влиянием ауксина начинают увеличиваться в объеме. Не меньшее значение здесь имеет активирование эмбрионального роста с характерными для него процессами ассимиляции в протоплазме и ядре и с последующим делением клеток.

Наличие в теле высшего растения покоящихся почек и пробуждение их к деятельности при гибели или повреждении развивающихся частей стебля представляют собой, несомненно, явления приспособительного характера, выработавшиеся в процессе эволюции. Каким путем легче всего может быть достигнуто

то, что некоторые из заложившихся органов прекращают свой рост в самом начале развития и переходят в состояние покоя? Снижением концентрации одного (или нескольких) «дополнительных веществ» из того комплекса их, который необходим для нормального развития соответствующих зачатков. Если, например, в растении содержание витамина В₁ не поднимается выше известного уровня, достаточного для развития только некоторого определенного числа (вернее определенной массы) зачаточных органов, то все остальные должны до поры до времени находиться в состоянии покоя или недоразвития. Другими словами, рост этих зачатков лимитируется количеством того фитогормона, который находится в минимуме. Если один (или несколько) из развивающихся органов выбывают из строя, то некоторое число покоящихся зачатков получают возможность развиваться дальше. Легко понять, что длительное поддержание гормонального комплекса на определенном уровне, лимитирующем развитие заложившихся органов, должно быть выгодно для растения, так как оно гарантирует ему переживание неблагоприятных условий и ликвидацию различных повреждений. Лимитировать тот же процесс путем снижения концентрации какого-либо из веществ, входящих в энергопластический комплекс, напр., углеводов, было бы невозможно, так как это неизбежно приводило бы к преждевременной гибели растения в целом.

Ни один из фактов, установленных до сих пор при исследовании проблемы торможения боковых почек и побегов, как нам кажется, не противоречит высказанным здесь предположениям. Идея лимитирования процессов роста и развития путем ограничения продукции одного или нескольких фитогормонов из всего комплекса их, необходимого данному растению, могла бы, по нашему мнению, бросить свет не только на торможение развития почек, но и на некоторые другие явления онтогенеза высших растений. В следующей главе мы увидим, что и в еще более сложной проблеме перехода растительного организма от вегетативного развития к репродуктивному эта идея может найти себе некоторые применения.

С этой же точки зрения, по нашему мнению, следовало бы подходить к замечательным явлениям, связанным с новообразованием почек на изолированных листьях, корнях и стеблях различных растений. Особенно обстоятельно изучены они у королевской бегонии (*Begonia Rex*) (см. монографию Прево — Prevot 1939). Известно, что отрезанные листья и даже небольшие участки листовых пластинок этого растения, если их поместить во влажную камеру, образуют на своей проксимальной (т. е. ближайшей к стеблю) части почки (с корнями), из которых развиваются новые самостоятельные растения. Местом заложения этих образований является эпидермис; клетки этой ткани путем последовательных делений дают начало меристеме, из ко-

торой постепенно формируются все органы молодого растеньица. Другие ткани листа не принимают участия в этом процессе. Можно считать доказанным, что каждая клетка эпидермиса обладает способностью при надлежащем сочетании внешних и внутренних условий дать начало новому растению — со всеми видовыми признаками материнского организма.

Известно также, что нет надобности обязательно отделять лист от несущего его растения, чтобы получить указанный эффект: достаточно перерезать одну или несколько главных жилок листа. Спустя некоторое время, возле разрезов появляются почки, при чем и в этом случае они возникают на проксимальной части пластинки, т. е. на стороне разреза, обращенной к верхушке листа. Образование почек можно вызвать и на совершенно не поврежденных листьях, если отрезать вегетационную верхушку стебля. Это обстоятельство позволяет провести некоторую аналогию между новообразованием почек на листьях бегонии и развитием боковых, или пазушных почек на стеблях у других растений. Прево описывает ряд опытов, из которых, по его мнению, следует, что стебель бегонии действительно оказывает тормозящее влияние на новообразование почек на листьях этого растения. Вопрос о природе этого «тормозящего импульса» автор оставляет открытым, указывая только, что он передается по сосудисто-волокнистым пучкам листа. В то же время он приводит экспериментальные данные, из которых следует, что вводя гетероауксин в отрезок листовой пластинки, можно вызвать заложение почек с корнями и на дистальном его конце. Другие опыты Прево показали, что активные вещества, содержащиеся в голубином помете, значительно усиливают способность листьев бегонии к образованию почек и корней, при чем под влиянием этих веществ присущая листу полярность, т. е. способность образовать почки только в проксимальных частях, исчезает.

Все эти факты хорошо согласуются с нашим предположением о большом значении тех составных частей гормонального комплекса, которые находятся в минимуме. Пока между листом и растущей верхушкой стебля существует нормальная связь через проводящие ткани, эти «дефицитные» вещества непрерывно транспортируются из тканей листа и не могут достигнуть здесь той концентрации, которая необходима, чтобы сообщить импульс к делениям некоторым (наиболее к этому подготовленным) клеткам листового эпидермиса. При нарушении этой связи (перерезка пучков) создаются условия для местного накопления фитогормонов, лимитирующих процессы деления клеток и органогенеза. Следствием этого и является образование одной или нескольких почек.

В истории открытия и изучения витаминов большую роль играли и продолжают играть семена различных растений, в особенности злаков, часто применяемые в качестве сырья для получения тех или иных веществ из этой группы. Как мы теперь знаем, витамины, содержащиеся в теле растения, являются существенной составной частью гормонального комплекса, необходимого для нормального течения процессов роста и развития растительного организма. То обстоятельство, что витамины содержатся в значительном количестве уже в семенах, позволяет догадываться о важном значении их для молодых развивающихся проростков. Действительно, исследования последних 10 лет обнаружили ряд интересных фактов, подтверждающих эту догадку, и в то же время выяснили, что в семенах растений, наряду с витаминами, всегда имеются и другие фитогормоны, напр., ауксин. В настоящем разделе мы остановимся на некоторых гормональных явлениях, сопутствующих прорастанию и первым стадиям развития высших растений, в первую очередь — злаков, которые с этой точки зрения изучены наиболее обстоятельно.

Как известно, поверхностные слои зерновок различных злаков особенно богаты различными витаминами. Так, например, витамины комплекса В содержатся преимущественно в зародыше и в алейроновом слое эндосперма. Уже Арнольд в 1927 г. указал на важное физиологическое значение этого слоя. Шандер (1934), развивая и углубляя данные Арнольда, произвел ряд замечательных опытов, приведших его к выводу, что алейроновый слой играет большую роль в снабжении развивающегося зародыша необходимыми ему веществами типа гормонов.

Чтобы выяснить, какое значение имеет алейроновый слой для прорастающего семени злаков, Шандер с помощью тончайших инструментов, применяемых в зубоврачебной технике, осторожно полировал их, т. е. удалял с поверхности семени весь алейроновый слой или определенную часть его, оставляя неповрежденными зародыш и крахмалоносную ткань эндосперма, а затем культивировал оперированные таким образом семена в стерильных условиях на агаре с раствором минеральных солей.

Большая часть опытов Шандера была поставлена с рисом; кроме того, он исследовал также ковыль (*Stipa pennata*), овес, ячмень, рожь, пшеницу и *Соix*.

Оказалось, прежде всего, что полное удаление алейронового слоя влечет за собой более или менее сильную задержку роста и развития зародыша. Особенно резко это явление было выражено у ковыля и риса. У первого семени после операции вообще не обнаруживали никаких признаков прорастания, у второго они только «наклеивались», образуя коротенький побег от 2 до 6 мм длиной, без корней, и на этом развитие зародыша приостанавливалось (см. рис. 67). Самая слабая реакция наблюдалась у *Соix*,

затем у кукурузы; самая сильная — у ковыля; прочие злаки занимали промежуточное положение. Кроме того, у всех оперированных растений, давших облиственные побеги, наблюдалось значительное побледнение зеленой окраски по сравнению с контрольными растениями.

Неодинаковая реакция различных злаков на полное удаление алейронового слоя стоит, несомненно, в связи с различным строением их семени (рис. 68). Чем больше зародыш и чем сильнее развит эпителиальный слой щитка, который, по видимому, выпол-

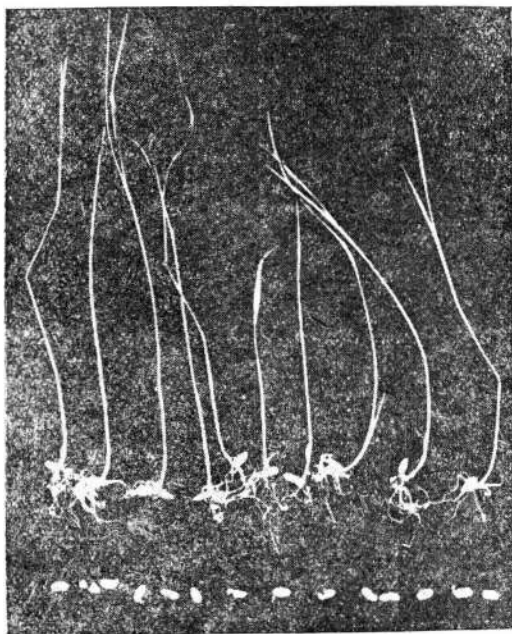


Рис. 67. Двухдельные проростки риса: сверху — из неполированных, внизу — из полированных, т. е. лишенных алейрона зерен. По Шандеру.

няет те же функции, что и алейроновый слой, тем слабее эффект полного удаления этого слоя.

Шандер пытался компенсировать отсутствие алейронового слоя, вводя в полированные семена растворы, содержащие витамин В, гистамин, ауксин и прогинон. Однако, эти опыты не увенчались успехом: ни одно из названных веществ не устраняло и не ослабляло нарушений, вызванных снятием алейронового слоя.

Очень интересные данные получались при дальнейших опытах Шандера с частичным удалением алейронового слоя. Оказалось, что если снять только узкую полоску в форме пояска, окаймляющую все семя и расположенную возле самого щитка (рис. 69 а), оставив нетронутой всю остальную часть алейро-

нового слоя, то эта операция дает такой же эффект, как и полная полировка всего семени. Наоборот, если счистить с семени хотя бы половину всего алейронового слоя, но так, чтобы оставшаяся половина сохранила свою связь с зародышем (рис. 69 б), то семя

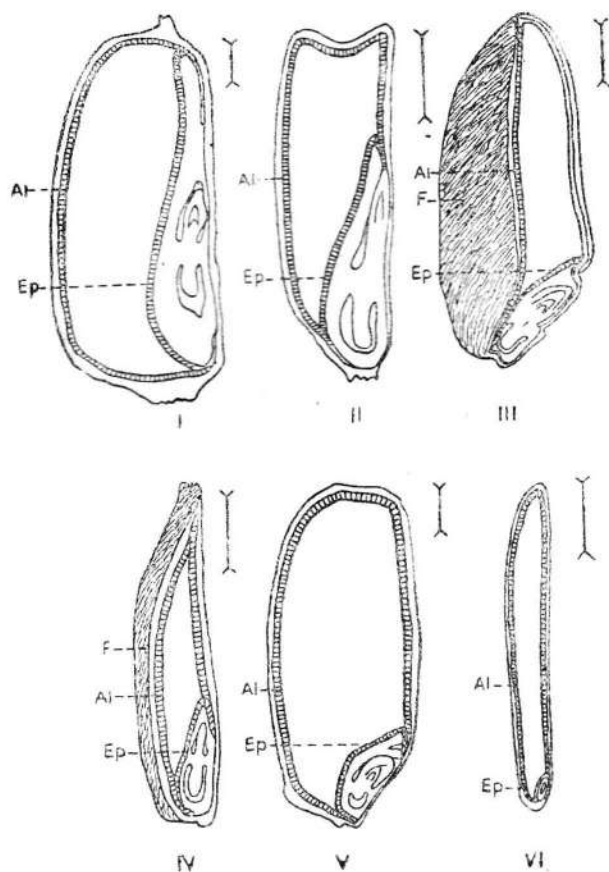


Рис. 68. Продольные разрезы через зерновки различных злаков. I — сорго; II — кукуруза; III — пшеница; IV — ячмень; V — рис; VI — ковыль. Al — алейроновый слой; Ep — эпителий щитка; F — углубление (желобок) на зерне. Действительные размеры зерен указаны справа возле каждого рисунка. По Шандеру.

прорастает и развивается более или менее нормально. Варьируя различным образом эти опыты, т. е. удаляя те или иные части алейронового слоя, нарушая связь этого слоя с зародышем то в одном, то в другом месте, Шандер пришел к выводу, что алейроновый слой выполняет функцию проводящей ткани, т. е. снабжает зародыш какими-то необходимыми для его развития веществами, при чем эти вещества передвигаются к зародышу по

определенным линиям, где расположены особые клетки, вытянутые вдоль оси семени.

По данным Шандера у риса эти клетки расположены в ребрышках зерна. В килевом ребре брюшной стороны происходит передача веществ от основания зерна к его вершине. В этом направлении движется вода, которая при прорастании поступает в семя преимущественно через ту часть его, где расположен зародыш. В этом же направлении распространяются и некоторые выделяемые зародышем вещества, которые, по более старым исследованиям, необходимы для активирования ферментативного аппарата алейронового слоя. Противоположное течение (от верхушки семени к зародышу) происходит в боковых и спинных ребрышках; оно-то, по Шандеру, и снабжает зародыш веществом, активирующим его рост, так как перерезка этих путей вызывает такую же задержку развития зародыша, как и полное «кольцевание» в зоне щитка. Таким образом, здесь, в поверхностном слое эндосперма, мы имеем своеобразную циркуляцию соков, необходимых для нормального развития зародыша

Какие именно вещества притекают к зародышу по заложенным в алейроне путям? Весьма вероятно, что таким образом зародыш получает питательный материал в виде углеводов и других растворимых органических соединений из более отдаленных частей эндосперма. Ведь давно уже известно, и новые опыты Шандера это подтвердили, что части эндосперма, с которых удален алейрон, остаются при прорастании неопорожненными. Точно также, по Шандеру, крахмал остается нерастворенным в апикальной части эндосперма, покрытой неповрежденным алейроном, если эта часть отделена от базальной, т. е. прилегающей к зародышу части семени, узким круговым желобком, где алейрон счищен. Это можно объяснить только недостаточным оттоком органических соединений — продуктов гидролиза — из изолированных или лишенных алейрона частей эндосперма. Однако, повидимому, для первых стадий развития зародыша в прорастающем семени не этот момент является решающим. Шандер указывает, что удаление узкой кольцевой полоски возле самого щитка, как изображено на рис. 69 а, только в том случае вызывает резкое торможение процессов роста и развития зародыша, если эта операция произведена на сухом, ненабухшем зерне риса. Если же перед операцией зерно выдержать в воде хотя бы только 6 часов, то последующее удаление алейронового слоя в том же месте уже не отражается заметно на развитии зародыша. Отсюда можно заключить, что в течение этих 6 часов зародыш

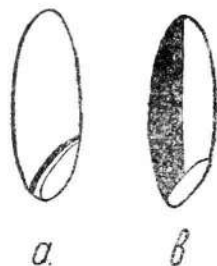


Рис. 69. Схематическое изображение частично отполированных зерен: а — отполирован узкий поясик возле зародыша; б — отполирована половина зерна. Черным обозначены места, где алейроновый слой удален.

успел получить из алейроновых клеток какое-то вещество, активирующее его развитие. Пластические вещества, необходимые для построения растущих органов зародыша, напр., продукты гидролиза белковых соединений, содержащихся в алейроновых зернах, в течение такого короткого времени, конечно, не могут поступить в зародыш в сколько-нибудь заметном количестве.

Таким образом, автор приходит к выводу, что по проводящим путям алейронового слоя в течение первых часов прорастания семени к зародышу притекает вещество (или вещества), обладающее свойствами гормона.

Заслуживают упоминания также опыты Шандера с культивированием на питательном агаре изолированных из семени зародышей (без эндосперма). Оказалось, что такие эмбрионы прорастают и развиваются значительно лучше, если операции предшествует хотя бы кратковременное набухание семени. А у риса зародыши, выделенные из сухих, ненабухших семян, вообще не развиваются. Очевидно, и в этом случае торможение развития обуславливается, в первую очередь, отсутствием или недостатком активирующих веществ.

В опытах с кукурузой Шандеру удалось довести некоторые растения, выращенные из полированных семян, до полного созревания. Эти растения отличались от контрольных экземпляров (из неполированных зерен) более бледной окраской, что было особенно заметно после солнечных дней. Это отличие можно было наблюдать в течение целых двух месяцев, и только затем оно сгладились совершенно. Шандер имел дело с поздним сортом, и поэтому семена и опытных, и контрольных растений не дозрели. Однако, он считает возможным, что при более благоприятных климатических условиях обнаружались бы некоторые различия и в развитии семян.

Как мы уже упоминали, опыты Шандера с обработкой полированных семян различными витаминами и гормонами, с помощью которых он надеялся подойти к разрешению вопроса о химической природе «активатора роста», поступающего из алейронового слоя в зародыш, не дали положительных результатов. Теперь, когда мы знаем, что для роста зародыша в целом и даже для роста отдельных его органов, напр., корня, необходим целый комплекс фитогормонов, причина этой неудачи Шандера нам понятна. Не подлежит сомнению, что алейроновый слой снабжает развивающийся зародыш не одним каким-нибудь веществом-активатором, а несколькими одновременно. Выделить отдельные компоненты этого комплекса, изучить их химический состав и физиологическое значение — задача дальнейших исследований.

Шандер совершенно не затронул вопроса, не является ли и главная часть эндосперма злаков — его внутренняя крахмалоносная ткань — источником каких-либо фитогормонов для молодого растения, извлекающего из эндосперма необходимые ему пита-

тельные вещества. Этот вопрос был освещен несколько позже в работе автора этой книги (Холодный 1935). Оказалось, что если из эндосперма сухой зерновки овса, кукурузы или другого злака вырезать небольшой кусочек, слегка увлажнить его и насадить на боковую поверхность декапитированного колеоптиля овса в апикальной его части, то спустя полтора-два часа колеоптиль всегда образует интенсивный изгиб в сторону, противоположную той, где насажен эндосперм (рис. 70).

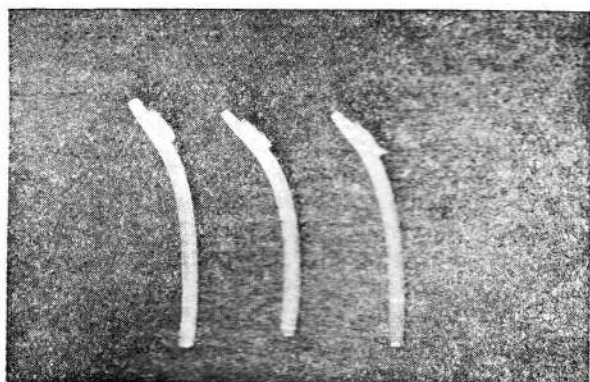


Рис. 70. Декапитированные колеоптили овса с насаженными сбоку ломтиками эндосперма. По Холодному.

Результат получается одинаковый, независимо от того, содержит ли взятый кусочек эндосперма часть алейронового слоя или же он состоит только из крахмалоносной ткани. Экстракты, полученные путем обработки эндосперма водой, спиртом или эфиром, также содержат значительное количество ростового вещества. Если извлеченное одним из этих растворителей вещество перевести затем в желатину или агар¹⁾, то эти последние, при нанесении их на боковую поверхность декапитированных колеоптилей, также приобретают способность вызывать сильные отрицательные изгибы.

Чем объяснить это явление? Если бы оно стояло в связи с проникновением в ткани колеоптиля растворимых углеводов и других питательных веществ, образуемых клетками эндосперма, то мы должны были бы ожидать, что изгиб будет тем сильнее, чем богаче эндосперм растворимыми продуктами гидролиза. Между тем оказывается, что наибольший эффект вызывает насаживание кусочков эндосперма из сухого, еще не начавшего прорастать семени или из только что набухшего, в которых содержится сравнительно мало растворимых органических веществ.

¹⁾ Спирт и эфир, конечно, должны быть предварительно удалены выпариванием, а сухой остаток — растворен в воде.

На второй или на третий день прорастания, когда эндосперм переполнен продуктами гидролиза, действие его на рост колеоптиля значительно ослабевает или даже совсем прекращается.

Таким образом, естественно предположить, что в основе описанного явления лежит секреция какого-то особого вещества, стимулирующего рост колеоптиля подобно ростовому гормону.

Дальнейшие опыты показали, что выделяемый эндоспермом регулятор роста действительно обладает основными физико-химическими и физиологическими свойствами ростового гормона — ауксина: он легко растворяется не только в воде, но также в спирту и эфире, не разрушается и не теряет своей активности при нагревании до 100°С. Однако, из неповрежденных зерен это вещество не диффундирует в окружающую воду: оно может быть извлечено оттуда только после нарушения целостности покровов зерна, включая и алейроновый слой. Горячая вода извлекает гормон и из целых зерновок.

Подобно ауксину ростовой гормон эндосперма, ускоряя рост колеоптиля, в то же время тормозит рост корня. Он не обладает видовой специфичностью, т. е., будучи выделен из эндосперма одних злаков, действует на рост колеоптиля и корня других. Наконец, ростовой гормон эндосперма, как и ауксин, может распространяться внутри колеоптиля и корня только в одном направлении — от верхушки органа к его основанию.

В набухающем семени ростовое вещество, выделяемое эндоспермом, повидному, немедленно поглощается зародышем. Только этим можно объяснить, почему количество этого вещества в эндосперме уменьшается с каждым днем, несмотря на то, что диффундировать наружу через алейроновый слой и кроющие ткани семени и плода оно не может.

Если взять несколько одинаковых зерен кукурузы, вымочить их в течение суток в водопроводной воде и затем у некоторых из них вырезать бритвой зародыши, а остальные посадить во влажные опилки в неповрежденном состоянии, то оказывается, что у этих последних дней через пять в эндосперме уже нельзя обнаружить и следов ростового гормона, в то время как семена, лишённые зародыша, содержат его в большом количестве. Очевидно, исчезновение гормона из эндосперма стоит в связи с развитием зародыша, который за 5 дней при комнатной температуре превращается в порядочное растение.

Что развивающийся зародыш энергично поглощает гормон, выделяемый эндоспермом, доказывает еще следующий опыт. На декапитированный колеоптиль сверху, на поверхность среза, насаживается ломтик эндосперма для снабжения колеоптиля ростовым веществом, а сбоку — изолированный зародыш, отделенный от эндосперма так, чтобы не повредить щитка. Если удастся в течение 2—3 часов поддержать тесный контакт между эпидермисом колеоптиля и щитком зародыша, то образуется явственный изгиб в сторону зародыша (рис. 71). Другие опыты пока-

зали, что в отдельности ни зародыш, укрепленный на боковой поверхности колеоптиля, ни эндосперм, насаженный на него сверху, никаких изгибов не вызывают. Таким образом, объяснить искривление колеоптиля в сторону зародыша можно только тем, что зародыш поглощает ростовой гормон из прилегающих к нему тканей колеоптиля. Вследствие этого обращенная к зародышу сторона колеоптиля получает из эндосперма меньше ростового вещества, чем противоположная, и отстает от нее в росте.

Наличие ауксина в эндосперме кукурузы и других злаков было подтверждено также опытами Лайбаха и Мейера (1935).

Весьма вероятно, что в комплексе фитогормонов, которые, судя по опытам Шандера, при прорастании зерна притекают к зародышу по проводящим путям алейронового слоя, имеется и ауксин, поступающий туда из внутренней крахмалоносной ткани эндосперма. Однако, большая часть этого вещества, повидимому, поглощается зародышем с помощью щитка.

Первые опыты с ростовым гормоном эндосперма злаков (Холодный 1935) привели автора к выводу, что этот фитогормон образуется в эндосперме только при наличии известного количества воды и при участии какого-то гидратирующего фермента. Основанием для такого вывода послужило то, что попытки выделить ростовое вещество из эндосперма безводным спиртом и эфиром вначале были безуспешны и что водные растворы спирта извлекали тем больше этого фитогормона, чем больше они содержали воды. Позже, однако (Лайбах и Мейер 1935, Холодный 1936¹⁾, оказалось, что и не содержащие воды растворители (безводный спирт, эфир), при обработке ими сухого эндосперма, извлекают из него некоторое количество ауксина. По всей вероятности, неудача первых опытов должна быть объяснена недостаточной чувствительностью колеоптилей, примененных в качестве тест-объектов. Как известно, «чувствительность» колеоптилей овса подвержена сильным колебаниям под влиянием каких-то пока еще не поддающихся учету внешних факторов.

Замечательно также, что кусочки эндосперма, подвергнутые кратковременному нагреванию в парах кипящей воды (до пол-

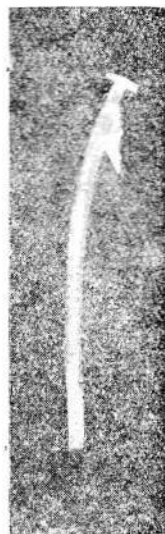


Рис. 71. Объяснение в тексте. По Холодному.

¹⁾ Эти работы, очевидно, остались неизвестными Д. А. Комиссарову, который в одной из своих последних статей («Советская Ботаника», 1933, № 6) приходит к тем же выводам, какие были получены Лайбахом и Мейером в 1935 г. и подтверждены мною в 1936 г. Таким образом, критические замечания автора по поводу некоторых результатов моей первой работы о ростовом гормоне эндосперма (1935), являются в значительной степени запоздалыми.

ного оклейстеривания крахмала), теряют свою активность. Объяснить это явление окислением фитогормона, повидимому, нельзя, так как условия опыта (высокая температура, разрушающая окислительные ферменты, и вытеснение кислорода парами воды) не благоприятствуют этому процессу. Водные же вытяжки из эндосперма остаются активными и после нагревания до 100°. Остается предположить переход ростового гормона в неактивное состояние. Здесь также необходимы дальнейшие исследования.

Ростовой гормон, найденный в эндосперме злаков, сперва был назван «бластанином» (Холодный 1935), от греческого слова «βλάστησις» — прорасти, чтобы отметить его отношение к процессу прорастания. Однако, автором с самого начала было установлено, что по всем основным своим свойствам это вещество сходно с ауксином. Позднейшие исследования это подтвердили, и в настоящее время едва ли можно сомневаться в том, что бластанин тождествен с ауксином.

Мало вероятно, однако, чтобы этот фитогормон находился в эндосперме в свободном состоянии, в виде того соединения, которое было описано Кёглем под названием ауксина-а и которое, по его же данным, выделяется верхушкой coleoptили злаков. Эта форма ауксина, как известно, не отличается стойкостью и при хранении (в виде кристаллов или в растворе) скоро теряет свою активность. Между тем, семена кукурузы или овса, сохранявшиеся в течение нескольких лет и уже потерявшие свою всхожесть, содержат в эндосперме не меньше активного ростового гормона, чем только что собранные. С другой стороны, быстрота, с которой увлажненный эндосперм выделяет значительное количество активного ауксина, делает мало вероятным предположение, что в эндосперме содержится неактивное соединение — проауксин. Скорее можно предположить, что ауксин адсорбирован здесь крахмалом, от которого он отщепляется под влиянием воды и других растворителей.

В связи с этим интересно отметить, что по последним данным Дагиса (1938) фитогормоны группы биоса (Hefewuchsstoffe) находятся в эндосперме злаков в связанном состоянии — в соединении с белками клейковины — и освобождаются только при гидролизе этих последних под влиянием протеолитических ферментов.

Большой интерес представляет вопрос о дальнейшей судьбе ростового гормона эндосперма при прорастании и об участии его в процессах роста и развития зародыша. Как было уже указано, в течение нескольких первых дней после набухания весь запас ауксина, содержащийся в эндосперме, переходит в зародыш. У овса для этого достаточно всего 48 часов. Трудно допустить, чтобы за такой короткий срок все это значительное количество ростового вещества могло быть потреблено молодым растеньицем. Более вероятно, что перейдя в ткани зародыша,

ростовой гормон отлагается здесь в виде неактивного соединения и мобилизуется только в меру потребности в нем растущих органов. Поль (Pohl 1936) высказал предположение, что из этого запаса черпает и растущий колеоптиль. Верхушка этого органа, по его мнению, не обладает способностью самостоятельно синтезировать ауксин, а только активирует то ростовое вещество, которое притекает к ее клеткам в готовом виде, но в неактивном состоянии, из эндосперма.

Следует признать, что такое предположение весьма правдоподобно. Однако, опыты, которыми Поль пытался подтвердить его, по нашему мнению, мало убедительны. Его идея заключалась в том, чтобы уменьшить количество ростового гормона в эндосперме и посмотреть, как это отразится на росте колеоптиля. Для этой цели он срезал небольшую (около 1 мг) часть зерновки овса с конца ее, противоположного зародышу. Оперированные таким способом семена помещались на некоторое время в проточную воду. В некоторых опытах они подвергались действию постоянного тока, так как, по предположению Поля, это должно было способствовать удалению ростового гормона из эндосперма. Оказалось, что семена, находившиеся в течение 60 часов в проточной воде, прорастая, дают значительно более короткие колеоптили, чем контрольные, также подвергавшиеся промыванию, но в неповрежденном виде. Аналогичные результаты получились в опытах с применением электрического тока. Однако, ни в той, ни в другой постановке опыты Поля не решают вопроса однозначно. В самом деле, 60-часовое промывание зерновок со вскрытым эндоспермом должно было, очевидно, повлечь за собой удаление из семени не только ауксина, но также других фитогормонов и некоторой части питательных веществ (напр., продуктов гидролиза крахмала и белковых веществ), необходимых для роста колеоптиля. Пропускание через развивающийся зародыш электрического тока при напряжении от 4 до 12 вольт в течение 10—24 часов также едва ли может быть признано безобидной операцией, тем более, что автор пользовался металлическими электродами — платиновым анодом и серебряным катодом. Отсутствие заметных повреждений у контрольных, неповрежденных проростков в данном случае ничего еще не доказывает, так как сопротивление в семенах со вскрытым эндоспермом должно было быть меньше, а сила тока соответственно больше, чем в неповрежденных проростках.

Поль ставил также опыты, в которых проростки овса, предварительно подвергнутые промыванию вскрытого эндосперма, затем «подкармливались» ауксином и другими ростовыми веществами. У растений, получавших ауксин-а, длина колеоптиля была значительно больше, чем у неподкормленных, и не уступала длине колеоптилей контрольных, неповрежденных проростков. Автор делает отсюда вывод, что рост колеоптилей оперированных растений с промытым эндоспермом лимитируется именно от-

существом ауксина. Однако, он забывает, что и совершенно изолированные колеоптилю, лишенные притока каких бы то ни было веществ из эндосперма, под влиянием введенного извне ауксина также заметно ускоряют свой рост, хотя они, несомненно, страдают в первую очередь от недостатка обычного питательного материала.

Фосс (Voss 1937) полагает, что ростовое вещество, находящееся в эндосперме в активном состоянии, поглощается щитком, теряет здесь свою активность, переходя в проауксин, в таком виде поступает в верхушку колеоптилю и здесь снова становится активным. Автор вырезал из эндосперма и щитка набухших зерновок кукурузы небольшие кубики, которые затем помещались на верхнюю поверхность декапитированных и отрезанных от проростков колеоптилей овса. Приросты этих колеоптилей измерялись через каждые полчаса и сравнивались с приростами таких же колеоптилей без насаженных кубиков. Оказалось, что кривые роста у этих трех групп колеоптилей (с кубиками из эндосперма, из щитка и контрольных) при одинаковых внешних условиях различны. У контрольных рост вначале быстро падает, но спустя 3—3½ часа быстро усиливается и в течение нескольких последующих часов держится на одном уровне. У колеоптилей с кубиками из эндосперма рост, вначале очень интенсивный, постепенно и равномерно убывает. Наконец, колеоптилю с кубиками из щитка вначале расгуст не лучше контрольных, но часа через 3—3½ рост их усиливается, как у этих последних, и в течение нескольких следующих часов приросты их держатся на определенном уровне, превосходя приросты контрольных в среднем на 80%. Это последнее обстоятельство Фосс и объясняет тем, что находящийся в щитке ростовой гормон постепенно переходит из неактивного состояния в активное.

Это объяснение не является, конечно, единственным возможным, и нужно сознаться, что ни опыты Поля, ни опыты Фосса не дают нам пока ясной картины превращений, испытываемых ростовым гормоном эндосперма по пути его в зародыш и в самом зародыше при дальнейшем его развитии.

Мы говорили до сих пор только о зерновках злаков; однако, не подлежит сомнению, что и у других растений семена являются местом накопления и хранения фитогормонов и что насчет этого запаса происходит рост молодого растения на первых стадиях его развития, пока оно еще не располагает достаточно мощным ассимилирующим аппаратом, способным самостоятельно синтезировать все нужные данному растению органические вещества, включая и фитогормоны. Опыты Бруннера (Brunner 1932) сделали весьма вероятным наличие ростовых гормонов в эндосперме семян сосны. По данным ван-Овербека (1933) и Нэвица (1933) то же самое можно утверждать относительно семян редьки и люпина. К. Риппель (K. Rippel 1937, 1938) показал, что семена гороха, бобов и некоторых плодовых деревьев содержат значи-

тельное количество фитогормонов из группы биоса. Об исследованиях Дагиса мы уже упоминали в другом месте (см. гл. 4).

Наличие в семенах различных фитогормонов представляет значительный интерес не только с теоретической, но и с практической точки зрения. Принимая непосредственное участие в важнейших физиологических явлениях на первых стадиях развития, эти вещества косвенно влияют и на все дальнейшие этапы этого процесса. Поэтому представляется весьма вероятным, что изменяя количественно и качественно комплекс фитогормонов семени, можно вызвать те или иные изменения в ходе онтогенеза данного растительного организма и в отдельных проявлениях его жизнедеятельности. Некоторые из этих изменений могут сопровождаться сокращением или удлинением жизненного цикла растения, увеличением его производительности и т. п.; следовательно, они могут быть использованы в интересах сельского хозяйства. С этой точки зрения заслуживают внимания попытки некоторых исследователей изменить течение онтогенеза или добиться повышения урожайности различных культурных растений путем предпосевной обработки их семян растворами, содержащими те или иные фитогормоны. К сожалению, наши знания по физиологии гормональных явлений растительного организма еще слишком недостаточны, чтобы в этих практически важных опытах мы могли опереться на какие-нибудь теоретические предположения. Однако, имея в виду присущую растениям «избирательную способность», можно считать рациональным применение смешанных растворов, содержащих самые разнообразные вещества типа гормонов. Для такой «комплексной гормонизации», по данным ряда советских исследователей (Товарницкий, Молотковский и Поручский и др.) пригодны водные растворы мочи домашних животных, содержащей, как известно, целый ряд гормонов растительного и животного происхождения, а также различные экстракты из нее.

Однако, в некоторых случаях, повидимому, могут быть использованы и растворы отдельных фитогормонов. Так, Холодный (1936), обрабатывая семена овса раствором гетероауксина (1 : 10⁴) в течение 24 часов, получил заметное усиление роста вегетативных органов и усиление плодоношения у опытных растений. Тиманн и Лэн (Thimann and Lane 1938), ставившие аналогичные опыты с овсом и пшеницей, наблюдали те же явления, при чем они объясняют их усиленным развитием корневой системы под влиянием обработки прорастающих семян гетероауксином. Увеличение массы корней у редиски и сахарной свеклы после гормонизации семян этих растений растворами гетероауксина констатировали Амлонг и Наундорф (Amlong und Naundorf 1937).

Интересные результаты были получены Стайром и Дю Баем (Stier and Du Buy 1938) в опытах с помидорами. Семена этого растения перед посевом в течение некоторого времени встряхивались с определенным количеством талькового порошка, зара-

нее пропитанного спиртовым раствором того или иного активного вещества (гетероауксин, нафтил-уксусная, индолил-масляная и фенил-уксусная кислоты) и затем высушенного. Покрытые тальковой пылью семена проращивались во влажном песке. Перед высадкой в грунт корни проростков на 2 секунды погружались в слабые растворы одного из названных выше веществ. Растения, обработанные таким способом, при некоторых из испытанных концентраций обнаруживали значительно более раннее (по сравнению с контролем) цветение и давали больший урожай плодов.

Заслуживают упоминания также опыты Шибуйа (Shibuya 1938) с семенами *Arachis*, не закончившими процесса дозревания и поэтому не способными прорасти (*dormant seeds*). Оказалось, что если, удаливши кожуру семени, слегка поцарапать поверхность зародышевого корня и покрыть поврежденную поверхность ланолиновой пастой с гетероауксином (0,1 г гетероауксина на 1 г ланолина), то такие семена прорастают значительно раньше контрольных, неповрежденных, а также пораненных, но покрытых ланолиновой пастой без гетероауксина.

Известную аналогию этим данным Шибуйа представляют результаты опытов Вегиса (Vegis 1937), исследовавшего влияние растворов гетероауксина на прорастание зимующих почек чечки (*Stratiotes aloides*), находящихся в состоянии покоя. Автор нашел, что погружение этих почек в слабые растворы β индолил-уксусной кислоты (от 0,04% до 0,00004%) вызывает преждевременное их развитие.

Амлонг и Наундорф (1938) сообщают об успешных опытах ранней выгонки сирени при помощи ежедневного смачивания ее почек в течение недели раствором гетероауксина, а также путем смазывания их ланолиновой пастой с ростовым веществом.

Таким образом, можно считать установленным, что в ряде случаев гетероауксин стимулирует развитие семян и почек, находящихся в состоянии естественного покоя.

В связи с этим возникает вопрос, не играют ли какой-либо роли фитогормоны и, в частности, ауксин в тех естественных процессах перехода от покоя к деятельности, которые мы ежегодно наблюдаем у растений наших широт с наступлением теплого времени года. Мы имеем в виду пробуждение и распускание почек деревьев и кустарников после зимнего покоя, начало деятельности камбия и другие аналогичные явления.

Иост еще в 1893 г. установил, что листья, в особенности растущие, стимулируют деятельность камбия (даже при отсутствии света) и что это влияние их распространяется по стеблю только в базипетальном направлении. Таким образом, импульс к делениям, к росту и к образованию новых элементов луба и древесины клетки камбия получают из выше лежащих почек, когда эти последние начинают развиваться в облиственные побеги. Костер (Coster 1927), исследуя рост тропических деревьев,

пришел к выводу, что молодые развивающиеся почки и листья выделяют гормоны, активирующие камбий. Этим объясняется, что весной начало деятельности этой ткани в ветвях деревьев и кустарников совпадает с моментом распускания почек или непосредственно следует за ним.

Первое экспериментальное доказательство того, что «камбиальный импульс» сводится к олигодинамическому действию какого-то вещества, способного путем диффузии проникать из одной части растения в другую, было дано Сноу в 1933 г. Сноу выращивал рядом в одном и том же горшке проростки гороха и подсолнечника. Когда они достигали достаточных размеров, одно из закончивших свой рост междуузлий гороха расщеплялось вдоль в плоскости прикрепления листьев. Затем с помощью поперечного надреза одна из половинок этого междуузлия отделялась от нижней части стебля, но сохраняла свою связь с верхней. Проросток подсолнечника, имевший к этому времени вполне выросшие семядоли и одну пару молодых листьев, декапитировался; котиленолярные почки удалялись. Гипокотиль его в участке, расположенном несколько ниже, чем расщеп в стебле гороха, также расщеплялся вдоль, и половинка, ближайшая к проростку гороха, поперечным надрезом отделялась вверху от стебля. Затем свободные половинки обоих стеблей обмывались, прикладывались одна к другой поверхностями продольного разреза на протяжении 2—5 мм и бинтовались. Свободная поверхность разрезов обмазывалась вазелином (рис. 72). Контрольные проростки гороха подвергались всем тем же операциям, но не привязывались к другим растениям. Спустя 22—24 дня отщепленная половинка гипокотыля подсолнечника в зоне контакта и несколько ниже ее исследовалась на серии поперечных разрезов. Между сосудистыми пучками и внутри пучков было обнаружено несколько слоев камбиальных клеток, образовавших (в пучках) некоторое количество вторичной древесины. В контрольных растениях ни в одном случае не было найдено ни камбия, ни вторичной древесины. При этом выяснилось, что между тканями гороха и подсолнечника почти на всем протяжении контакта находилась прослойка побуревших остатков перерезанных клеток.

Аналогичный результат был получен Сноу в опыте с *Vicia Faba*. Два рядом стоящие проростка этого растения оперировались так же, как в предыдущем опыте, но в месте контакта прикладывалась полоска тонкого муслина. Оказалось, что «камбиальный стимул» передается и через это препятствие.

Несколько позже Сноу (1935) удалось показать, что раствор кристаллического ауксина ($2:10^6$), если его вводить в декапитированный эпикотиль подсолнечника, вызывает заложение деятельного камбия как в пучках, так и между ними, в сердцевинных лучах. Рис. 73 иллюстрирует постановку этого опыта. На верхушку декапитированного стебля надевалась стеклянная

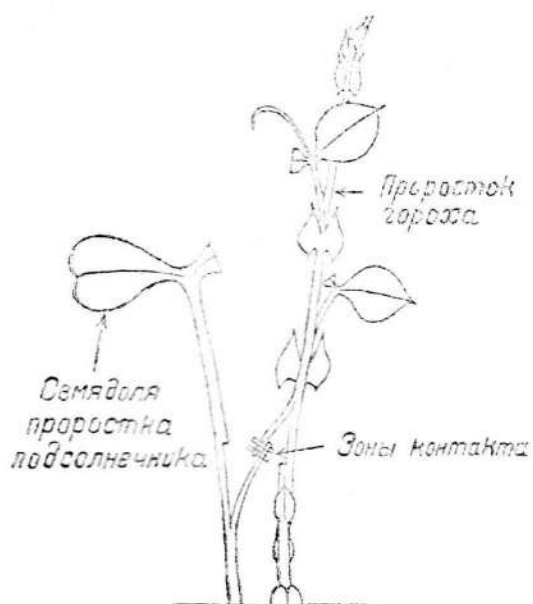


Рис. 72. Передача «камбиального стимула» из стебля гороха в стебель подсолнечника. По Сноу.

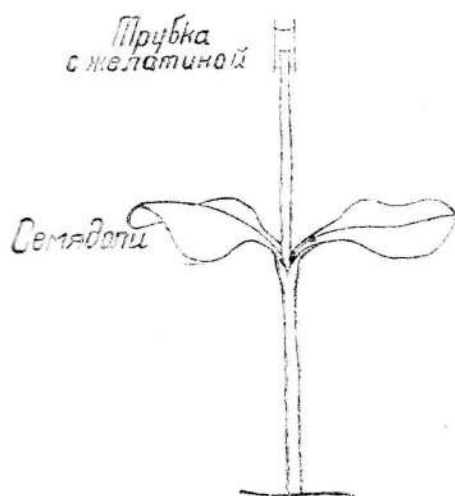


Рис. 73. Опыт Сноу с введением ростового гормона в декапитуированный проросток подсолнечника.

трубка, содержащая желатину с раствором ауксина, к которой в качестве антисептика был прибавлен тимол (1:10⁵). Через каждые три дня желатина заменялась свежей, того же состава. Контролем служили точно такие же растения, с трубками, в которых находилась желатина с тимолом, но без ауксина. Через 16 дней стебли были подвергнуты анатомическому исследованию. На рис. 74 и 75 наглядно показана разница между опытными и контрольными растениями.

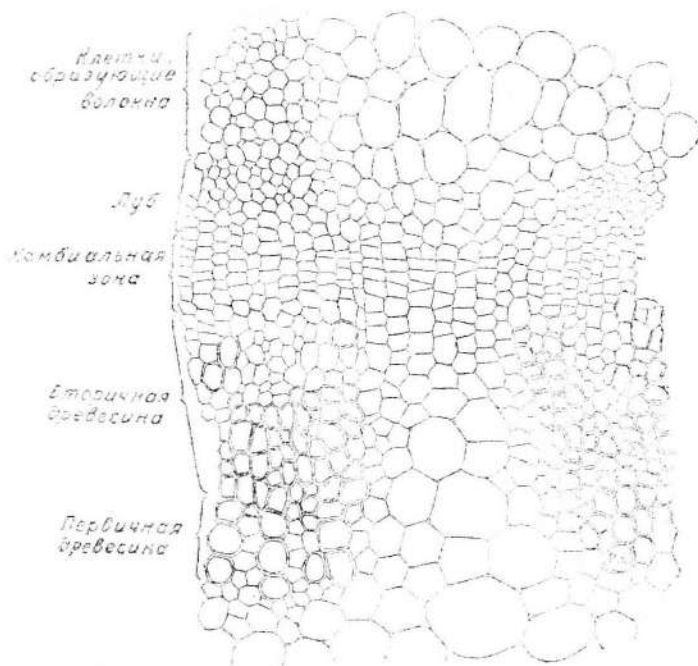


Рис. 74. Поперечный разрез через стебель опытного (декапитированного) растения, получавшего ростовой гормон, на расстоянии 2 мм от поверхности среза, в зоне, покрытой желатиной с ауксином-а. По Сноу.

Рис. 74 относится к участку эпикотили, находившемуся внутри трубки с желатиной, но следует заметить, что действие ауксина можно было проследить и на довольно значительное расстояние вниз по стеблю — на 20—30 мм, где также имелись делящиеся клетки в зоне камбия в пучках и между ними. В коре и сердцевине ни в одном случае не наблюдалось деления клеток. Такой же эффект был получен при замене ауксина гетероауксином (1:10⁶).

Эти опыты Сноу замечательны тем, что в них впервые удалось вызвать заложение и деятельность камбия под влиянием физиологически-нормальных концентраций ауксина и при том как раз в тех частях стебля, которые и в неповрежденных растениях дают начало вторичной меристеме, образующей луб и

древесину. В самом деле, как показывают произведенные Сноу вычисления, количество ауксина, поступавшее в декапитированный стебель подсолнечника в его опытах, было приблизительно такого же порядка, как то, которое, по данным Тиманна и Скуга (1934), выделяется верхушечной почкой и молодыми растущими листьями у проростков *Vicia Faba*. Таким образом, эти опыты делают весьма вероятным предположение, что заложение камбия и начало его деятельности, по крайней мере, у однолетних расте-

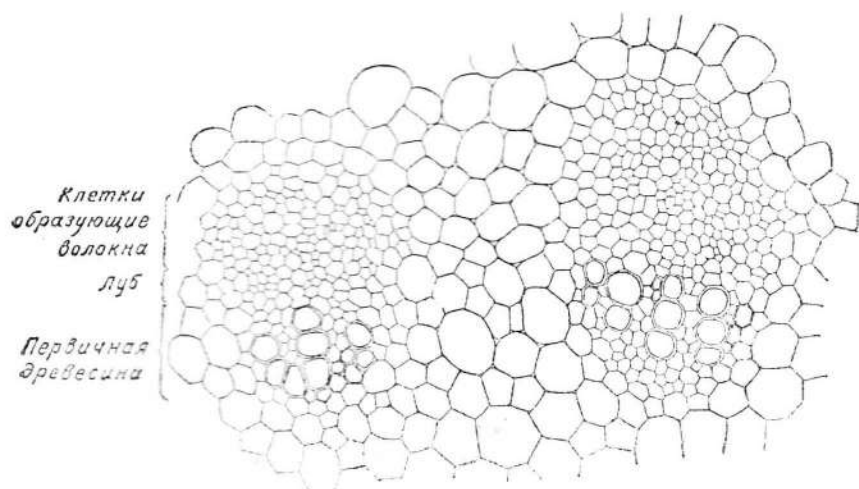


Рис. 75. Поперечный разрез через стебель контрольного декапитированного растения, не получавшего ауксина, на расстоянии около 15 мм от верхушки. По Сноу.

ний, обуславливаются поступлением в стебель, достигший определенной стадии развития, ростового вещества из выше лежащих органов, продуцирующих ауксин. В этих опытах отчетливо выступает также значение внутреннего состояния клеток, предопределяющего характер их реакции на действие ростового вещества: клетки делятся только в определенной зоне. Очевидно, только эти клетки располагают всей суммой внутренних факторов, необходимых для осуществления биохимических процессов, связанных с делением и последующей дифференцировкой.

Опыты Сноу, повторенные затем другими исследователями на иных объектах (см., например, работу Рэма [Rehm 1936] с *Impatiens*), делали весьма вероятным предположение, что и у многолетних растений ежегодное возобновление деятельности камбия весной связано с выделением ростового гормона из развивающихся почек. В самом деле, Чайя (Czaja) еще в 1934 г. установил, что почки различных древесных пород в период их распускания выделяют значительное количество ростового вещества, которое

легко может быть обнаружено, если срезанные почки поместить основаниями на агар. Эти данные были подтверждены Циммерманном (W. Zimmermann 1936). Особенно обильное выделение ауксина наблюдалось у конского каштана.

Гувентак (Gouwentak 1936) и Сёдинг (1936) одновременно сделали попытку вызвать деятельность камбия в ветвях деревьев, находящихся в состоянии зимнего покоя. Гувентак пользовалась для этой цели как вытяжками из развивающихся почек, приготовленными путем экстрагирования их хлороформом, так и гетероауксином, который применялся в виде ланолиновой пасты, наносимой на поверхность среза декапитированных ветвей. Объектами опытов служили липа (*Tilia vulgaris* и *T. platyphyllos*) и ясень (*Fraxinus ornus*). У липы опыты с гетероауксином, длившиеся от 6 до 11 дней, дали такие результаты: клетки камбия начали расти и делиться; вновь образовавшийся слой, толщиной около 100 μ , состоял из нескольких рядов недифференцированных клеток, внешне сходных с камбиальными и, так же как эти последние, расположенных правильными рядами; на расстоянии 1 мм от поверхности среза можно было наблюдать в этом слое начало образования сердцевинных лучей и тонкостенных, слабо одеревеневших сосудов. У ясеня, с которым было поставлено большое число более продолжительных опытов, под влиянием гетероауксина (доза 35 γ) непосредственно под поверхностью среза образовалась древесина типа раневой, состоящая из сосудов, которые напоминали весенние; несколько ниже можно было наблюдать образование и вполне типичной весенней древесины. При более слабых дозах (10 γ) нормальная древесина отлагалась уже на расстоянии 2 мм от поверхности среза. Экстракты из почек, наоборот, вызывали образование только осенней древесины, с узкими трахеидоподобными элементами. Из этих опытов Гувентак заключает, что ростовый гормон, если он поступает в камбий в концентрациях, соответствующих естественным, вызывает как рост и деление камбиальных клеток, так и дифференцировку вновь образовавшихся элементов — в соответствии с их наследственными данными и «предрасположением» (Stimmung).

Сёдинг, экспериментировавший с ивой, тополем, ольхой, гледичией и другими породами, пользовался другим приемом: он делал на ветвях кольцевые вырезки в коре, до самой древесины, затем надрезал кору ниже вырезки в продольном направлении на протяжении 2—3 см и, приподняв один край надреза, вводил в промежуток между корой и древесиной немного гетероауксина (в кристаллах). Камбий вскоре начинал делиться, и ветви заметно утолщались в участке, расположенном ниже кольцевой вырезки. Эти утолщения состояли из беспорядочно разросшихся паренхимных клеток, и в них трудно было различить друг от друга луб, камбий и древесину. В общем, эти образования напоминали по строению раневую древесину или каллус.

Отложение нормальной древесины в опытах Сёдинга не было, что, по видимому, объясняется чрезмерно высокой концентрацией гетероауксина, вызывавшей явления патологического характера.

Эвери, Буркгольдер и Крейтон (Avery, Burkholder and Creighton 1937) исследовали содержание ростового гормона в покоящихся и распускающихся почках, а также в образовавшихся из них побегах на различных стадиях их развития и на различных

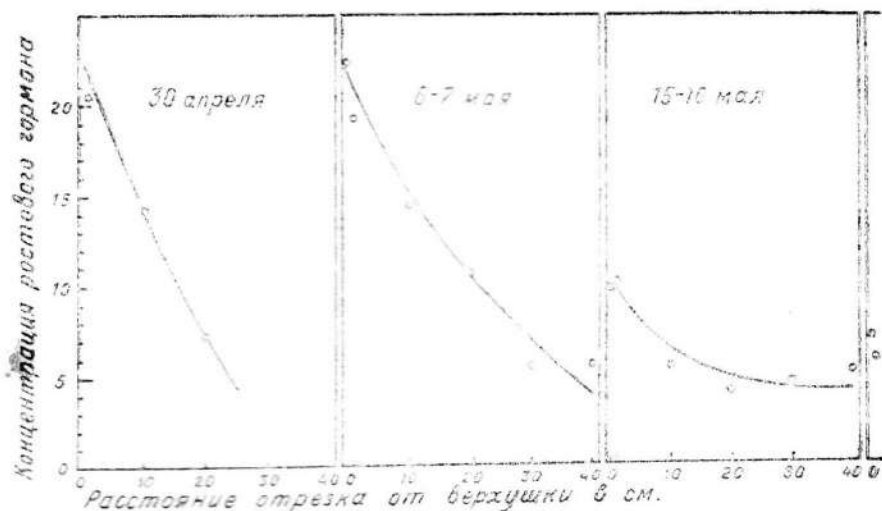


Рис. 76. Относительное содержание ростового гормона в почках, облиственных побегах и отрезках ветвей конского каштана на различных расстояниях от верхушки. Данные для 30 апреля представляют собой средние величины из четырех определений, для 6—7 мая—из трех, для 15—16 мая—из двух. Обозначение „О“ на оси абсцисс в крайнем слева графике (30 апреля) относится к распускающейся верхушечной почке, в двух других — к целому побегу текущего года. Сравнить с рис. 77, изображающим состояние камбия в те же даты на соответствующих расстояниях от верхушки.

расстояниях от верхушки в течение всего вегетационного периода. Авторы переводили ауксин, выделяемый через поверхности срезов этими частями растений, в агаровые пластинки определенных размеров, в которых потом определяли содержание ростового вещества обычным методом, при помощи декапитированных колеоптилей овса. Мерию количества выделенного гормона служил угол отклонения верхушки колеоптиля от прямой, проходящей через его основание. Исследование проведено на двух растениях — конском каштане и яблоне. В согласии с данными прежних исследователей авторы установили, что покоящиеся почки совсем не выделяют ростового вещества, но что оно выделяется в заметных количествах, начиная с момента их набухания. Наибольшее количество гормона выделяется перед наступлением периода наиболее интенсивного развития побегов

текущего года. В дальнейшем концентрация ростового вещества постепенно падает, и вместе с ней уменьшается скорость роста соответствующих частей растения.

Параллельно с этими определениями исследовалось состояние камбия сначала непосредственно под верхушечной почкой и на различных расстояниях от нее, затем по всей длине побегов текущего и прошлого года. Оказалось, что деятельность

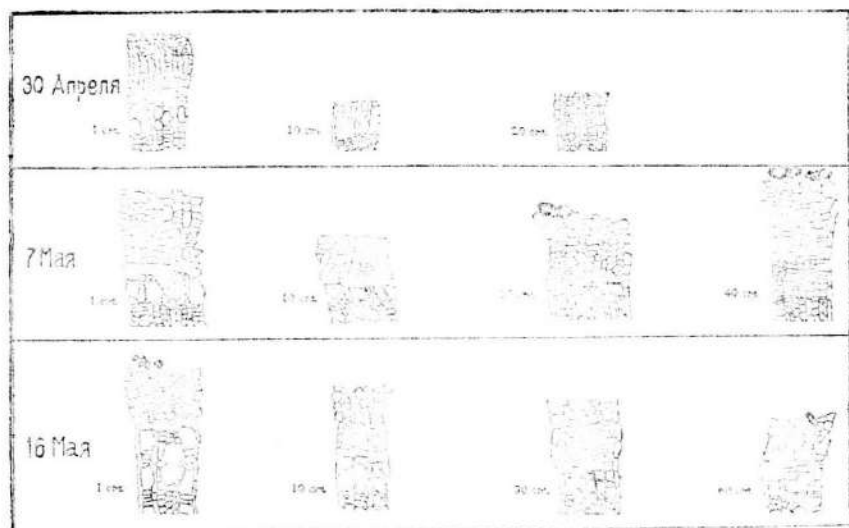


Рис. 77. Поперечные разрезы небольших участков стеблей конского каштана на различных расстояниях от верхушечной почки или от нового побега. Ксилема прошлого года отмечена черным цветом. Двойными линиями изображены оболочки клеток ксилемы текущего года. Вновь образовавшаяся ксилема, возникшая за счет деятельности камбия в текущем году, на рисунках, относящихся к 30 апреля, видна только в непосредственной близости (1 см) от конечной почки; позже она наблюдается на все более значительных расстояниях вниз по стеблю. Сравнить с рис. 76, представляющим концентрацию гормона на различных уровнях.

камбия начинается раньше всего непосредственно возле верхушечной почки. Отсюда это явление постепенно распространяется в базипетальном направлении на более старые части стебля — в полном соответствии с нарастанием концентрации ростового вещества в этих частях.

Приводим несколько рисунков, наглядно воспроизводящих данные опытов Эвери, Буркгольдера и Крейтон (см. рис. 76, 77, 78). Авторы заключают из этих данных, что ростовой гормон, по всей вероятности, является «камбиальным стимулятором», оставляя в то же время открытым вопрос о возможном участии в пробуждении и регулировании деятельности камбия каких-либо других специфических веществ.

Сёдинг (1937) исследовал проблему связи между деятельностью камбия и образованием и распространением ростового вещества в деревьях, пользуясь, в основном, той же методикой, какую применяли Эвери, Буркгольдер и Крейтон. В отличие от них, он сравнивал также содержание ростового вещества в камбии и в прилегающих к нему участках молодой древесины и луба.

Для этой цели он переводил в агар ростовое вещество не из целых отрезков, а из кашицы, состоявшей только из соскоб-

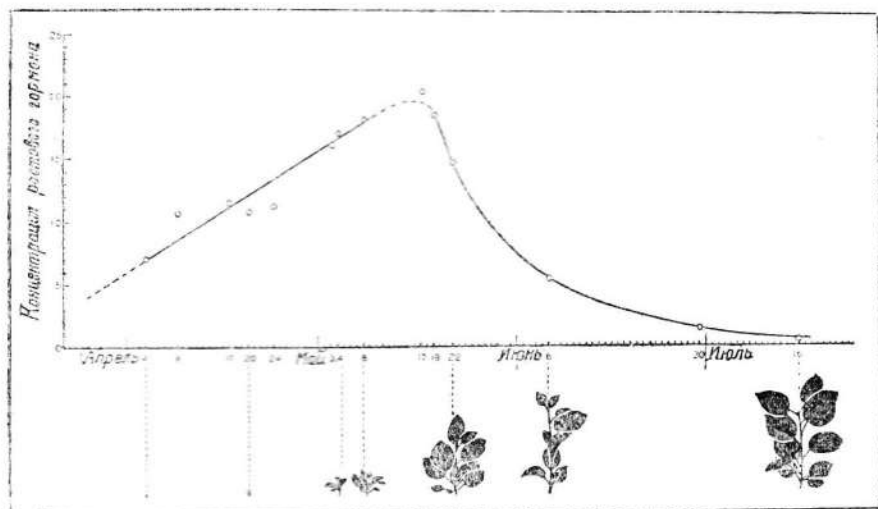


Рис. 78. Относительное содержание ростового гормона в почках и новых побегах яблони от 4 апреля до 16 июля. Концентрация гормона выражена в градусах угла отклонения верхушки колесоптилы от прямой линии, проведенной через его основание. Рисунки под графиком приблизительно изображают степень развития почек и побегов в указанные даты.

ленных элементов камбия или из проводящих тканей — луба и древесины. Объектами его исследования были, главным образом, конский каштан, клен и осина. Так же как и названные американские авторы, Сёдинг приходит к выводу, что ростовое вещество является естественным регулятором деятельности камбия. Импульс, возбуждающий эту деятельность весной, исходит из набухающих и распускающихся почек, которые посылают к основанию стебля ток ростового вещества. Молодые листья, цветы, а иногда и плоды, выделяя ауксин, поддерживают этот ток в дальнейшем. Ростовый гормон движется вниз только по камбию: в молодых проводящих тканях (луб и древесина) его не удается обнаружить. Однако, по мнению Сёдинга, деятельный камбий способен и самостоятельно образовывать ростовое вещество. Таким образом, ростовый гормон, выделяемый распускающимися

почками, дает только как бы толчок к образованию ауксина в ближайших к ним участках камбиальной ткани, а эти участки, начиная расти, в свою очередь, немедленно становятся очагами «камбиального стимула», который передается все дальше вниз, постепенно распространяясь на все органы растения, включая и корни. С ослаблением деятельности камбия, содержание в нем ростового гормона падает, и зимой его совсем не удается там обнаружить. Замечательно также, что по данным Сёдинга (относящимся к *Ailanthus glandulosa*) камбий молодых деревьев богаче ростовым веществом, чем камбий более старых.

Таковы, в самых кратких чертах, главнейшие выводы, которые можно сделать из работ, имеющих отношение к вопросу о значении ростового вещества для деятельности камбия у деревьев. Как мы видим, они дают довольно ясную картину тесной зависимости между двумя группами явлений: образованием и передвижением ауксина, с одной стороны, и новообразованием вторичных элементов луба и древесины,— с другой. Таким образом, вместе с Сёдингом мы можем считать весьма вероятным, что ауксин, образуемый развивающимися почками, молодыми листьями и другими органами растений, является «естественным регулятором деятельности камбия». Однако, все то, что мы знаем о значении для роста и деления клеток различных «дополнительных веществ» (см. гл. 4), приводит нас к выводу, что ауксин является только одним из факторов, необходимых для нормального функционирования вторичной образовательной ткани. Повидимому, здесь так же, как и в первичной меристеме вегетационных верхушек, процессы роста и деления клеток образовательной ткани и дифференцировки элементов постоянных тканей могут нормально протекать только при наличии целого комплекса фитогормонов. И только в силу исторических причин изучение этого комплекса началось с так наз. «ростового вещества», или ауксина. Дело будущих исследований выяснить, какую роль играют в деятельности камбия другие вещества из той же группы.

ФИТОГОРМОНЫ И ВНУТРЕННИЕ ФАКТОРЫ ЦВЕТЕНИЯ

I

В онтогенезе высших растений исключительный интерес с точки зрения физиологии развития представляет переход от вегетативного роста к образованию органов половой репродукции — цветов. Этот процесс сопровождается ярко выраженным метаморфозом частей побега, превращающегося в цветок; ему сопутствуют и глубокие изменения цитологического характера, связанные с возникновением и развитием нового полового поколения, или гаметофита. Ни одна другая стадия во всем цикле развития цветкового растения не дает нам картины таких резких скачкообразных изменений, которые не только охватывают весь видоизменяющийся в целях размножения побег, но кладут отпечаток и на все другие органы, на всю физиологию зацветающего растения; они вызывают ряд существенных отклонений в основных его функциях, радикальную «перестройку» всего растительного организма.

Представляя большой теоретический интерес для физиолога, все эти изменения в то же время, естественно, привлекают к себе серьезное внимание и практиков-растениеводов. Идея управления процессом цветения, а следовательно, и плодоношения культурных растений с давних пор занимала умы лучших представителей этой отрасли знания. В этом отношении многого удалось уже достигнуть в цветоводстве, садоводстве, виноградарстве. Однако, все эти достижения — результат многовековой кропотливой работы целого ряда поколений — в огромном большинстве случаев покоятся на случайных наблюдениях, на слепой эмпирии, а не на точном знании и понимании процессов, совершающихся в растении во время цветения и в предшествующий ему период. Отсутствие достаточно обоснованных теоретических предпосылок в этой работе, естественно, сказывалось на ее темпах и на ее успешности. До последнего времени мы не располагали сколько-нибудь надежными рациональными методами управления явлениями, связанными с цветением и плодоношением растений. Только лет 15 — 20 назад впервые начали наме-

чаться пути к овладению этой стороной жизни растительного организма. Исходными точками этих новых путей были три открытия, которые уже оказали большое влияние — и в дальнейшем, несомненно, окажут еще большее — на направление, содержание и выводы исследований по физиологии развития высших растений. Мы имеем в виду открытие фитогормонов, фотопериодизма и яровизации. Каждое из них дало толчок к появлению целого ряда работ, число которых в настоящее время достигает в общей сложности уже нескольких тысяч. Каждое из них вызвало к жизни новое течение в науке о росте и развитии растений. Вначале почти совершенно независимые друг от друга, соприкасавшиеся только в отдельных точках, эти течения на наших глазах постепенно сближаются и сливаются в широкий и мощный поток, который охватывает все новые и новые группы фактов, относящихся к онтогенезу высших растений. Быстрое расширение фактических знаний вскоре дало возможность перейти и к попыткам теоретических обобщений, которых до сих пор не хватало в этой области. Учение о стадийности развития, разработанное акад. Лысенко, указания на возможное участие фитогормонов в явлениях онтогенеза — таковы первые шаги теоретической мысли в физиологии развития растительного организма за последнее десятилетие. Эти идеи, естественно, наложили свой отпечаток и на все современные исследования, посвященные вопросу о причинах перехода растения из вегетативной фазы развития в репродуктивную.

Особенность этих исследований, в отличие от более старых работ Клебса и других пионеров физиологии развития растений, заключается в том, что они выдвигают на первый план вопрос о внутренних факторах онтогенеза, тогда как раньше главное внимание уделялось тем изменениям в этом процессе, которые непосредственно связаны с воздействием на развивающийся растительный организм различных внешних условий. В настоящей главе мы предполагаем дать краткий критический обзор новейших исследований о внутренних факторах цветения и плодобразования.

II

Замечательное явление фотопериодизма, открытое Гарнером и Аллардом в 1920 г. и заключающееся в том, что одни растения зацветают только на долгом дне, а другие — только на коротком, до последнего времени в физиологическом отношении оставалось полнейшей загадкой. Другими словами, мы ничего не знали о том, каким образом определенный фотопериод, т. е. то или иное чередование света и темноты в течение суток, в одних случаях ускоряет зацветание, в других, наоборот, тормозит этот процесс, удерживая растение неопределенно долгое время в фазе вегетативного роста. Первое указание на то, в каком направлении следует искать физиологического объяснения этих

загадочных фактов, мы получили всего года три назад, главным образом благодаря исследованиям трех советских ученых — Б. С. Мошкова, Г. М. Псарева и М. Х. Чайлахяна. Одновременно и, повидимому, независимо один от другого все они пришли к выводу, что органом, который воспринимает «фотопериодический стимул», являющиеся зеленые листья растения, что именно в листьях под влиянием смены дня и ночи определенной продолжительности разыгрываются какие-то физиологические процессы, действие которых затем распространяется и на вегетационные верхушки, направляя их либо в сторону дальнейшего вегетативного роста, либо в сторону заложения и развития органов плодоношения. Мошков и Чайлахян сделали, кроме того, еще один шаг вперед, приведя ряд доводов в пользу того, что передача фотопериодического стимула по растению связана с передвижением из листьев к точкам роста каких-то веществ. Оба они сходятся в предположении, что эти вещества (или вещество) имеют характер гормонов, и считают даже возможным говорить о «гормоне цветения», которому Чайлахян дал название «флоригена»¹⁾. Таким образом, эти исследователи возвращаются к старому представлению Ю. Сакса об «органообразующих веществах». К такому же выводу склоняются Кайпер и Вирсум (1936), Мельхерс (1937), Любименко и Буслова (1937) и некоторые другие авторы²⁾.

Особенно горячим и убежденным сторонником идеи цветообразующего гормона является Чайлахян, недавно опубликовавший книгу под заглавием «Гормональная теория развития растений» (1937). Эта работа представляет, несомненно, заметное явление в современной литературе по физиологии развития растений; вопросы, затронутые в ней, имеют большое теоретическое и практическое значение, но в то же время они далеко не

¹⁾ Название, предложенное Чайлахяном, нельзя признать удачным как потому, что оно представляет собой сочетание латинского корня с греческим, так и потому, что в силу привычных ассоциаций («дерматоген», «феллоген») оно вызывает представление скорее о ткани, чем о веществе. Было бы лучше остановиться на термине «антезин» — от греческого слова ἀνθίζω — цветение — или хотя бы воспользоваться уже существующим термином «антоген», предложенным Б. Немцем (1934) для обозначения Саксовской «цветообразующей субстанции».

²⁾ Вопрос о приоритете, вызвавший полемику между Чайлахяном и Мошковым, должен быть, по нашему мнению, решен в том смысле, что оба эти автора в равной мере способствовали своими опытами с хризантемой установлению того факта, что листья являются органом, воспринимающим фотопериодический стимул. Однако, Мошков раньше начал опыты с этим растением и первый указал на значение листьев в фотопериодизме. Псарев пришел к тем же выводам, работая с соей.

Предположение, что «цветообразующие вещества» у растений, по всей вероятности, имеют гормональную природу, насколько можно судить по печатным источникам, было высказано Мошковым и Чайлахяном в одно и то же время (1936). Независимо от них и одновременно оно было выдвинуто голландскими исследователями Кайпер и Вирсум (Kuijper and Wiersum 1936).

всегда освещаются здесь с достаточной объективностью и беспристрастием. С одной стороны, автор, увлеченный своей основной идеей, часто делает слишком поспешные заключения, довольствуясь доводами, которые при более внимательном и объективном отношении к данным опыта оказываются совсем неубедительными. С другой стороны, он иногда проходит мимо таких фактов, которые заслуживают более серьезного внимания, но плохо мирятся с его основными выводами.

Следует прежде всего отметить, что заглавие книги Чайлахяна возбуждает у читателя слишком большие надежды, не оправдываемые ее содержанием. Мы знаем, особенно после исследований акад. Лысенко, что каждое цветковое растение в процессе онтогенеза проходит целый ряд стадий, последовательно и закономерно сменяющих одна другую. Теория развития растений, на какую бы основную идею она ни опиралась, должна, конечно, охватить все эти отдельные звенья онтогенеза, должна дать нам полную картину развития растительного организма, начиная от оплодотворения и кончая образованием новых семян с готовыми к оплодотворению яйцеклетками. Ничего подобного такой теории в работе Чайлахяна мы не находим: она представляет собой только попытку осветить с точки зрения гипотезы цветообразующего гормона одну из последних фаз в онтогенетическом развитии высшего растения — переход его от вегетативного роста к образованию органов полового размножения.

Чтобы выяснить, в какой мере обосновано предположение, что этот переход обуславливается действием на вегетационные верхушки особого цветообразующего вещества, имеющего характер гормона, нам необходимо вкратце познакомиться с фактической стороной соответствующих исследований. Остановимся сначала на работе Чайлахяна.

Большинство своих опытов этот автор ставил с растениями короткого дня — хризантемой, периллой, просом. Эти опыты прежде всего подтвердили вывод, сделанный уже раньше Гарнером и Аллардом (Garner and Allard), Ноттом (Knott), Разумовым и др. о локализации фотопериодической реакции в тех ветвях растения, которые подвергались действию короткого (или длинного) дня: из одной ветви в другую полученный импульс не передавался¹⁾.

Чтобы выяснить, какая именно часть побега воспринимает

¹⁾ Этот вывод не следует, однако, обобщать. Гэмнер и Боннер (Hamner and Bonner 1938) недавно показали, что у *Xanthium pennsylvanicum* (растения короткого дня) фотопериодический стимул свободно передается из одной ветви в другую. Очевидно, различные растения в этом отношении ведут себя неодинаково, что может быть поставлено в связь с большей или меньшей продукцией веществ, обуславливающих цветение, с неодинаковой легкостью распространения их по тканям у разных растений, с наличием более или менее активных веществ-антагонистов и с рядом других факторов.

действие фотопериода,—листья или точки роста.—Чайлахян подвергал эти органы отдельно действию короткого и длинного дня. Схематический рис. 79 дает понятие о методике этих опытов и о полученных результатах.

Здесь изображены четыре растения хризантемы, декапитированные за некоторое время до начала опыта. Из образовавшихся в верхней части стебля боковых побегов на каждом растении оставлено по три. Листья, появившиеся на этих побегах, систе-

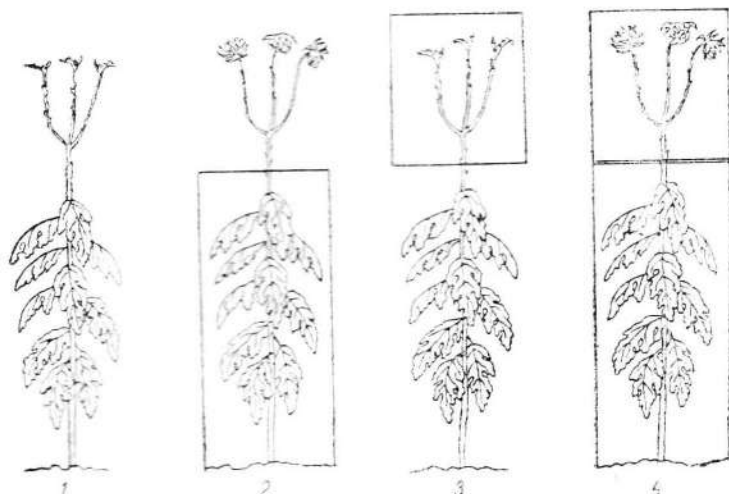


Рис. 79. Схема опытов Чайлахяна с хризантемой: 1 — растение целиком на долгом дне; 2 — листья внизу на коротком дне, побеги вверх (без листьев) на долгом дне; 3 — листья на долгом, побеги — на коротком дне; 4 — все растение на коротком дне.

матически удалялись в самом начале их развития в течение всего опыта. Было срезано также несколько верхних листьев на главном стебле. Таким образом, каждое растение было как бы разделено на две части: верхнюю, состоящую только из вегетационных верхушек с несколькими зачаточными листьями, которых нельзя было удалить, не повредив точки роста, и нижнюю, несущую крупные листья на общей (главной) оси, но не имеющую точек роста. Боковые побеги, появляющиеся здесь в пазухах листьев, удалялись по мере их появления.

Подготовленные таким образом растения были подвергнуты различному световому режиму: первое оставлено целиком на долгом дне; у второго нижняя часть (с листьями) подвергалась действию короткого дня, для чего она периодически затемнялась непроницаемым для света матерчатым футляром, а верхняя (точки роста) все время получала долгий день; у третьего растения действию короткого фотопериода, наоборот, подвергалась верхняя часть, тогда как нижняя находилась на длинном

дне; наконец, четвертое растение все целиком получало короткий день. Как видно из рисунка, зацвели только 2-ое и 4-ое растения; у двух других верхушки продолжали развиваться вегетативно.

Другой вариант этого опыта представлен на рис. 80. В этом случае были отобраны растения с начинающими развиваться прикорневыми (порослевыми) побегами, и у всех у них отрезаны верхушки, а также удалены боковые, пазушные побеги.

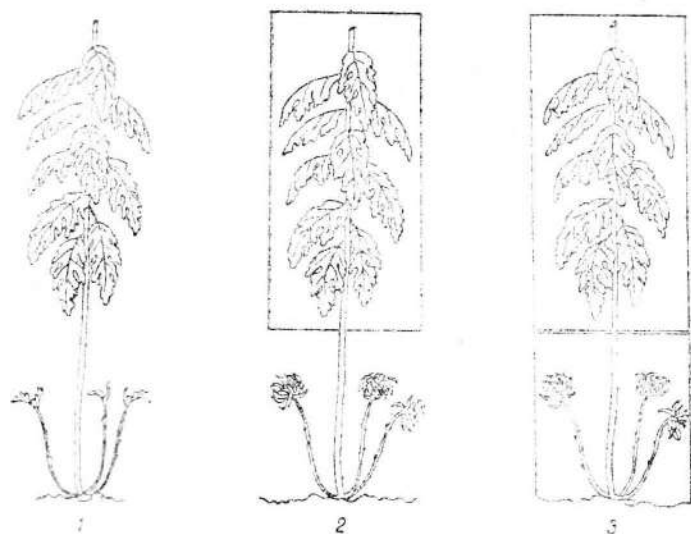


Рис. 80. Опыт Чайлахяна. Объяснение в тексте.

Затем одна группа этих растений (1) оставлена целиком на долгом дне, другая (3) — на коротком; у третьей группы (2) листья получали короткий день, а порослевые побеги — длинный. У растений двух последних групп, как показывает рисунок, порослевые побеги зацвели и притом одновременно. У растений первой группы они до конца опыта продолжали развиваться вегетативно.

Если у декапитированных растений хризантемы с прикорневыми побегами подвергнуть листья действию короткого дня, но на главном стебле в основной его части (ниже места прикрепления самых старых листьев) сделать в корне кольцевую вырезку, то прикорневые побеги не зацветают¹⁾.

¹⁾ Односторонняя вырезка в стебле, захватывающая более половины его толщины, как показали позднейшие опыты Чайлахяна с периллой (1938), не является препятствием для передачи фотопериодического стимула, при чем этот последний может распространяться на побеги, расположенные не только с неповрежденной стороны, но и с противоположной. Следовательно, фотопериодический стимул передается по тканям стебля как в продольном, так и в поперечном направлении.

Большой интерес представляют также опыты Чайлахяна с периллой (*Perilla pampkinensis*). Это растение на широте Москвы с ее длинными летними днями никогда не зацветает под открытым небом; но можно заставить его цвести, если подвергнуть в течение 3—4 недель действию 10-часового дня. Автор воспользовался этим объектом, чтобы выяснить, может ли фотопериодический стимул передаваться из листьев одного растения в вегетационные верхушки другого, если путем трасплантации (прививки) вызвать сращение тканей этих частей, взятых от двух различных экземпляров этого вида. Для этой цели он срезал верхушки у нескольких взрослых экземпляров периллы, находившихся все время на долгом дне, и затем прививал им (в расщеп) верхушки других таких же растений. Все листья с привитых верхушек, за исключением двух самых молодых у точки роста, удалялись.

Когда заканчивался процесс приживания трансплантированных верхушек, одна группа растений попрежнему получала долгий день, при чем у некоторых экземпляров этой группы пазушные побеги на подвое удалялись, у других — нет. И те, и другие продолжали развиваться вегетативно. У другой группы таких же растений подвой, несущий листья, подвергался действию 10-часового дня, тогда как привитая верхушка, как и раньше, оставалась на долгом дне. Здесь также пазушные побеги у одних экземпляров срезались, у других — нет. Зацвели и те, и другие, но у экземпляров, сохранивших боковые побеги, цвели только эти последние, тогда как привитая верхушка обнаруживала здесь только вегетативный рост. У экземпляров без пазушных побегов привой цвел и давал семена.

В другой серии опытов с периллой автор брал в качестве подвоев взрослые растения, находившиеся на коротком дне и уже начавшие цвести. У них срезались верхушки и удалялись все боковые побеги. Привоями служили верхушки других экземпляров, получавших с самого начала развития долгий день, и, следовательно, образовавших только вегетативные органы. У контрольных экземпляров и подвой, и привой брались от растений, находившихся все время на долгом дне.

После операции все растения, как опытные, так и контрольные, получали естественный долгий день; в конце сезона, когда дни становились короче, растения получали в ночные часы добавочное электрическое освещение.

В этих опытах верхушки, взятые с растений, находившихся предварительно на долгом дне, но привитые на стебли цветущих экземпляров, спустя некоторое время зацвели и дали зрелые семена. У контрольных растений никаких признаков цветения не наблюдалось.

Следует отметить, что при этих опытах на подвое в пазухах листьев возникали вследствие регенерации новые боковые побеги, которые в зависимости от предшествующего светового ре-

жима, имели либо вегетативный, либо репродуктивный характер. Все эти побеги по мере их появления срезались. На привитых верхушках с течением времени начинали развиваться листья. Эти листья у части растений также удалялись, у других экземпляров они были сохранены. Растения этой последней группы значительно отставали от первых по срокам образования соцветий и полного зацветания. Семена у них созревали лишь частично и не на всех побегах.

Опыты этой второй серии говорят о том, что фотопериодический стимул передается в привитую верхушку даже в том случае, если он был получен листьями подвоя до момента прививки, и что этот стимул продолжает оказывать свое физиологическое действие на точки роста привоя независимо от того, какой фотопериод они получают в течение дальнейшего своего развития. Однако, наличие на привитой верхушке молодых листьев, получающих с момента своего появления только долгий день, повидимому, до известной степени препятствует проявлению фотопериодической индукции со стороны более старых листьев, находящихся на стебле подвоя.

Позже (1938) Чайлахяном были описаны опыты с привитыми растениями периллы, у которых подвоем служили декапитированные растения, получавшие все время долгий день, а в качестве привоя были взяты верхушки с зацветающих экземпляров, находившихся около месяца на коротком дне. После прививки опытные растения помещались в условия долгого дня. Несмотря на это, уже через две недели подвой начали образовывать бутоны, затем зацвели и к концу опыта, через 2½ месяца после прививки, дали зрелые семена. Таким образом, фотопериодический стимул может передаваться как из подвоя в привой, так и в противоположном направлении.

Особенно интересны описанные в той же работе (1938) опыты с трансплантацией одних только листьев на вегетирующие (т. е. получавшие все время долгий день) растения периллы. У таких растений срезалась верхушка и удалялись все крупные листья. Затем к верхней части их стебля прививался в расщеп черенок, взятый с цветущего экземпляра периллы и состоявший из небольшого участка стебля с двумя супротивными вполне развитыми листьями. Контролем служили вегетирующие растения, которым точно так же были привиты листья с других, тоже вегетирующих экземпляров.

И у контрольных, и у опытных растений привитые листья хорошо прижились, и боковые побеги подвоя пошли в рост, но у первых они до конца опыта сохранили вегетативный характер, тогда как у вторых (опытных) рост их вскоре прекратился, они начали бутонизировать и цвести. Таким образом, заключает автор, при благоприятных условиях освещения, достаточно пары «цветочноспелых» листьев, чтобы вызвать метаморфоз целого растения, его цветение и плодоношение.

Чайлахян повторил также опыты Горшкова (1929) и Шкрёбтиенко (1932) с топинамбуром (*Helianthus tuberosus*) и подсолнечником (*Helianthus annuus*). Как известно, топинамбур — растение короткого дня и на широте Москвы в условиях полного летнего дня не зацветает. Однако, если вегетирующую верхушку топинамбура срезать и привить на декапитированный стебель подсолнечника в тот период, когда это последнее растение уже начало бутонизировать или цвести, то на привитой верхушке появляются цветы, которые при благоприятных условиях дают спелые семена. У всех названных авторов эти опыты увенчались полным успехом.

Заслуживают упоминания еще опыты Чайлахяна с чередующимся действием на периллу больших и малых фотопериодов. При этих опытах растения сначала в течение месяца получали короткий день. Незадолго до начала цветения у них срезали верхушки и удаляли все боковые побеги, на которых под действием короткого фотопериода также закладывались соцветия. Такие растения, лишенные всех плодовых побегов и состоявшие только из стебля с листьями, выставлялись на полный естественный, т. е. долгий день. Спустя короткое время в пазухах листьев появлялись почки, из которых развивались новые побеги. Эти последние вначале образовывали только цветы, но вскоре на них начинали появляться листья, сперва маленькие и неправильные по своей форме, а затем и более развитые, нормальные, с крупной зеленой пластинкой. Таким образом, плодовой побег к верхушке постепенно превращался в вегетативный. Если растения с такими «смешанными» боковыми побегами снова подвергались действию коротких фотопериодов, то молодые, нарастающие верхушки пазушных побегов начинали опять образовывать вместо листьев цветы.

Эти результаты подтверждают данные, полученные раньше Щегловой в опытах с *Perilla osymoides* и описанные Любименко (1933).

Перейдем к работам Мошкова. Опыты этого автора с хризантемой дали в основном те же результаты, какие были получены и Чайлахяном. Отметим только, что этому исследователю удалось ближе выяснить значение листьев различного возраста в восприятии фотопериодического стимула. Наиболее активными в этом отношении оказались средние 4—6 листьев. Самые молодые верхние, еще не вполне закончившие развитие, и самые нижние, уже заканчивающие свой жизненный цикл, значительно хуже воспринимали действие фотопериода. Автор ставит это в связь с неодинаковым состоянием хлорофилла в листьях различного возраста.

Интересны также опыты Мошкова, в которых на одном и том же растении хризантемы одни листья подвергались действию короткого фотопериода, а другие, чередующиеся с первыми, одновременно получали непрерывное освещение, при чем и тех,

и других было одинаковое количество. Такие растения бутонов не давали.

Однако, такой результат получался только при опытах с цельными, не декапитированными растениями. Сотрудник Мошкова Соколовский, работая с декапитированными растениями хризантемы, показал, что у них бутоны появляются (на боковых побегах) даже в том случае, если короткий день получает только один лист, а все остальные находятся на непрерывном освеще-

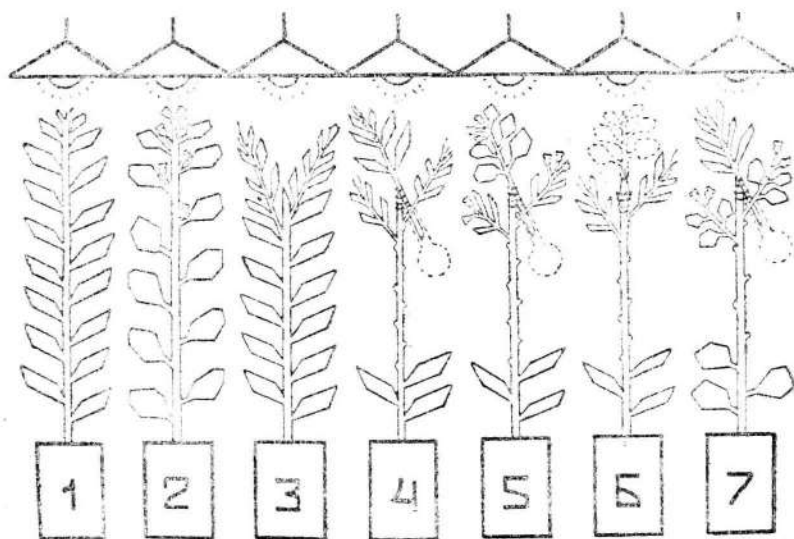


Рис. 81. Опыт Мошкова. 1—Мерилэнд Мамонт, 2—Самсун; 3—декапитированный Мерилэнд Мамонт; 4—подвой и привой—Мерилэнд Мамонт; 5—подвой—Мерилэнд Мамонт, привой—Самсун (26—30 см); 6—подвой—Мерилэнд Мамонт, привой Самсун (4—5 см); 7—Подвой Самсун, привой Мерилэнд Мамонт (25—30 см).

нии. Время появления бутонов, по данным Соколовского, зависит от числа листьев, получающих короткий фотопериод: растения зацветает тем раньше, чем большее число его листьев находится на коротком дне.

Необходимо упомянуть еще об опытах Мошкова с табаком, представляющих аналогию опытам Чайлахяна с периллой. Автор работал с двумя сортами табака. Из них один—Самсун—относится, как и большинство сортов вида *Nicotiana tabacum*, к растениям долгого дня; другой—Мерилэнд Мамонт—к растениям короткого дня. Поэтому первый в условиях непрерывного освещения даст цветы, второй—образует только вегетативные органы (см. рис. 81. 1, 2). Автор поставил своей задачей заставить и короткодневный табак, Мерилэнд Мамонт, цвести при непрерывном освещении. Для этой цели у растений этого сорта,

достигших высоты 50—70 см, срезались верхушки (длиною в 4—5 см), и к ним прививались («на косой срез, в приклад») верхушки, взятые с растений Самсуна, находившихся на полном дне и еще не начинавших закладывать бутоны. Эти верхушки имели в длину 25—30 см и прикладывались к подвою поверхностью среза, сделанного в нижней их трети. Место соединения плотно обматывалось раффией, а свободный нижний конец привитой верхушки погружался в колбу с водой, которая ежедневно менялась (см. рис. 81, 5). Контролем служили декапитированные растения обоих сортов табака, которым точно таким же способом прививались верхушки, взятые с растений Мерилэнд Мамонт (рис. 81, 4, 7). Кроме того, в опыт были введены также декапитированные стебли Мамонта, которым прививались в расщеп короткие (4—5 см длиной) верхушки Самсуна (рис. 81, 5). Во всех вариантах растения, примененные в качестве подвоя, вследствие удаления собственных вершин образовывали боковые побеги, которые и служили в дальнейшем главным объектом наблюдений. С главного стебля все листья, за исключением нескольких нижних, удалялись, чтобы избежать осложняющего действия их на развитие боковых побегов.

Как видно из рис. 81, 5, боковые побеги Мамонта на растениях, получивших в качестве привоя длинные верхушки Самсуна (25—30 см) образовали бутоны (через 2 месяца после прививки). Короткие привои (4—5 см) такого эффекта не вызвали (рис. 81, 6). Цветения не наблюдалось и у тех растений Мамонта, которым были привиты верхушки того же сорта.

Разницу в физиологическом действии коротких и длинных привоев автор объясняет тем, что первые в момент прививки имели еще только несколько молодых, не закончивших своего развития и, следовательно, мало активных листьев, тогда как вторые несли по 5—6 вполне развитых листьев. Привитые в расщеп короткие верхушки только через 35 дней достигали длины 25—30 см, и, очевидно, срок, оставшийся до конца опыта, был недостаточен, чтобы эти верхушки могли изменить направление развития боковых побегов подвоя — Мамонта — в сторону образования половых органов.

Кайпер и Вирсум в 1936 г. опубликовали результаты своих опытов с соей, совершенно аналогичных тем, которые были поставлены Мошковым с табаками и Чайлахяном с периллой. Часть растений выдерживалась в течение приблизительно 50 дней на коротком дне (9,5 часа), часть на естественном долгом (15—17 час.). Перед появлением цветов у «короткодневных» растений верхушки их срезались и прививались на стебли «длиннодневных», срезанные на высоте 3—5-го междоузлия. Привитая верхушка почти не росла после операции; листья ее желтели и часто опадали. В одном случае весь привой целиком опал через 27 дней. Подвой, наоборот, образовывали сильные боковые побеги, на которых спустя месяц и 24 дня после прививки

появились первые цветы. Интересно, что и на том растении, которое сбросило привитую верхушку, через 1,5 месяца после этого появился один цветок.

Мельхерсу (1937) удалось вызвать цветение подвоев двухлетней расы белены (*Nyoscyamus niger*) в первый год их развития, когда двухлетняя белена нормально не цветет,—под влиянием привитых цветущих стеблей того же растения, а также *Nyoscyamus albus*, *Petunia* и *Nicotiana tabacum*.

Позже (1939) этот автор описал другие опыты, в которых подвоем служил также укороченный стебель розетки двухлетней расы белены, а привоем — только отрезанный лист табака Мерилэнд Мамонт. И в этом случае наблюдалось заложение цветов на подвое. Замечательно, что достаточно было уже пятидневного контакта привоя с подвоем для того, чтобы перевести вегетационную верхушку стебля белены из фазы вегетативной дифференцировки в репродуктивную: если через 5 дней после прививки лист табака удаляли, то подвой все же зацветал.

На некоторых других интересных результатах этих опытов Мельхерса мы остановимся позже.

Таковы в самых кратких чертах главнейшие фактические данные, относящиеся к вопросу о передаче из одной части растения в другие того импульса, который связан с воздействием на растительный организм определенного фотопериода и является, повидимому, одним из существенных внутренних факторов, обуславливающих переход растения из вегетативной фазы развития в репродуктивную.

Какова природа этого импульса? Все названные до сих пор исследователи сходятся на том, что он должен иметь «материальную природу», т. е. что его возникновение и передача связаны с образованием и распространением по растению какого-то вещества (или нескольких веществ). Другими словами, те изменения в точках роста, которые приводят к заложению и развитию половых органов, по мысли этих авторов, происходят только при наличии и под влиянием определенных веществ, поступающих в точки роста из других частей растения,—в первую очередь, из зеленых ассимилирующих листьев.

Следует признать, что такое предположение лучше всего объясняет экспериментальные данные, описанные нами на предыдущих страницах. Если мы его примем, то из тех же данных следует, что вещества, вызывающие цветение, образуясь в листьях, перемещаются отсюда в ближайшие точки роста, где бы и на каком бы расстоянии от продуцирующих их листьев эти точки ни находились. Это перемещение, очевидно, может происходить как вверх, так и вниз по стеблю, при чем пути транспорта, повидимому, расположены в коре: древесина не принимает участия в передаче «цветообразующих веществ»; другими словами, в основном они движутся вместе с пластическими веществами, синтезируемыми в листьях. По Чайлахяну, однако,

отток «цветообразующих веществ» из листьев может происходить и не по сосудистым пучкам, а непосредственно по клеткам паренхимы.

Мошков (1937) указывает на возможность проникновения этих веществ из тканей привоя в подвой даже при отсутствии полного, охватывающего и проводящие ткани сращения между обоими компонентами. В его опытах с прививкой табака Самсун на Мамонт «срастание между подвоем и привоем было очень слабым. Достаточно было развязать раффью и слегка нажать на привой, чтобы он отделился от подвоя. При этом обнаруживалось, что привитые компоненты соединялись только самыми внешними тканями. Вся остальная площадь срезов была покрыта отмершими клетками». Однако, несмотря на такую, повидимому, слабую анатомическую связь, привой все же, несомненно, получал из подвоя значительное количество воды и минеральных солей. Как упоминалось в описании этих опытов, привой вначале снабжался водой из колбы, в которую был погружен его свободный нижний конец. Через 10 дней после прививки эти колбы снимались, и в дальнейшем привой мог развиваться только за счет той воды, которую он получал из тканей подвоя. Количество воды и минеральных солей, поступавшее в привой этим путем, было, очевидно, довольно велико, так как размеры привитой верхушки в течение опыта увеличивались более чем вдвое, и она зацветала. Это обстоятельство заставляет отнестись с осторожностью к утверждению Мошкова об отсутствии прочной анатомической связи между привитыми компонентами. Необходимо было бы подвергнуть этот вопрос более обстоятельному исследованию.

Далее, на основании изложенных нами данных, представляется весьма вероятным, что в листьях «цветообразующие вещества» не только образуются, но и накапливаются, при чем для перехода растения в репродуктивную фазу развития необходимо накопление определенного количества этих веществ: при недостатке их продолжается вегетативный рост. Абсолютное количество их, необходимое для того, чтобы растение получило импульс к заложению и развитию цветов, не может быть, однако, очень велико: за это говорят, в особенности, опыты Кайпер и Вирсум (1936) с соей, а также опыты Чайлахяна (1938) с прививкой отдельных листьев периллы, взятых с цветочноспелых экземпляров, на вегетирующие подвой того же растения.

Опыты Мошкова, Чайлахяна и Мельхерса с прививками, в которых привой и подвой принадлежали растениям различных сортов или даже разных видов и родов, позволяют заключить, что «цветообразующие вещества» не специфичны, т. е. имеют, повидимому, одинаковую природу у различных растений. Кроме того, из других опытов тех же авторов, а также из опытов Кайпер и Вирсум, следует, что эти вещества, по всей вероятности, сходны и у растений, неодинаковых по их отношению к

фотопериоду: длиннодневные растения могут зацвести на коротком дне под влиянием веществ, выработанных в листьях короткодневных, и наоборот. При обсуждении этого вопроса необходимо, однако, иметь в виду, что у растений один и тот же морфогенетический эффект может быть вызван самыми разнообразными веществами, как это показали, напр., исследования последних лет над корнеобразованием.

III

Возвратимся к вопросу, с которого мы начали наш обзор экспериментальных данных Чайлахяна, Мошкова и др.: чем можно обосновать представление о гормональной природе «цветообразующих веществ»? Как мы видели, источником, откуда эти вещества поступают в вегетационные верхушки, являются зеленые ассимилирующие листья. Однако, в листьях в процессе фотосинтеза образуются самые разнообразные органические соединения, играющие роль строительного, пластического материала, который также непрерывно транспортируется отсюда к вегетационным верхушкам. Невольно возникает вопрос, не принадлежат ли «цветообразующие вещества» к таким пластическим соединениям. Не представляют ли они собой просто комплекса каких-либо углеводов и азотистых соединений, которые при определенном их сочетании приобретают свойство стимулировать заложение и развитие цветочных почек?

В работе Чайлахяна (1937) мы находим только один факт, который мог бы быть использован как довод против правильности такого предположения. Надламывая основания листьев у хризантемы и вырезая из них в этом месте участок главной жилки в 2—3 мм длиной, автор все же наблюдал, что передвижение «цветообразующего вещества» из листовых пластинок в точки роста происходило «не менее энергично, чем в неповрежденных листьях». Следует, однако, иметь в виду, что, несмотря на полученные повреждения, листья этих растений до конца опыта, т. е. в течение почти 2 месяцев, оставались «живыми и свежими». Отсюда можно заключить, что их проводящая система функционировала более или менее нормально, а значит, и отток синтезируемых пластических веществ мог происходить с достаточной интенсивностью.

Однако, Любименко и Буслова (1937), ставившие аналогичные опыты с *Perilla acuminoides*, получили иные результаты. Они исследовали, как влияет укорочение естественного дня путем затемнения отдельных листьев на развитие пазушных побегов. Оказалось, что короткий фотопериод (7 часов в сутки) вызывает ускоренное зацветание этих побегов. Перерезка главной жилки у затемняемого листа совершенно уничтожала указанный эффект затемнения, что авторы и ставят в связь с прекращением оттока ассимилятов из листа с перерезанной жилкой.

Таким образом, упомянутые опыты Чайлахяна с надломанными листьями хризантемы не представляют еще убедительного доказательства гормональной природы гипотетического «цветообразующего вещества». Ведь само понятие гормона предполагает, что это — вещество, действующее в минимальных дозах. Следовательно, для выяснения природы «цветообразующего вещества», т. е. для решения вопроса, гормон это или не гормон, необходимо было бы поставить опыт так, чтобы преградить путь из листьев основной массе пластических веществ. В этом отношении более определенные выводы позволяют сделать упомянутые выше опыты Мельхерса с отрезанными листьями табака Мерилэнд Мамонт, привитыми на стебель двухлетней расы белены в первый год ее развития. В течение пятидневного контакта привоя с подвоем и при отсутствии заметного срастания между ними едва ли, конечно, могло иметь место передвижение сколько-нибудь значительного количества пластических веществ из привитого листа в ткани подвоя или в обратном направлении. Более вероятен обмен веществами типа гормонов, которые, как известно, легко распространяются по растительным органам и через разрезы — в количествах, достаточных для проявления их физиологического действия.

Еще более убедительными представляются нам некоторые эксперименты Мошкова. У хризантемы (растения короткого дня), находившейся все время в условиях непрерывного освещения и, следовательно, продолжавшей развиваться вегетативно, отрезались пластинки 4—6 верхних листьев. К черенкам этих листьев при помощи стеклянных трубок, наполненных водой, присоединялись листовые пластинки, срезанные с растений хризантемы, находившихся на коротком дне и накопивших достаточное количество «цветообразующего вещества». Эти пластинки ежедневно менялись. Как указывает автор, некоторые растения с такими насаженными листьями образовали бутоны. В условиях этого опыта, как и в опытах Мельхерса, едва ли было возможно передвижение больших количеств ассимилятов из насаженных листовых пластинок в черешки и стебли опытного растения. Это дает основание толковать полученные результаты в пользу гормональной природы «цветообразующего вещества».

То же самое можно сказать и по поводу недавних опытов Гэмнера и Боннера (1938) с *Xanthium pennsylvanicum*. Это растение цветет только на коротком дне (менее 15 час.). Но, оказывается, можно заставить его цвести и плодоносить и на долгом дне, если установить достаточно тесное соприкосновение между стеблями двух растений, из которых одно получает короткие, а другое длинные фотопериоды. Гэмнеру и Боннеру удалось достичь этого путем «диффузионного контакта». На небольшом участке стебля у двух растений, находившихся до опыта на долгом дне, срезалась кора (до камбия). Стебли прикладывались один к другому пораненными местами; предварительно между

ними помещалась здесь прокладка из тонкой бумаги, которая не препятствовала диффузии растворенных веществ из одного стебля в другой, но делала невозможным срастание их тканей.



Рис. 82. Диффузионный контакт между двумя вегетирующими растениями *Xanthium pennsylvanicum*, установленный 28.VI. После этой даты вся верхняя часть растения, изображенного выше покрывки, подвергалась действию короткого фотопериода; другое растение (ниже покрывки) было лишено листьев и продолжало оставаться на долгом дне. Оба растения зацвели и принесли плоды. Маленькие листья на нижнем растении развились после начала опыта. Сфотографировано 20.VII. По Гэмперу и Болнеру.

В месте контакта стебли обматывались раффией. Затем у одного из этих растений листья удалялись, и оно оставлялось попрежнему на долгом дне; у другого листья получали короткий фотопериод. Спустя некоторое время оба экземпляра зацвели и приносили плоды (рис. 82).

Обшил (Obšil 1939) готовил эфирные и водные вытяжки из листьев сои, получавшей короткий день и уже начавшей цвести, и из листьев того же сорта сои, находившейся вся время на долгом дне и не имевшей еще зачатков цветочных почек. Из полученных вытяжек готовилась ланолиновая паста. Тест-объектом служили отрезки цветущего стебля *Lycopus europaeus* (из сем. губоцветных). Стебель этого растения расчленился на отрезки, из которых каждый содержал по одному узлу. Отрезки расщеплялись вдоль и вставлялись нижним концом во влажный песок. Свободные поверхности разрезов покрывались пастой,— у одной половины каждого отрезка— с вытяжкой, у другой— без вытяжки. Сравнение числа развившихся дихазиев на обеих половинках показало, что вытяжка из листьев сои, получавшей короткий день, несомненно ускоряет развитие цветов *Lycopus*, тогда как вытяжка из листьев сои, находившейся на долгом дне, не обнаруживала такого действия.

Все эти опыты достаточно убедительно говорят за то, что вещество, стимулирующее цветение, имеет гормональную природу. Однако, отсюда еще не следует, что мы должны допустить существование особого «цветообразующего гормона». В настоящее время известно, что в листьях вырабатывается целый ряд различных фитогормонов, и среди них прежде всего ауксин или какое-то близкое к нему соединение, которое при известных условиях легко превращается в этот фитогормон. Исследования последних лет показали, что ауксин, которому вначале приписывали только способность регулировать рост клеток в стадии вытягивания, в действительности вещество физиологически поливалентное. Он не только регулирует рост, изменяя его скорость в ту или другую сторону, но в то же время влияет и на целый ряд явлений морфогенеза, при чем это явление связано, несомненно, с глубокими изменениями, вызываемыми в образовательных тканях этим необычайно активным соединением¹⁾. Всего несколько лет назад мы были свидетелями любопытной смены идей в учении о корнеобразовательных процессах. Буйен и Вент на основании ряда опытов пришли к выводу о возможности распространить Саксовскую идею органообразующих веществ на заложение корней у растений. Они даже выделили вещество, обладающее способностью стимулировать этот процесс, и назвали его ризокалином, т. е. корнеобразователем. Однако очень скоро выяснилось, что заложение и начальное развитие корней, по крайней мере придаточных, можно вызвать самыми разнообразными веществами, в том числе ауксином и гетероауксином. Таким образом, отпала необходимость допускать существование особого корнеобразующего гормона.

¹⁾ Термины «гормон роста», «ауксин», таким образом, уже в настоящее время являются несколько устарелыми, не отражающими всего многообразия физиологических свойств этих веществ.

Мы, конечно, далеки от мысли предсказывать, что та же судьба постигнет и «флориген» Чайлахяна, но полагаем, что история с ризокалином не лишена поучительности: она говорит о том, что не следует торопиться с выводами о специфических «органобразующих веществах» и что сначала следует проверить, не обладают ли другие уже известные фитогормоны способностью вызывать тот или иной наблюдаемый нами физиологический эффект. В рассматриваемом нами случае особая осторожность необходима еще и потому, что в литературе имеются указания на то, что у некоторых растений цветение может быть значительно ускорено введением в их организм веществ, обладающих свойствами ростового гормона. Так, например, Хичкок и Циммерманн (1935), исследовавшие вопрос, как влияют на развитие растений различные ростовые вещества, если их вводить через корневую систему, заметили, что у табака, гормонизированного через корень за промежуток времени от 3 до 5 недель до того момента, когда начинают зацветать контрольные, негормонизированные экземпляры, цветение наступает значительно раньше нормы¹⁾. В то же время опыты Достала и Гошека (1937) с *Cirsaea* показали, что отрезанные «цветочноспелые» верхушки этого растения, которые при культивировании их в изолированном состоянии должны были бы зацвести, начинают вместо цветов образовывать вегетативные побеги и клубеньки, если их гормонизировать гетероауксином.

Все эти факты, сколь ни противоречивыми они представляются на первый взгляд, все же говорят о том, что вещества типа ростовых гормонов не остаются без влияния на процесс цветобразования и что при изучении этого процесса необходимо, следовательно, выяснить, не стоит ли к нему в каком-либо отношении продукция ауксина в листьях и других органах растения.

IV

Мысль о возможности регулирующего действия ростовых гормонов на процессы, связанные с переходом растений из вегетативной фазы развития в репродуктивную, привлекала к себе внимание Чайлахяна, но была им отброшена на основании ряда собственных опытов. При этом, однако, из всех возможных в этой области предположений автор останавливается только на одном. Он пытается решить вопрос, не связаны ли с переходом растений к цветению какие-либо закономерные изменения в концентрации ростового гормона в листьях и верхушках стебля. Так как вещества, стимулирующие цветение, образуются в листьях, то естественно было прежде всего попытаться выяснить, не наблюдается ли каких-либо изменений в продукции ростового гормона в этих органах в связи с началом полового разви-

¹⁾ Эти данные не были, однако, подтверждены позднейшими исследованиями Мурника (Murnick 1937).

тия и образованием цветков. Следует отметить, что методика определения ауксина в листьях достаточно хорошо разработана Эвери, Тиманном и др. и дает вполне надежные результаты. В эту методику Чайлахян внес, однако, существенное изменение: пользуясь в качестве тест-объектов декапитированными колеоптилями овса, он наносил агаровые кубики с гормоном не на поверхность среза, а на боковую поверхность колеоптиля, покрытую неповрежденным эпидермисом. Такое видоизменение метода, примененное впервые Лайбахом (1935) и Холодным (1935), вполне допустимо в тех случаях, когда мы имеем дело с обильным источником гормона вроде эндосперма злаков, но оно едва ли может быть признано целесообразным при опытах с листьями, где концентрация ауксина никогда не бывает столь высокой. Правда, Чайлахян указывает, что в его опытах декапитированные колеоптили в обоих случаях, т. е. при насаживании агаровых кубиков с гормоном и на поверхность среза, и на боковую поверхность, образовывали одинаковые изгибы. Позвоительно, однако, усомниться в правильности этого заключения, тем более, что оно приводится голословно и не подтверждено никакими цифровыми данными. Сравнение обоих методов, проведенное в нашей лаборатории, показало, что метод насаживания кубиков на боковую поверхность по своей чувствительности значительно уступает обычному приему, введенному в физиологическую практику Штарком и усовершенствованному Венгом и другими исследователями.

Поэтому не приходится удивляться тому, что Чайлахян при своих попытках выделить ростовой гормон из листьев не мог его обнаружить: и опытные, и контрольные колеоптили не давали у него никаких изгибов.

Разочарованный этими первыми неудачными результатами, Чайлахян, вместо того чтобы испробовать другие, более чувствительные методы, совсем прекратил опыты с листьями и обратился к сравнению количеств ауксина, выделяемых базальными частями отрезанных стеблевых верхушек различных растений. При этом ему удалось установить, что у всех исследованных растений (длинного и короткого дня) независимо от фазы развития, в которой они находятся (цветение или вегетативный рост), ростового гормона выделяется из стебля тем больше, чем больше была продолжительность освещения.

Этот факт, сам по себе не лишенный известного интереса, по существу не имеет, однако, никакого отношения к вопросу о роли ауксина в подготовительных к цветению процессах, которые совершаются в зеленых листьях. То обстоятельство, что у всех растений на долгом дне из срезанных верхушек выделяется больше ауксина, чем на коротком, указывает только, что главная масса этого вещества продуцируется не в точках роста, как думает Чайлахян, а в листьях, вероятно, в процессе фотосинтеза. Более рискованно было бы делать из этих данных вывод, что

концентрация ростового гормона в точках роста не влияет на характер и направление их развития, так как мы не знаем, существует ли пропорциональность между количеством ауксина, выделяемым базальной частью отрезанной верхушки стебля, и концентрацией его в клетках точки роста, где происходят органообразовательные процессы. И, наконец, совсем уже необоснованным представляется нам заключение, к которому приходит на основании этих опытов сам Чайлахян, а именно, что «цветение и плодоношение растений от ростового гормона не зависят». Этот вывод, поскольку он относится к образованию и развитию плодов, противоречит целому ряду данных современной физиологии растений, да и в части, касающейся цветения, он не может быть признан убедительным. В работе самого Чайлахяна мы находим кое-какие данные, которые говорят в пользу предположения, что растение, готовящееся цвести, расходует на подготовительные процессы, предшествующие этому важнейшему этапу его онтогенеза, значительную часть продуцируемого всем организмом ауксина. Я имею в виду опыт с просом, описанный Чайлахяном на стр. 22—24 его книги и поставленный с целью выяснить, «насколько чувствительны растения различного возраста к действию фотопериодов, ускоряющих их развитие». Так как просо — растение короткого дня, то оно подвергалось действию короткого фотопериода в различные последовательные периоды своего развития, начиная с появления всходов, каждый раз в течение 7 суток. Все остальное время до и после фотопериодической индукции растения находились на естественном долгом дне. Таким образом, 1-я группа растений была индусирована коротким фотопериодом в возрасте от 1 до 7 (считая с момента появления всходов), 2-я от 7 до 14, 3-я — от 14 до 21, 4-я — от 21 до 28, 5-я — от 28 до 35, 6-я — от 35 до 42, 7-я — от 42 до 49 и 8-я — от 49 до 56 дней. 9-я, контрольная, группа (N) все время находилась на полном дне. На рис. 83 мы видим результат этого опыта, заснятый через 89 дней после посева семян, 30. VIII. Приводимая ниже табличка содержит цифровые данные, относящиеся к высоте растений, весу сухого вещества и ко времени зацветания.

Возрастные периоды	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й	9-й
Высота растений к концу опыта, в см	57	72	86	92	55	65	80	87	100
Вес сухого вещества одного растения к концу опыта, в г		3,43	4,48	4,30	3,04	3,54	4,78	4,90	5,13
Время от посева до начала появления метелок, в днях	35	35	41	43	43	47	49	49	49

Рассматривая все эти данные, нельзя не обратить внимания на один замечательный факт. Действие фотопериодической индукции, выражающееся в задержке роста растений, постепенно ослабевает от 1-й группы к 4-й: но в 5-й оно вдруг усиливается резким скачком, так что растения этой группы по своей высоте к концу опыта даже несколько уступают растениям 1-й группы. В последующих группах (5—8-я) это действие короткого фото-периода опять становится все менее и менее выраженным.

Чем объяснить это резкое падение роста у растений 5-й группы? У Чайлахяна мы не находим ответа на этот вопрос. Он

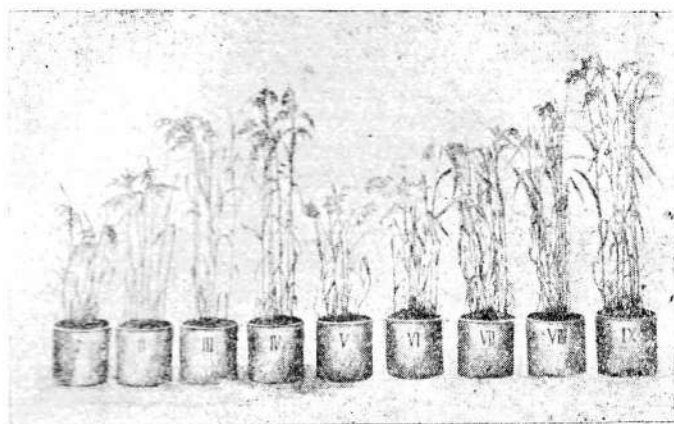


Рис. 83. Опыт Чайлахяна с просом. Объяснение в тексте.

указывает только, что на промежуток времени от 28-го до 35-го дня, когда получали короткий день растения 5-ой группы, «приходится как раз период максимального прироста растений» (очевидно, контрольных). Однако, именно это замечание и дает нам ключ к пониманию любопытного явления, установленного Чайлахяном.

В период интенсивного роста растения нуждаются, конечно, и в наибольшем количестве ростового гормона — ауксина. Недостаточный приток гормона к зонам роста в этот период должен вызвать особенно резкое снижение конечной высоты растения, так как в дальнейшем растение вступает в такую фазу «большого периода роста», когда приросты падают при самых благоприятных условиях в силу целого ряда внутренних причин, и, следовательно, растение уже не может наверстать упущенное. Естественно возникает вопрос, не следует ли искать причину катастрофического снижения роста у растений 5-й группы именно в нехватке ростового гормона. Предполагать, что задержка роста могла произойти вследствие недостаточного снабжения растущих органов пластическим, строительным материалом, нет оснований:

укорочение дня в течение 7 суток за счет наименее светлых утренних и вечерних часов не могло особенно сильно отразиться на продуктивности фотосинтеза. Кроме того, через месяц после появления всходов, растение, находившееся все время на полном дне, должно было уже накопить и, несомненно, накопило достаточное количество запасных веществ, за счет которых оно могло бы поддержать рост своих частей на нужной высоте, если бы не был в минимуме другой существенный фактор, которым в данном случае мог быть прежде всего ростовый гормон. И если мы видим, что растения проса, получавшие короткий день в период наиболее интенсивного роста, оказались к концу опыта накопившими наименьшее количество сухого вещества, то это нужно поставить в связь не с падением продуктивности фотосинтеза, а с уменьшением ассимилирующей поверхности как результатом недостаточного прироста стеблей и, вероятно, листьев этих растений.

Если правильно только что сделанное нами предположение о причинах задержки роста у растений 5-й группы, то возникает новый вопрос: чем же могло быть обусловлено такое внезапное наступление «ауксинового голода»? Уменьшение количества получаемой (на коротком дне) световой энергии здесь, конечно, не могло иметь существенного значения по той же причине, по какой оно не могло заметно отразиться и на синтезе органических питательных веществ. Остается, следовательно, допустить, что ауксина не хватало на поддержание нормального роста в этот период просто потому, что он расходовался на какие-то другие потребности. Если мы теперь примем во внимание, что короткий день должен был резко стимулировать протекающие в листьях процессы подготовки к цветению, то естественно придет к выводу, что именно на эту подготовительную работу в данном случае и затрачивался тот запас ауксина, который при иных условиях был бы израсходован на поддержание роста.

Таков ход мыслей, который приводит нас к заключению, что выработка «цветообразующего вещества» в листьях, по всей вероятности, связана с какими-то химическими превращениями ауксина или проауксина. Это предположение ставит перед нами ряд конкретных задач, доступных экспериментальному разрешению. И если из дальнейших исследований окончательно выяснится, что вещество, стимулирующее цветение, имеет гормональную природу, то необходимо будет в первую очередь изучить его отношение к ауксину. С другой стороны, если бы оказалось, что в заложении и развитии цветов принимает участие также особого рода пластический материал, вырабатываемый в листьях и транспортируемый отсюда к точкам роста, то и в этом случае нельзя было бы обойти вопрос, какое отношение имеет к соответствующим химическим превращениям ауксин. В этой связи мне хотелось бы еще раз напомнить идею, высказанную впервые Чирхом (Tschirch 1921) и развитую затем мной в одной из преж-

них работ (Холодный 1936), что гормоны являются регуляторами ферментативных процессов и что через энзимный аппарат они могут влиять и на характер образующихся в клетке органических соединений¹⁾.

С тех пор как установлен ряд фактов, говорящих о влиянии ростовых гормонов на различные морфогенетические процессы в растительном организме, едва ли можно сомневаться в том, что онтогенез растения в целом в известной мере зависит от регулирующего действия этих веществ. Действие фитогормонов на процесс развития, так же как и другие проявления их физиологической активности, определяется, повидимому, двумя факторами: с одной стороны, их концентрацией, с другой,—качественными отличиями, т. е. в первую очередь химическими их природой и физикохимическими особенностями. Неодинаковое физиологическое действие одного и того же фитогормона (например, гетероауксина) при разных его концентрациях в настоящее время установлено на ряде примеров; достаточно сослаться хотя бы на ростовую реакцию корня: при очень слабых концентрациях гетероауксина рост его ускоряется, при более высоких—резко замедляется. Роль качественных отличий выступает при сравнении действия веществ, близких по физиологическому значению, но не одинаковых по составу, например, того же гетероауксина и ауксина. Характер реакции организма на действие того или иного регулирующего вещества зависит, конечно, и от внутренних причин—от состояния живого субстрата, на который это вещество действует, т. е. от его химических, структурных, физиологических и других особенностей.

При необычайной сложности всех этих соотношений вполне мыслимо такое сочетание условий, при котором одно и то же вещество, хотя бы ауксин, действуя на эмбриональную ткань точки роста, в одном случае будет направлять ее развитие в сторону образования вегетативного побега, в другом,—в сторону заложения органов полового размножения.

Высказывая предположение о возможном участии ауксина в процессах подготовки к цветению, мы, однако, отнюдь не отрицаем возможности того, что и другие фитогормоны так или иначе влияют на эти процессы. В настоящее время становится все более и более вероятным, что «регулирование» процессов роста и развития растительного организма, т. е. то или иное изменение их темпа и направления есть функция не одного ка-

¹⁾ Гэмнер и Боннер (1938), обсуждая вопрос о сущности фотопериодической индукции у *Xanthium*—растения короткого дня—склоняются к мысли, что это явление связано с длительным изменением метаболизма, которое вызывается кратковременным действием на листья этого растения короткого фотопериода. Полученный растением стимул в дальнейшем, по мнению Гэмнера и Боннера, продолжает действовать и в условиях долгого дня, приводя к образованию все новых и новых количеств «цветообразующего вещества». Это предположение отвечает представлению о синтезе цветообразующего вещества, как об автокаталитическом процессе.

кого-либо вещества, а целого комплекса их. Достаточно напомнить о неожиданно выяснившейся за последние годы роли различных витаминов, образуемых растениями: с физиологической точки зрения, все эти вещества должны быть отнесены, как правильно указывают Кёгель (1937), Боннер (1938) и др., к фитогормонам. Невольно возникает вопрос, не является ли и «цветообразующее вещество» комплексом нескольких фитогормонов (напр. ауксина и витаминов группы В¹), который при определенном количественном соотношении составляющих его компонентов приобретает способность заметно изменять направление развития эмбриональных тканей вегетационных верхушек в сторону заложения репродуктивных органов.

При современном состоянии наших знаний по физиологии и биохимии развития растений у нас нет пока достаточных оснований категорически отрицать возможность существования особых фитогормонов, которые принимают участие только в процессах, связанных с цветением, и поэтому могли бы быть названы антезинами. Но в то же время мы должны подчеркнуть, что ни в одной из цитированных выше работ мы не находим никаких доказательств в пользу действительного существования таких веществ. Чайлахян, чтобы увеличить правдоподобность идеи специфического цветообразующего гормона, указывает на ряд различий между «гормоном цветения» и ауксином. Ауксин, по его мнению, образуется главным образом в точках роста стеблей; цветообразующее вещество синтезируется в зеленых листьях. Движение ауксина по растению, как полагает Чайлахян, всегда имеет строго полярный характер: он распространяется только базипетально, т. е. от верхушки стебля (или корня) к основанию. «Гормон цветения» может перемещаться по самым разнообразным направлениям. В этих утверждениях то, что относится к ауксину, не отвечает действительности. В настоящее время мы знаем, что ауксин образуется и в зеленых листьях в процессе фотосинтеза или параллельно с ним. В то же время нам известно теперь много примеров неполярного движения ростового гормона, при чем в таких случаях он, повидимому, распространяется по элементам проводящих пучков. Таким образом, говорить о существенных различиях между ауксином и цветообразующим веществом пока преждевременно.

Мы уже упоминали о том, что Чайлахян, приписывая цветообразующему веществу свойства особого гормона, отличного от других фитогормонов, в сущности выходит за пределы опыта и вступает в область гипотез. К сожалению, автор, повидимому, не сознает всей гипотетичности этих своих выводов. Всюду он говорит о «гормоне цветения» так, как будто его существование представляет собой твердо установленный, не подлежащий ни-

¹) Указания на возможную роль витамина В₁ в образовании цветов (у гороха) встречаются в работе В. Ритца (W. Rytz jun. 1939).

какому сомнению факт. В действительности же здесь перед нами только одно из возможных в этой области гипотетических предположений, которому, как мы видим, можно противопоставить другие, столь же недостаточно обоснованные. Все они могут играть роль рабочих гипотез, совершенно необходимых, конечно, в мало изученной области физиологии развития репродуктивных органов растения, но претендовать на что-либо большее ни одно из них не может.

Что явления, связанные с переходом растения из вегетативной фазы развития в репродуктивную имеют очень сложный характер и не укладываются в примитивную схему Чайлахяна, об этом говорят и недавние опыты Мельхера (1939) с прививкой табака «Мерилэнд Мамонт» на растения двухлетней расы белены (*Hyoscyamus niger*) в первый год развития этих последних, когда они нормально не образуют цветов. Как мы уже упоминали при описании опытов Мошкова, табак Мерилэнд Мамонт — короткодневное растение и, следовательно, в условиях длинного дня «цветообразующих веществ» в нем не должно быть. Тем не менее, когда привои табака этого сорта (целые облиственные стебли или отдельные листья) на белене подвергались действию долгого дня, то подвои зацветали и зацветали приблизительно в те же сроки, когда начиналось цветение у контрольных подвоев, привои которых находились все время в условиях короткого дня. Замечательно, что при этом на привитых стеблях табака у растений, находившихся на длинном дне, нельзя было обнаружить никаких признаков цветения.

Чтобы объяснить этот интересный факт, Мельхер прибегает к гипотезе о существовании второго цветообразующего гормона «верналина», наличие которого у растений необходимо для того, чтобы в них мог образоваться чайлахяновский флориген.

Оставляя в стороне вопрос о целесообразности загромождения научной терминологии наименованиями веществ, существование которых еще не доказано и которые, быть может, навсегда останутся за пределами реального бытия, подобно «неродившимся душам» в «Синей птице» Метерлинка, мы должны, однако, отметить, что описанные опыты Мельхера действительно заставляют нас сделать вывод, что для перехода растения из вегетативной фазы развития в репродуктивную необходимо одновременное наличие в его тканях нескольких (минимум двух) различных веществ, из которых каждое в отдельности не обладает способностью вызывать заложение цветов. Таким образом, эти опыты можно рассматривать как косвенное подтверждение высказанной нами раньше гипотезы, что образование органов полового размножения обуславливается действием на эмбриональную ткань вегетационных верхушек не одного специфического «цветообразующего вещества», а определенного комплекса фитогормонов — ауксина, витаминов группы В и других. Такое предположение тем более вероятно, что различные расте-

ния и одни и те же растения на разных фазах своего развития, как мы теперь знаем, обладают неодинаковой способностью синтезировать и накапливать тот или иной гормон или витамин. Весьма вероятно, следовательно, что в вегетационных верхушках двухлетней расы белены на первом году их развития органы полового размножения не закладываются только потому, что им не хватает 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, не хватает каких-то других веществ, которых оно не может образовать в условиях долгого дня и которыми его не в состоянии снабдить и подвой — белена.

За последние годы различными исследователями было предпринято немало попыток вызвать цветение у вегетативно развивающихся растений, вводя в их ткани те или иные вещества из группы гормонов и витаминов. Особенно широко были поставлены такие опыты Гэмнером и Боннером (1938) с *Xanthium pennsylvanicum*. Ими были испробованы растворы гетероауксина, витаминов В₁, В₂, В₆, аскорбиновой, никотиновой и пантотеновой кислот, тееллина, теелола и инозитола. Ни одно из этих соединений в отдельности не оказалось способным вызвать хотя бы начальные проявления репродуктивного развития. Этот отрицательный результат, однако, нисколько не противоречит предположению, что для такого сдвига в развитии растения необходим приток к вегетационным верхушкам нескольких различных активных веществ в определенном их сочетании. Подобрать такую смесь искусственно — задача, конечно, нелегкая, и, насколько нам известно, никаких опытов в этом направлении до сих пор никем еще не делалось.

V

При обсуждении вопроса о сущности фотопериодической реакции растений нельзя не затронуть хотя бы вкратце еще один вопрос первостепенной важности. Мы уже упоминали о том, что по данным Мошкова и Чайлахяна цветообразующее вещество, вырабатываемое в листьях под влиянием того или иного фотопериода, более продолжительного у растений долгого дня, менее продолжительного у растений короткого дня, повидимому, имеет одинаковую природу в обеих этих группах растений. Если это так, то чем же объяснить, что различным растениям требуется неодинаковый фотопериод для перехода от вегетативного роста к цветению?

Чайлахян полагает, что «гормон цветения» синтезируется в листьях под влиянием солнечной энергии, но в то же время говорит о том, что это вещество «возникает при той продолжи-

тельности дневного освещения, к которой приспособился данный растительный вид: растения тропических и субтропических стран цветут и плодоносят на более коротком дне, растения более высоких широт — на более длинном дне». Однако, такое представление очень трудно примирить с основными нашими сведениями о фотохимических реакциях. Ведь если стать на точку зрения Чайлахяна, то придется допустить, что вещество, возникшее в листьях какого-нибудь растения короткого дня после 10-часового их освещения, при небольшом дополнительном освещении исчезает без остатка и, наоборот, в листьях растений долгого дня то же самое соединение совершенно не образуется при 10-часовой их инсоляции, но внезапно появляется под влиянием небольшого увеличения продолжительности дневного освещения. Все это, конечно, довольно неправдоподобно. Не проще ли было бы предположить, что «цветообразующее вещество синтезируется в листьях при любой продолжительности дня и ночи, но что оно в зависимости от фотопериода образуется в неодинаковых количествах и что, с другой стороны, растениям долгого и короткого дня необходимы различные количества этого вещества для того, чтобы завершить подготовительные к цветению процессы и перейти в репродуктивную фазу развития?

Столь же законно, конечно, было бы и иное предположение. — что для цветения и тем, и другим растениям необходима одна и та же концентрация «цветообразующего вещества», но что темпы его накопления в листьях неодинаковы у растений долгого и короткого дня: у первых этот процесс идет медленнее, чем у вторых, и поэтому они нуждаются в более продолжительном освещении.

Однако, и этими двумя предположениями еще не исчерпываются все возможные здесь гипотезы. Не следует упускать из виду, что химизм растения зависит не только от тех процессов, которые совершаются в листьях на свету и для прохождения которых свет необходим, как источник энергии, но и от тех, которые идут в темноте. Среди этих последних есть и типичные «темновые реакции», т. е. такие, которые могут нормально протекать лишь при отсутствии света. — хотя бы потому, что возникающие при этих реакциях вещества на свету легко окисляются или разрушаются. Весьма вероятно, что у растений короткого дня решающее значение в явлениях фотопериодизма имеют именно темновые реакции. В пользу этого предположения говорят известные опыты Лысенко (1932) с просом и некоторыми другими растениями короткого дня. Лысенко показал, что можно довести просо до цветения и созревания плодов не только на долгом дне, но и при непрерывном освещении, если едва наклюнувшиеся зерна этого растения в течение 5 дней продержать в темноте при 25°—30° С и при невысоком содержании воды (26 вес. частей воды на 100 вес. частей зерна). «Яровизирован-

ные» по этому способу семена в дальнейшем уже не нуждаются в «коротком дне» для прохождения всех последующих стадий своего развития. Тот же прием, с некоторыми изменениями, по Лысенко, применим к сое, кукурузе, суданке и сорго.

Насколько можно судить по этим данным, фотопериодический стимул у некоторых, по крайней мере, растений короткого дня может быть заменен непрерывным воздействием темноты в течение нескольких дней на прорастающие зародыши. По мнению Лысенко, следовало бы говорить не о растениях «долгого и короткого дня», а о растениях, нуждающихся в свете и в темноте для прохождения определенных стадий своего развития¹⁾.

Если стать на эту точку зрения, то в химизме растений короткого дня решающую роль (в смысле регулирования их развития) должны играть темновые реакции, а в химизме растений долгого дня — световые, фотохимические.

В связи с этим большой интерес представляют также некоторые опыты Гэмнера и Боннера (1938) с *Xanthium pennsylvanicum*. У этого растения критический фотопериод равняется, приблизительно, 15,5 часам, а критический период затемнения, соответственно, 8,5 часам. Авторы задались вопросом, что является для *Xanthium* фактором, определяющим заложение цветков: продолжительность периода освещения или затемнения. Если правильно первое предположение, то цветы у этого растения должны, очевидно, закладываться при любом фотопериоде меньше 15 часов и, наоборот, должны отсутствовать при фотопериодах больше 15 часов, независимо от того, какова длительность последующего затемнения. Если же образование органов полового размножения детерминируется длительностью темного периода, то растения должны зацвести при продолжительности этого периода больше 8,5 часов и развиваться вегетативно при более коротких периодах затемнения, какую бы продолжительность ни имел получаемый ими фотопериод. Так как было уста-

¹⁾ С этими выводами Лысенко трудно, однако, согласовать данные позднейших опытов Мошкова (1939) с хризантемой. Если этому растению дать 10 коротких (десятичасовых) дней, то в дальнейшем оно зацветает даже при непрерывном освещении. Так как за указанный десятидневный период опытные растения получают 140 часов темноты, то была сделана попытка заменить действие 10-ти коротких дней сплошной темнотой в течение промежутка времени от 3 до 12 суток (с последующим культивированием растений в условиях непрерывного освещения).

Опыты ставились с затемнением как целых растений, так и отдельных листьев, при чем в этом последнем случае продолжительность воздействия темнотой доводилась до двух месяцев. Ни в одном из этих опытов растения не зацвели. Таким образом, действие сплошной темноты оказалось не равноценным действию чередующихся светлых и темных периодов.

О необычайной тонкости и специализированности фотопериодической реакции у многих растений говорят приведенные в той же работе Мошкова данные о физиологическом значении небольших различий в продолжительности фотопериодов (10—20 мин.), когда эти последние приближаются к критическим, т. е. к самым коротким или самым длинным, при которых данное растение еще способно образовывать органы полового размножения.

новлено, что *Xanthium* обильно цветет при 24-часовом цикле, включающем 8 часов света и 16 часов темноты, то были испробованы два других цикла с таким же отношением светлого и темного периодов (1:2): двенадцатичасовой, состоящий из 4-часового фотопериода и 8-часового затемнения, и 48-часовой, включающий 16 часов света и 32 часа темноты. Оказалось, что растения, получавшие 4 светлых и 8 темных часов, продолжали развиваться вегетативно, тогда как при 48-часовом цикле с тем же отношением светлого и темного периодов они вскоре обильно зацветали. Таким образом, продолжительный фотопериод (при наличии достаточно долгой «ночи») не помешал *Xanthium* — растению короткого дня — зацвести.

Дальнейшие опыты тех же авторов с *Xanthium* показали, что при 21° — 27°C достаточно одного длительного периода затемнения (15 час.) с одним последующим коротким фотопериодом (9 час.), чтобы индуцировать заложение цветов в условиях долгого дня.

Все эти экспериментальные данные привели Гэмнера и Боннера к выводу, что у *Xanthium* переход от вегетативного развития к репродуктивному обуславливается действием на растение не светлого, а темного периода и что, следовательно, биохимические реакции в листьях этого растения, приводящие к синтезу «цветообразующих веществ» (*floral initiation substances*), происходят не на свету, а в темноте.

О природе всех этих реакций, как фотохимических, так и темновых, пока возможны только более или менее гипотетические предположения. Для короткодневных растений свет, как мы уже отмечали, может иметь значение фактора, способствующего разрушению или окислению образующихся в темноте активных соединений. С другой стороны, на свету в листьях могут возникать соединения, инактивирующие «цветообразующие вещества», вырабатываемые теми же или другими листьями в темноте. Существование таких веществ — антагонистов по отношению к веществам, обуславливающим цветение, подтверждается некоторыми опытами Гэмнера и Боннера. Наряду с этим, необходимым условием для нормальной подготовки к цветению у короткодневных растений может быть также отсутствие или снижение концентрации фитогормонов, образующихся под влиянием света. Роденбург (Rodenburg 1937) по поводу упомянутых выше опытов Лысенко с просом указывает, что количество ауксина в растениях на свету увеличивается, а в темноте падает. По его мнению, это явление может быть поставлено в связь с изменениями в развитии растений под влиянием короткого и долгого дня.

Само разнообразие высказываемых различными авторами предположений говорит о том, как далеки еще мы от скольконибудь удовлетворительного решения вопроса о природе биохимических и физиологических явлений, связанных с действием

на растительный организм того или иного фотопериода. Но как бы ни был он решен впоследствии, необходимо считаться с тем, что в основе неодинаковой фотопериодической реакции различных растений лежат различия в их наследственной природе, особенности их генотипа, сложившегося в процессе эволюции данного вида, в соответствии с естественно-историческими условиями его существования.

VI

Ускорение цветения у растений короткого и долгого дня под влиянием соответствующей фотопериодической индукции имеет, несомненно, много общего с тем сокращением вегетационного периода у однолетних растений, которое может быть вызвано при помощи так называемой яровизации. Эта последняя заключается, как известно, в более или менее длительном воздействии на прорастающие семена или уже несколько подвинувшиеся в своем росте молодые растеньица определенного комплекса внешних факторов, среди которых особенно важную роль играет температура. Между этими двумя явлениями (фотопериодической индукцией и яровизацией), на первый взгляд, можно усмотреть, впрочем, и некоторое различие; оно заключается в том, что фотопериодический стимул воспринимается, как мы видели, только листьями, тогда как при яровизации, на какой бы фазе роста ни проходило ее молодое растение, объектом воздействия соответствующего комплекса факторов является весь растительный организм в целом.

Это отличие, однако, не покажется нам столь существенным, если мы примем во внимание, что фотопериодический стимул, как показывают все изложенные выше исследования, сводится, в конце концов, в действую каких-то веществ на эмбриональные ткани точек роста, т. е. на те же части растения, в которых, по современным представлениям, локализуются и изменения, связанные с яровизацией.

С другой стороны, каждая точка роста любого высшего растения, где бы она ни находилась и какие бы органы она ни давала в процессе своего нормального онтогенеза, должна пройти определенные стадии развития, закономерно следующие одна за другой, подобно тому как проходит их целый организм однолетнего растения, развивающийся из скрытого в семени зародыша. Так как онтогенез растения всегда до известной степени отражает филогенетическое развитие данного вида в последовательных его этапах, то у всех высших наземных растений, прошедших один и тот же исторический путь эволюционных изменений, различные стадии онтогенеза должны быть в существенных чертах сходны и должны сменять одна другую в одном и том же закономерном наследственно детерминированном порядке. В грубых чертах этот порядок выражается в чередовании поколений (спорофита

и гаметофита) и в том, что каждый зародыш, каждая почка, развиваясь, образуют сначала вегетативные, а затем репродуктивные органы (если эти последние вообще образуются).

Этот исторически сложившийся и закрепленный наследственностью цикл онтогенетического развития для нормального своего осуществления требует, конечно, определенных внешних и внутренних условий. На каждой стадии развития растению, как правило, необходимо иное сочетание условий, при чем эти последовательные изменения «требований», предъявляемых организмом к его внешней и внутренней среде, так же как и все остальные особенности его онтогенеза, представляют собой результат длительной эволюции и имеют приспособительный (адаптационный) характер¹⁾. Если комплекс действующих на растение внешних и внутренних факторов в тот или иной момент его онтогенеза не отвечает исторически выработанным «нормам» и «требованиям» растения, то это влечет за собой более или менее глубокие изменения в его онтогенезе. Эти изменения обычно отражаются только на длительности отдельных стадий и значительно реже затрагивают наследственно детерминированную последовательность их, по крайней мере у высших растений. Затягивание стадии вегетативного роста у озимых злаков при отсутствии необходимых им в начале развития низких температур — классический пример изменений такого рода. Полную аналогию этому явлению

¹⁾ По общепринятым в настоящее время воззрениям, основанным, главным образом, на работах Лысенко, однолетние растения в начале своего развития проходят две стадии: стадию яровизации (или температурную) и световую. Во второй стадии решающее значение среди внешних факторов, влияющих на дальнейшее развитие растения, принадлежит свету. На этой именно стадии растение, повидимому, приобретает способность воспринимать действие фотопериодического стимула. Это можно считать установленным для растений долгого дня.

Относительно значения света для растений короткого дня мнения расходятся. Если стать на точку зрения Лысенко, которую мы изложили выше, то возникает вопрос, имеет ли вообще для них свет значение фактора, влияющего на ход их онтогенеза и не сводится ли его роль в данном случае только к снабжению растительного организма необходимой для фотосинтеза энергией. При этом, очевидно, ставится под сомнение существование световой стадии развития у этой группы растений. Такое предположение, конечно, мало вероятно.

Согласно другому взгляду, растения короткого дня, так же как и долгого, нуждаются для своего нормального развития в световом импульсе, в форме фотопериодов определенной продолжительности, и становятся способными воспринимать этот импульс только после появления первого зеленого листа.

Отметим еще, что по Уайту и Ольховикову (Whyte and Oljchovikov 1939), между растениями «долгого и короткого дня» никакой принципиальной разницы не существует: и те, и другие в начале своего развития проходят последовательно три стадии: тепловую (thermo-phase), темную (dark phase) и световую (light phase). Существующие в литературе противоречия, по мнению авторов, объясняются, главным образом, тем, что растения короткого и долгого дня сравнивались на различных эколого-физиологических стадиях, а именно «темная стадия» растений короткого дня противопоставлялась «световой стадии» растений долгого дня.

представляет задержка в заложении и развитии органов половой репродукции—цветов—у растений короткого и долгого дня под влиянием несоответствующего их требованиям фотопериода.

Таким образом, и с этой эволюционной точки зрения фотопериодизм и яровизация могут быть отнесены к одной и той же группе явлений.

Возникает вопрос, не следует ли видеть в этом сходстве выражение более глубокой, органической связи указанных явлений, общности их физиологической природы. Физиологический анализ фотопериодизма приводит нас, как показали описанные в этой главе исследования, к предположению, что в основе этого явления лежит действие на точки роста каких-то активных веществ. Нельзя ли это предположение распространить и на те изменения в точках роста, которые связаны с яровизацией?

Этот вопрос был впервые поставлен автором настоящей работы еще до того, как углубленное изучение фотопериодизма привело ряд исследователей к изложенной в предыдущих главах концепции. Попытка подойти к объяснению тех или иных изменений в ходе онтогенеза однолетних растений с точки зрения современного учения о фитогормонах была сделана независимо от исследований над фотопериодизмом, на основе изучения «гормональной системы» прорастающего зерна злаков (1935).

Как показали недавние исследования ряда авторов (Шандер, 1934, Холодный 1935, Лайбах 1935, и др.) семена растений содержат запас различных фитогормонов, полученный ими от материнского организма и сосредоточенный, главным образом, в эндосперме или в семядолях.

Этот запас мобилизуется во время прорастания, и уже на первых его этапах фитогормоны эндосперма (или семядолей) переходят в начинающие расти и развиваться органы зародыша. Лучше всего эти отношения изучены у злаков. Шандер (1934) показал, что содержащиеся в зерне активные вещества в самом начале прорастания поступают в зародыш, проникая в него по особым вытянутым в длину клеткам алейронового слоя. Эти вещества, по данным Шандера, необходимы для дальнейшего развития и роста зародыша. Холодный (1935) установил, что накопленный в эндосперме ауксин (или какое-то близкое к нему соединение) при прорастании семени злаков также переходит в зародыш.

С другой стороны, тот же автор исследовал, как влияют на развитие клеток меристемы корня повышенные концентрации фитогормона, содержащегося в эндосперме, и пришел к выводу, что при этом темп развития клеток значительно ускоряется.

Все эти наблюдения легли в основу гипотезы, высказанной в 1936 г. автором настоящей книги и представляющей первую попытку подойти к выяснению природы «внутренних факторов», действующих на точки роста растения при яровизации. «Про-

бужденный к жизни, но лишенный возможности нормально расти (вследствие недостатка влаги и низкой температуры) зародыш яровизированного семени поглощает из эндосперма содержащийся в нем в большом количестве ростовой гормон. Так как это вещество расходуется главным образом в процессах роста, а роста в условиях яровизации почти нет, то концентрация гормона в клетках зародыша поднимается значительно выше нормы. Увеличение внутриклеточной концентрации гормона в точках роста обуславливает ускоренное прохождение клетками меристемы молодого растения первых фаз развития в их наследственно детерминированной последовательности. Таким образом сокращается промежуток времени, отделяющий эти первые фазы развития от позднейших его этапов, связанных с подготовкой к плодоношению. В итоге весь цикл развития растения заканчивается в течение более короткого периода, чем при нормальных условиях» (Холодный 1936).

Первая попытка проверить правильность этой гипотезы была сделана И. Н. Коноваловым (1937). Автор подвергал яровизации зародыши озимой пшеницы «Украинка», отделенные от эндосперма. Методика его опытов заключалась в том, что семена намачивались до 50% влажности от их веса в сухом состоянии. Через 3 часа после увлажнения зародыши отделялись от эндосперма бритвой и яровизировались на 3% растворе сахара при температуре от $+2^{\circ}$ до $+3^{\circ}$ С в течение 46 суток. Так как опыты велись в нестерильных условиях, значительная часть зародышей погибла. Из оставшихся в живых (8%) удалось вырастить нормальные растения, которые выколосились в том же вегетационном периоде, всего лишь на 15 дней позже контрольных, выращенных из нормальных, неповрежденных семян, прошедших яровизацию при тех же условиях температуры и влажности.

Из этих опытов Коновалов делает вывод, что яровизация зародышей может быть проведена без участия эндосперма и что этот последний играет только роль органа, снабжающего зародыш питательными веществами. Однако, этот вывод следует считать неубедительным, так как автор отделял зародыши от эндосперма спустя несколько часов после увлажнения семян. За этот промежуток времени значительная часть фитогормонов эндосперма могла перейти в ткани зародыша. Как показал Шандер, достаточно нескольких часов, чтобы зародыш увлажненного семени получил необходимую ему «гормональную зарядку» и мог развиться в нормальное растение.

Тот же метод — выращивание растений из отделенных от эндосперма и яровизированных зародышей — был применен Григори и Парвис (Gregory and Purvis 1938). В отличие от Коновалова, эти авторы (работавшие с озимой рожью) стерилизовали семена перед операцией, а затем культивировали их на питательном агаре в стерильных условиях. И в этих условиях растения, полученные из зародышей, яровизированных после отделения их

от эндосперма, выколашивались так же, как и контрольные, прошедшие яровизацию в неповрежденном состоянии. Следует, однако, иметь в виду, что Григори и Парвис стерилизовали свой материал, погружая его на пять часов в раствор хлорноватистокислого кальция, содержащий 1% хлора. Таким образом, в их опытах, как и в опытах Коввалова, должно было иметь место значительное обогащение тканей зародыша фитогормонами за счет запаса их в эндосперме. Григори и Парвис, предвидя это возражение, указывают, что намачивание всех семян в стерилизующем растворе происходило при комнатной температуре, независимо от того, отделялись в дальнейшем зародыши от эндосперма или нет и подвергались они яровизации или не подвергались; поэтому переход фитогормонов в зародыши, по их мнению, не мог быть причиной различий в развитии растений, полученных из яровизированных и неяровизированных зародышей. По их мнению, ближайшую причину этих различий нужно искать в неодинаковом влиянии низкой температуры на позднейшее действие гормона, поступившего в зародыш из эндосперма.

Обсуждая высказанное мною предположение, что накопление фитогормонов в яровизируемом зародыше может ускорять его развитие, Григори и Парвис ссылаются на прежние данные Парвиса (1934). Из этих данных, по их мнению, следует, «что до стадии заложения цветков процессы развития идут с одинаковой скоростью у яровизированных и неяровизированных растений: так, скорость образования листьев у них одинакова, и нет никаких признаков более раннего старения листьев у яровизированных растений».

По поводу этого последнего замечания следует указать, что авторы, повидимому, смешивают явления роста и развития: ускоренное «созревание» растения может и не сопровождаться ускорением роста вегетативных органов его. Кроме того, данным Парвиса можно противопоставить более поздние наблюдения Серейского и Слудской (1937), которые обнаружили ясное ускорение развития всходов при яровизации яровых и озимых пшениц.

Что же касается опытов Григори и Парвиса с изолированными зародышами, то и они, на наш взгляд, несколько не противоречат нашей гипотезе. Ведь если предположить, что в продолжение первых пяти часов, в течение которых семя находилось в растворе, в зародыше повышалась концентрация фитогормонов вследствие поглощения их из эндосперма, то в дальнейшем у яровизируемых и неяровизируемых зародышей эта концентрация, вначале одинаковая, не могла оставаться на одном уровне: у последних она должна была быстро снизиться вследствие траты ростовых веществ в процессах роста, тогда как у первых в связи с отсутствием или задержкой роста все наличное количество этих веществ должно было сохраниться без изменений. А так как процессы развития не зависят от роста зародыша и продолжают в нем в течение всего периода яровизации, то

ясно, что неодинаковая внутриклеточная концентрация фитогормонов могла повлиять на дальнейший ход этих процессов у яровизированных и неяровизированных растений и в тех условиях, какие имели место в опытах Григори и Парвиса.

Из этих опытов, по нашему мнению, следует скорее заключить, что помимо концентрации фитогормонов, на развитии зародыша должна отражаться также и длительность воздействия на него этих веществ. Этот вывод и был сделан Тиманном и Лэном (Thimann and Lane 1938).

Быстрый прогресс наших знаний о фитогормонах за последние годы делает необходимым внести в нашу первоначальную гипотезу и еще одну поправку. В настоящее время едва ли можно сомневаться в том, что и качественные особенности действующего на зародыш комплекса фитогормонов не остаются без влияния на его развитие. А состав этого комплекса и химическая природа активных веществ, присутствующих в тканях зародыша и развивающегося из него растения, также, несомненно, изменяются в зависимости от внешних и внутренних условий, в которых протекают процессы развития.

Таким образом, опыты различных авторов, опубликованные за последние годы, не дают пока оснований считать нашу гипотезу о физиологической природе яровизации несостоятельной, как думают Григори и Парвис; они заставляют нас только внести в нее некоторые коррективы.

Что высказанные нами предположения действительно могут играть роль полезной рабочей гипотезы, об этом свидетельствуют уже упомянутые в предыдущей главе наши опыты с предпосевной обработкой семян различных растений растворами гетероауксина и бластанина (Холодный 1936), и в особенности позднейшие опыты Тиманна и Лэна (1938), а также Амлонга и Наундорф (1939). Все эти авторы отмечают, что кратковременное действие повышенных концентраций фитогормонов на прорастающие семена отражается на дальнейшем развитии растений. При этом в некоторых случаях наблюдалось усиление роста вегетативных органов, в других — усиленное плодоношение, а иногда и заметное сокращение периода вегетации. Все эти данные носят пока предварительный характер и нуждаются в проверке и дополнительных исследованиях, но все же они позволяют нам высказать надежду, что введение фитогормонов в растительный организм на определенных стадиях его развития в будущем может оказаться полезным приемом для увеличения продукции растительной массы и для управления развитием сельскохозяйственных растений.

ГЛАВА 7

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В предыдущих главах на ряде примеров мы познакомились с современным положением нескольких основных вопросов «эндокринологии растений». Мы могли убедиться в том, что несмотря на огромный труд, затраченный на изучение фитогормонов в течение последних двух десятилетий и несмотря на громадное количество накопленного фактического материала, эта отрасль знания все еще находится в начальной стадии своего развития. О ее молодости говорит в особенности то изобилие разнообразных и иногда противоречивых гипотез, которое нам неоднократно приходилось отмечать в нашем изложении.

Однако, как ни скудны наши знания по большинству затронутых в этой книге вопросов, все же они позволяют с уверенностью утверждать, что молодая наука о фитогормонах имеет большую будущность. Перспективы ее развития определяются удельным весом тех проблем, которые она ставит и пытается разрешить. Нетрудно видеть, что теоретическое и практическое значение этих проблем очень велико.

В самом деле, для всего естествознания нашей эпохи характерно устремление исследовательской мысли в сторону предметов и явлений крайне малого масштаба. Особенно ясно эта тенденция выражена в современной физике, уделяющей исключительное внимание внутриатомным явлениям. Но и в современной биологии с каждым годом растет значение «предельно-малых» величин как в сфере вопросов о структуре «живого вещества», так и в отношении биохимических и физиологических процессов, протекающих в животных и растительных организмах. В этой последней области выражением указанной основной тенденции современного естествознания является повышенный интерес к различным олигодинамическим явлениям, т. е. к процессам, в которых принимают участие исчезающе-малые количества материи и энергии. Все более выясняется, что именно эти явления представляют собою характерную черту всей организованной природы, что без точного и полного знания их невозможно достичь конечной цели биологической науки — «овладения» живой природой в теории и на практике, т. е. умения предвидеть то, что в

ней происходит, и управлять ею сообразно с нашими интересами и желаниями. Именно то обстоятельство, что вещества, принимающие участие в олигодинамических явлениях, входят в биохимические реакции в ничтожно-малых количествах и, следовательно, обладают исключительно высокой физиологической и биохимической активностью, — делает их наиболее удобным средством для изменения течения различных жизненных процессов. Как мы видели, и в самом организме они играют роль «орудий», используемых им для регулирования его функций в соответствии с меняющимися условиями внешней и внутренней среды.

Чем объясняется необычайно высокая «активность» веществ-регуляторов, т. е. способность их при ничтожных концентрациях вызывать значительный эффект, мы не знаем. В отношении фитогормонов наиболее вероятным нам представляется предположение, что субстрат, на который они действуют в живой клетке, обладает сходными свойствами, т. е. присутствует в ней в ничтожном количестве, но в то же время является физиологически и биохимически весьма существенной ее составной частью. Таким субстратом может быть, во-первых, неизвестная нам, но всегда предполагаемая основа организованной субстанции протоплазмы и ядра, в виде некоторого сложного химического соединения или комплекса соединений, наделенного главнейшими жизненными свойствами и подчиняющего своему влиянию инертную массу энергопластического материала. Таким субстратом может быть и одно из вспомогательных «орудий» клетки, напр., ферментативный ее аппарат.

По всей вероятности, объектом действия одних фитогормонов является «активное начало» протоплазмы, ее остов, состоящий из живого вещества, другие — влияют на течение биохимических и физиологических процессов в клетке более непосредственно, активируя или, наоборот, тормозя определенные энзиматические реакции.

Ближайшее участие протоплазмы в большинстве гормональных явлений из числа тех, которые были нами рассмотрены в этой книге, можно считать не подлежащим никакому сомнению. Это факт большой принципиальной важности. Он делает необходимым при изучении гормональных явлений, при выяснении роли фитогормонов в различных жизненных процессах растения считаться как с наличием наследственно детерминированных, исторически сложившихся свойств данного организма, так и со сложнейшей зависимостью всякой «живой системы» от бесконечно разнообразных и изменчивых влияний внешней и внутренней среды. Поэтому необходимо с особой осторожностью относиться к тем «подкупающим своей простотой» схемам, на которые падки иные исследователи, склонные забывать о громадной сложности большинства явлений, разыгрывающихся в живом организме. Некоторые из таких схем были подвергнуты нами критическому разбору в этой книге. Главный их недостаток —

односторонний подход к изучаемым явлениям — естественное следствие чрезмерного увлечения новыми идеями, внесенными в физиологию растений учением о фитогормонах. Исследователь, ставший жертвой такого увлечения, неизбежно скатывается до уровня механистических и идеалистических представлений, не выдерживающих критики с позиций диалектического материализма, и неизбежно приходит в конфликт с тем единственно-правильным течением в современной биологии, истоками которого являются идеи Ч. Дарвина.

Однако, учитывая все громадное значение протоплазмы, как основного субстрата всех жизненных явлений, в том числе и гормональных, мы не должны впадать в другую крайность и горючиться на мысли, что фитогормоны следует рассматривать просто как источники раздражений (Reizstoffe). Эта точка зрения, поддерживаемая в настоящее время некоторыми выдающимися немецкими физиологами (Иост 1935, Фиттинг 1936), таит в себе ту опасность, что она обезоруживает исследователя, стремящегося дать более глубокий анализ гормональных явлений в растительном организме. Традиционные схемы «физиологии раздражимости», как это показывает вся история нашей науки, не идут дальше формальных аналогий, парализуют всякие попытки выйти из заколдованного круга абстрактных понятий ссылкой на не поддающуюся анализу сложность всех явлений, имеющих в своей основе таинственную «чувствительность» живой протоплазмы. Между тем, физиология, представляющая собой, по выражению Ф. Энгельса, «физику и в особенности химию живого тела»¹⁾, не должна, конечно, ни в одном из самых укромных своих уголков оставлять закрытые двери для физико-химического анализа. Такой анализ, как опять-таки учит нас вся более чем столетняя история физиологии растений, является основой подлинного прогресса этой науки, обеспечивая ей прочные успехи как в теории, так и в области практических применений. Ярким представителем этого здорового, исторически себя оправдавшего направления был в нашей стране К. А. Тимирязев, неоднократно подчеркивавший в своих работах необходимость применения точных физических и химических методов в физиологии растений и своим примером учивший нас, как надо ими пользоваться. Это, конечно, ни в какой мере не уменьшает значения и чисто физиологической методики, своеобразия которой обуславливается особенностями живых объектов исследования. С многочисленными примерами таких физиологических методов мы имели возможность познакомиться на предыдущих страницах, и необхо-

¹⁾ Приводим полный текст этого замечательного диалектического определения физиологии: «Физиология есть, разумеется, физика и в особенности химия живого тела, но вместе с тем она перестает быть специально химией: с одной стороны, сфера ее действия здесь ограничивается, но, с другой, она поднимается на высшую ступень». (Ф. Энгельс, Диалектика природы, Изд. 6, Москва 1934, стр. 110.)

димось их ясно каждому, кто с какой бы то ни было точки зрения пробовал подойти к изучению явлений, протекающих в живом организме.

Исключительная важность исследования фитогормонов видна и из необычайного разнообразия тех явлений, на которые эти вещества оказывают более или менее заметное влияние. В дополнение к тому, о чем мы уже говорили раньше в различных разделах нашей книги, отметим только, что, по новейшим данным, полученным в нашей лаборатории (Холодный и Горбовский 1939), введение в зеленый ассимилирующий лист слабого раствора гетероауксина (1 : 10%) резко усиливает его фотосинтез. Таким образом, и эта важнейшая функция растительного организма оказывается, повидимому, связанной с наличием в клетке фитогормонов. Не исключена возможность, что в дальнейшем при помощи этих веществ-регуляторов удастся в известных пределах управлять процессом созидания органического вещества в хлорофилловом зерне и тем самым положить начало новому методу повышения продуктивности сельскохозяйственных растений.

Влияние слабых растворов гетероауксина на фотосинтез представляет интерес еще и с той точки зрения, что оно указывает на тесную зависимость этого процесса от состояния протоплазмы ассимилирующей клетки. Установленное Любименко и Щегловой (1932) повышение интенсивности ассимиляции в поврежденных листьях, по всей вероятности, также должно найти свое объяснение в действии веществ гормонального типа, так как механические и другие повреждения живых растительных тканей всегда сопровождаются накоплением фитогормонов около поврежденных мест (см. гл. 2).

Говоря о связи между гормональными явлениями и процессом фотосинтеза, для изучения которого так много было сделано К. А. Тимирязевым, нельзя не упомянуть о том, что этот крупнейший наш физиолог уже много лет назад не раз отмечал большое значение нового отдела физиологии — учения о гормонах — для понимания целого ряда сложнейших явлений в животном и растительном организме. Так, в лекциях «Исторический метод в биологии»¹⁾, обсуждая вопрос о возможности влияния «оплодотворяющего начала» на материнское растение и на позднейшее потомство, происходящее от того же материнского организма, но от другого отца (телегония), Тимирязев указывает, что эти явления могли бы быть связаны с распространением в растительном организме химических веществ типа гормонов.

Фактический материал, изложенный нами в двух последних главах, ставит вне всякого сомнения участие фитогормонов в явлениях морфогенеза и развития растений. Следует поэтому признать совершенно законными попытки ряда исследователей выяс-

¹⁾ Собрание сочинений К. А. Тимирязева, т. VI, стр. 174.

нить более конкретно роль этих веществ в тех или иных стадиях онтогенеза высших растений. Такие попытки могут быть неудачны, в особенности, если авторы их исходят из методологически неправильных позиций, но эти неудачи ни в коем случае не должны служить основанием для огульного осуждения всего эндокринологического направления в физиологии развития растений. Наоборот, насколько позволяют судить данные, накопленные к настоящему моменту в этом отделе физиологии, для дальнейшего прогресса его, по нашему глубокому убеждению, необходимо опереться в первую очередь на учение о фитогормонах. Это не значит, конечно, что мы ожидаем от эндокринологии растений полного освещения сложных проблем физиологии развития. Высказать такую надежду значило бы снова впасть в ту односторонность, в ту мономанию, против которых мы сами только что предостерегали. Мы хотим только сказать, что на современном этапе развития нашей науки мы не видим других сколько-нибудь надежных отправных точек для углубленного физиологического анализа явлений онтогенеза растительного организма, кроме тех, которые дает нам учение о фитогормонах.

Могут указать и уже указывали на теорию стадийного развития, разработанную акад. Лысенко, как на одно из тех крупных достижений современной науки, которые получены вне всякой связи с учением о фитогормонах. Кое-кто склонен даже видеть в попытках применить это учение к физиологии развития растений нечто, противоречащее основным положениям теории Лысенко. Такое мнение основано, конечно, на глубочайшем недоразумении. Учение о стадийном развитии, действительно, открыло нам глаза на ту сторону явлений онтогенеза, на которую до сих пор почти не обращали внимания. Оказалось, что каждому растению в различные моменты его онтогенетического развития необходимы различные сочетания внешних условий и что эти изменения в характере «требований», предъявляемых развивающимся растением к окружающей его среде, строго закономерны. Для некоторых растений эти закономерные отношения их к среде выяснены довольно точно, что дало возможность в известных пределах управлять их развитием.

Все эти, в основном, экологические данные, как ни велико их теоретическое и, в особенности, практическое значение, по существу очень мало дают нам для понимания физиологической природы явлений онтогенеза и их зависимости от условий внешней среды. Самый термин «требование», так широко применяемый Лысенко и другими для обозначения определенных отношений растительного организма к среде и явно носящий на себе печать антропоморфизма, является своего рода *testimonium paupertatis* — свидетельством скудости наших знаний о сущности этих отношений. Конечно, применение этого термина для обозначения определенной группы явлений вполне законно, но законно только в

той же мере, в какой допустимо, например, употребление терминов «раздражение, раздражимость» в современной физиологии растений. И подобно тому как эти последние термины часто служат для исследователя «подушкой ленивого разума», усыпляющей его стремление к более глубокому анализу жизненных явлений, так и понятие «требования» может сыграть отрицательную роль тормоза научно-исследовательской мысли, если мы не перешагнем через него, чтобы вступить в сферу вопросов чисто физиологического порядка.

Для физиолога вскрыть содержание «требований», предъявляемых растением к среде, значит не только установить, какие внешние условия нужны ему для прохождения определенной стадии развития или для перехода к следующей; это значит также выяснить, какие внутренние изменения в организме обуславливаются данным сочетанием внешних факторов и каким образом эти изменения «внутренней среды» отражаются на наиболее интимных процессах, происходящих в протоплазме и внешне выражающихся либо продвижением развивающегося растения еще на одно звено в цепи явлений онтогенеза, либо более или менее длительным переживанием одной и той же стадии развития.

Этой задачи теория стадийного развития в современном ее состоянии почти не затрагивает. И поэтому, с точки зрения физиолога, в основном, она представляет собой в настоящее время не более, чем простое описание взаимоотношений между совершающимися в растительном организме явлениями развития и комплексом воздействий, исходящих из окружающей его внешней среды¹⁾. Чтобы подойти к объяснению этих взаимоотношений, чтобы вскрыть «внутренний смысл» того, что совершается в развивающемся растении под влиянием тех или иных внешних факторов, необходимо подойти к этим явлениям с методами исследования современной физиологии.

Эта большая и трудная задача — физиологического анализа стадийного развития растений — потребует, конечно, не одного десятилетия упорной и разносторонней работы. И мы позволяем себе высказать уверенность, что в этой работе дальнейшие исследования над фитогормонами сыграют не последнюю роль.

Этим, конечно, далеко не исчерпываются задачи, стоящие перед физиологией гормональных явлений растительного организма. Весьма важным и почти еще не затронутым вопросом фитогендокринологии нужно считать вопрос о влиянии фитогормонов на явления метаболизма, т. е. на те процессы, которые связаны с превращениями питательных веществ в теле растения. Имеющиеся немногочисленные данные из этой области дают основание и здесь в дальнейшем ожидать интересных открытий.

В связи с этим придется остановиться и на проблеме взаимо-

¹⁾ Это, конечно, несколько не уменьшает большого научного значения теории стадийного развития. Описание, точно отражающее действительность, — необходимый и важнейший этап научного ее анализа.

отношений между фитогормонами и ферментами. Мне не раз уже приходилось указывать на большое теоретическое значение этой проблемы, в частности, для вопроса о механизме действия ростовых веществ на живую растительную клетку, и здесь я еще раз повторю то, что было сказано мною на эту тему в одной из прежних статей (Холодный 1936).

«Что собственно представляет собой живая клетка с физиологической точки зрения? Ее можно рассматривать как сложную и всегда находящуюся в движении систему, через которую в течение всей ее жизни проходит поток материи — энергии, испытывая в ней разнообразные превращения. Этот материально-энергетический поток в каждый данный момент характеризуется определенными интенсивностью и направлением, которые в основном зависят от наследственно-детерминированных свойств клетки, но в известных пределах могут меняться в соответствии с изменениями внутренних и внешних условий.

Наследственно детерминированные конституциональные или структурные признаки клетки тоже, как известно, меняются в процессе онтогенеза, закономерно проходя определенные стадии развития. Характер, длительность, а иногда и последовательность этих стадий не всегда одинаковы: они зависят и от особенностей среды, и от изменения внутренних факторов.

Все это обуславливает необычайную изменчивость, динамичность всех проявлений жизни. Однако, несмотря на это, в жизненных явлениях каждого организма при нормальных условиях наблюдается поражающая исследователя согласованность, координированность. Чем это объясняется? Современная физиология обычно ищет ответа в данных эндокринологии, т. е. в химической регуляции. На этот путь в последнее время стала и эмбриология животных, о чем свидетельствует стремительное развитие учения об организаторах и других химических факторах онтогенетического развития.

Если остановиться только на гормонах, то можно спросить, как же нужно представлять себе их работу по упорядочению, координации различных физиологических процессов в клетке. Чирх давно уже высказал мысль, что гормоны действуют через ферментативный аппарат. Конкретизируя и углубляя эту идею, мы прежде всего должны допустить, что в каждой клетке в каждый данный момент ее существования наряду с процессами, которые протекают с достаточно большой скоростью и легко обнаруживаются обычными нашими методами, всегда идут еще и многие другие, настолько замедленные, что они в течение всей жизни клетки могут не дать никаких внешних проявлений. Эти заторможенные, незаметные для нас процессы соответствуют потенциям Клебса в их динамической, диалектической трактовке.

Торможение определенных биохимических ферментативных реакций или, наоборот, их ускорение — функция химических регуляторов. От работы этих агентов, в конце концов, зависит

общее направление материально-энергетического потока, которое приводит к тому, что только некоторые потенциалы клетки реализуются, проявляются. Какие именно потенциалы обнаружатся, зависит, по видимому, в первую очередь не от химической природы активатора-гормона, а от его концентрации в клетке. Мы видели, что результат действия, напр., ауксина, меняется с его концентрацией и что совсем несходные в химическом отношении вещества могут оказывать одинаковое физиологическое действие. Причину этой неспецифичности, по всей вероятности, следует искать прежде всего в механизме действия ростовых гормонов: можно думать, что они влияют на ход жизненных явлений, изменяя не химический состав, а тончайшие коллоидно-химические особенности субстрата этих явлений, т. е. структуру живой протоплазмы.

Попытаемся для большей ясности, исходя из этой схемы, проанализировать какой-нибудь конкретный случай, напр., образование корней на стебле колеуса или помидора под влиянием гетероауксина или другого аналогичного вещества.

При нормальных условиях работа ферментов в этих клетках срегулирована так, что они, проходя свой жизненный цикл, во второй половине его, после стадии вытягивания, уже не делятся и не растут: в них происходят лишь процессы внутренней дифференцировки. Еще позже прекращаются всякие вообще заметные морфологические изменения, связанные с развитием, и клетка становится, по видимому, только ареной некоторых химических явлений, связанных с ассимиляцией и диссимиляцией. Однако, в действительности, наряду с этими процессами, в тех же клетках незаметно происходят и другие, которых мы не можем обнаружить только вследствие их слишком незначительной скорости. Такое физиологическое состояние клетки соответствует определенной концентрации и определенному качественному составу присутствующих в ней химических регуляторов.

Пусть теперь их концентрация и состав изменятся в ту или другую сторону. Это немедленно должно отразиться на характере ферментативных процессов: некоторые из них, которые до сих пор были заторможены, могут приобрести значительную скорость; другие, наоборот, перейдут в состояние «тлеющих», незаметных реакций. Таким образом начинают проявляться новые скрытые потенциалы клеток. В нашем случае дальнейшее развитие, соответственно новому направлению материально-энергетического потока, принимает характер, несвойственный этим клеткам в нормальных условиях: они делятся и образуют зачатки корней там, где обычно их не бывает».

В качестве другого примера можно было бы привести новообразование почек на листьях бегонии (см. стр. 184). Биохимические реакции, представляющие собой первые звенья в длинной цепи изменений, которые заканчиваются формированием этих почек, согласно нашей гипотезе, идут — с крайне незначительной скоростью — в клетках листового эпидермиса и при наличии нор-

мальной связи между листом и другими органами материнского растения. Нарушение этой связи, вызванное перерезкой проводящих путей, сопровождается накоплением в эпидермальных клетках некоторых фитогормонов, которые здесь же в листе образуются, но при нормальных условиях быстро из него выводятся в места их главного потребления — в развивающиеся вегетационные верхушки. Достигнув известной концентрации, эти вещества «растормаживают» ферментативные процессы, необходимые для того, чтобы клетки эпидермиса получили импульс к делению, заложению меристемы и последующей дифференцировке ее в зачаточные органы нового растения. Другими словами, под влиянием определенного комплекса фитогормонов здесь так же, как и в ранее рассмотренном нами примере, как бы освобождаются, или активируются, скрытые в клетках «потенции». Следует отметить, что, по исследованиям Прево, в листьях бегонии одновременно с заложением почек в их эпидермисе действительно наступает значительное усиление процессов метаболизма.

Мысли, развитые в приведенной выше цитате, представляют собой, конечно, ничто иное, как ряд гипотетических предположений. Вехи, намечаемые исследователем в какой-либо новой, мало разработанной отрасли науки, всегда выливаются в форму рабочих гипотез. И нам кажется, что «гипотеза тлеющих потенций» также может быть полезной руководящей нитью при дальнейших исследованиях над фитогормонами.

В заключение мы должны еще раз подчеркнуть основной вывод, к которому приводит нас развитие фитоэндокринологии за последние годы и который мы стремились провести красной нитью через все наше изложение. Растительный организм, как и животный, располагает большим и разнообразным арсеналом «химических орудий», объединяемых нами под названием «гормонального комплекса». С какими бы физиологическими явлениями мы ни имели дело, почти всегда оказывается, что в естественных условиях они регулируются действием не одного какого-либо активного вещества, а целой группы их. С другой стороны, одни и те же фитогормоны в различных сочетаниях и концентрациях могут вызывать самые разнообразные явления. Все это говорит о большой сложности гормональных явлений в растительном организме и о трудностях, ожидающих исследователя на пути к всестороннему их освещению.

«Эндокринология растений» получила свое начало в замечательных опытах Ч. Дарвина, описанных 60 лет назад. Все современное учение о фитогормонах представляет собой, по существу, дальнейшее развитие идеи, впервые высказанной тем же Дарвином. Мы уверены, что следуя по путям, намеченным в работах великого ученого, и только на этих путях, наша молодая наука преодолет все трудности и даст для познания природы растений все то, на что дают основание надеяться успехи, достигнутые ею в течение двух первых десятилетий ее существования.

ЛИТЕРАТУРА

- Almoslechner, E., 1934. Die Hefe als Indikator für Wuchsstoffe. *Planta* **22**: 515.
- Amlong, H. U., 1936. Zur Frage der Wuchsstoffwirkung auf das Wurzelwachstum. *Jahrb. wiss. Bot.* **83**: 773—780.
- Amlong, H. U., 1937. Ueber die Bedeutung des Wuchsstoffes für Wachstum und Geotropismus der Wurzel. *Berichte d. deut. bot. Ges.* **55**: (183).
- Amlong, H. U. und Naundorf, G., 1937. Ueber einige praktische Anwendungen der pflanzlichen Streckungswuchsstoffe. *Forschungsdienst*, **4**: 417—428.
- Amlong, H. U. und Naundorf, G., 1938. Ueber die Bedeutung der Wuchsstoffe für das Frühtreiben. *Gartenbauwiss.* **12**: 116—120.
- Amlong, H. U. und Naundorf, G., 1939. Wuchsstoffe und Pflanzenertrag. *Forschungsdienst*, **7**: 465—482.
- Appleman, C. O., 1918. Special growth-promoting substances and correlation. *Science* **48**: 319—320.
- Arnold, B., 1927. Die Entwicklung und Aufgabe des Aleurons bei einigen Getreidearten. *Acta bot. Inst. Univ. Zagreb*, **2**: 57.
- Avery, G. S., Burkholder, P. R. and Creighton, H. B. 1937. Production and distribution of growth hormone in shoots of *Aesculus* and *Malus*, and its probable role in stimulating cambial activity. *Am. J. Bot.* **24**: 51—58.
- Avery, G. S. and LaRue, C. D., 1938. Growth and tropic responses of excised *Avena coleoptiles* in culture. *Bot. Gazette* **100**: 185—199.
- Avery, G., Bouillenne, R., Boysen-Jensen, P., Dostal, R., Kögl, F., Koningsberger, V., Nielsen, N., Sirks, M., Zollikofer, C., 1938. Etudes et recherches sur les phytohormones. *Inst. internat. de Coopér. intellect.*, Paris: 1—125.
- Bakhuizen van de Sande, H. L., 1930. The internal causes of growth and differentiation in plants. *Contrib. to Marine Biology*. State Univ. Press. Sept. 1, 1930.
- Bary, A. de, 1877. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne.
- Bayliss, W. M., and Starling, E., 1906. *Ergebnisse der Physiologie*, **5**: 664.
- Beijerinck, M. W., 1888. Ueber das Cecidium von *Nematus Caprae* auf *Salix amygdalina*. *Bot. Zeitung*. **46**: 1—11, 17—27.
- Beth, K., 1938. Untersuchungen über die Auslösung von Adventivembryonie durch Wundreiz. *Planta*, **28**: 296—343.

- Beyer, A., 1925. Untersuchungen über den Traumatotropismus der Pflanzen. Biol. Zentralbl. **45**: 683—702, 746—768.
- Beyer, A., 1928. Experimentelle Studien zur Blaauwschen Theorie. II. *Planta* **5**: 478—519.
- Beyer, A., 1932. Untersuchungen zur Theorie der pflanzlichen Tropismen. *Planta* **18**: 509—524.
- Blaauw, A. H., 1914. Licht und Wachstum. I. *Z. f. Bot.* **6**: 641—703.
- Blaauw, A. H., 1915. Licht und Wachstum. II. *Z. f. Bot.* **7**: 465—532.
- Blaauw, A. H., 1918. Licht und Wachstum. III. *Med. Landbouwhoogeschool* **15**: 89—204.
- Bonner, J., 1934. The relation of hydrogen ions to the growth rate of the *Avena coleoptile*. *Protoplasma* **21**: 406—423.
- Bonner, J., 1935. Zum Mechanismus der Zellstreckung auf Grund der Micellarlehre. *Jahrb. wiss. Bot.* **82**: 377—412.
- Bonner, J., 1938. Nicotinic acid and the growth of isolated pea embryos. *Plant Physiol.* **13**: 865.
- Bonner, J. and Addicott, F., 1937. Cultivation in vitro of excised pea roots. *Botan. Gazette* **99**: 144.
- Bonner, J. and Axtman, G., 1937. The growth of plant embryos in vitro. Preliminary experiments on the role of accessory substances. *Proceed. Nat. Acad. Sci.* **23**: 453—457.
- Bonner, J. and English, J., 1938. A chemical and physiological study of traumatin, a plant wound hormone. *Plant Phys.* **13**: 331—348.
- Bonner, J. and Erickson, J., 1938. The *Phycomyces* assay for thiamin (vitamin B₁): the Method and its chemical specificity. *Amer. Journ. Bot.* **25**: 685.
- Bonner, J. and Greene, J., 1938. Vitamin B and the growth of green plants. *Botan. Gaz.* **100**: 226.
- Bose, J. C., 1907. *Comparative electro-physiology*. London, 1907.
- Botjes, J. O., 1938. Induction of polarity by geotropical stimulation in tomato plants lacking growth substance owing to being kept in the dark. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. Amsterdam* **41**, № 2: 3—8.
- Bouillenne, R. and F. W. Went, 1933. Recherches expérimentales sur la néoformation des racines dans les plantules et les boutures des plantes supérieures. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg* **43**: 25—202.
- Boysen Jensen, P., 1910. Ueber die Leitung des phototropischen Reizes in *Avena*-Keimpflanzen. *Ber. d. deut. bot. Ges.* **28**: 118—120.
- Boysen Jensen, P., 1911. La transmission de l'irritation phototropique dans l'*Avena*. *Bull. Acad. Roy. Danemark* 1911, № 1: 3—24.
- Boysen Jensen, P., 1933a. Ueber den Nachweis von Wuchsstoff in Wurzeln. *Planta* **19**: 345—350.
- Boysen Jensen, P., 1933b. Die Bedeutung des Wuchsstoffes für das Wachstum und die geotropische Krümmung der Wurzeln von *Vicia Faba*. *Planta* **20**: 688—698.
- Boysen Jensen, P., 1935. Die Wuchsstofftheorie und ihre Bedeutung für die Analyse des Wachstums und der Wachstumsbewegungen der Pflanzen. Jena, 1935.
- Boysen Jensen, P., 1936. Ueber die Verteilung des Wuchsstoffes in Keimstengeln und Wurzeln während der phototropischen und geotropischen Krümmung. *Kgl. Danske Vedenskab. Selskab., Biol. Med.* **13**: 1—31.

- Boysen Jensen, P., and Nielsen, N., 1925. Studien ueber die hormonalen Beziehungen zwischen Spitze und Basis der Avena-Koleoptile. *Planta* **1**: 321—331.
- Brauner, L., 1922. Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. *Z. f. Bot.* **14**: 497—547.
- Brauner, L., 1927. Untersuchungen über das geoelektrische Phänomen. *Jahrb. wiss. Bot.* **66**: 381—428.
- Brauner, L. and Bünning, 1930. Geoelektrischer Effekt und Elektrotropismus. *Ber. d. deut. bot. Ges.* **48**: 470—476.
- Brieger, Fr., 1924. Untersuchungen über den Wundreiz. *Ber. d. deut. bot. Ges.* **42**: (79) — (90).
- Bruck, W. F., 1904. Untersuchungen über den Einfluss von Aussenbedingungen auf die Orientierung der Seitenwurzeln. *Ztschr. f. allg. physiol.* Bd. **3**, H. **4**, S. 18.
- Brunner, G., 1932. Beiträge zur Entwicklungsphysiologie der Kiefernkeimlinge. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **76**: 407—440.
- Bünning, E., 1927. Untersuchungen über traumatische Reizung von Pflanzen. *Z. f. Bot.* **19**: 433—476.
- Burgeff, H., 1934. Pflanzliche Avitaminose und ihre Behebung durch Vitaminzufuhr. *Ber. d. deut. bot. Ges.* **52**: 384—390.
- Burkholder, P. R. and Johnston, E. S., 1937. Inactivation of plant growth substance by light. *Smiths. Misc. Collect.* **95**, № 20.
- Buy, H. G. du, 1936. The change in the response of Avena coleoptiles to growth regulators produced by aging. *Proc. Nat. Acad. Sc.* **22**: 272—275.
- Buy, H. G. du und E. Nuernbergk, 1929. Ueber das Wachstum der Koleoptile und des Mesokotylys von Avena sativa unter verschiedenen Aussenbedingungen. *Proc. Kon. Akad. Wet. Amsterdam* **32**: 614—624.
- Buy, H. G. du und Nuernbergk, E., 1929a. Weitere Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf das Wachstum von Koleoptile und Mesokotyly bei Avena sativa. II. *Proc. Kon. Akad. Wet. Amsterdam* **32**: 808—817.
- Buy, H. G. du und Nuernbergk, E., 1930. Ueber Wachstum der Koleoptile und Mesokotylys von Avena sativa unter verschiedenen Bedingungen (III). *Proc. Kon. Akad. Wet. Amsterdam* **33**: 542—556.
- Buy, H. G. du und Nuernbergk, E., 1932. Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. *Ergeb. Biol.* **9**: 358—544.
- Buy, H. G. du und Nuernbergk, E., 1934. Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. II. *Ergeb. Biol.* **10**: 207—322.
- Buy, H. G. du und E. Nuernbergk, 1935. Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. III. *Ergeb. Biol.* **12**: 325—543.
- Child, C. M. and A. W. Bellamy, 1920. Physiological isolation by low temperature in Bryophyllum. *Bot. Gaz.* **70**: 249—267.
- Холодный, Н. Г., 1906. К вопросу о распределении в корне геотропической чувствительности. *Записки Киев. Общ. Естеств.* **20**: 105—147.
- Холодный, Н. Г., 1908. О геотропической и хемотропической чувствительности корневой верхушки. *Записки Киев. Общ. Естеств.* **20**: 239—249.
- Холодный, Н. Г., 1918. О влиянии металлических ионов на процессы раздражимости у растений. *Киев. Универс. Известия* **58**: 1—133.
- Cholodny, N., 1924. Ueber die hormonale Wirkung der Organspitze bei der geotropischen Krümmung. *Ber. d. deut. bot. Ges.* **42**: 356—362.

- Cholodny, N., 1924. Ueber Protoplasmaveränderungen bei Plasmolyse, *Bioch. Zeitschr.* **147**: 22—29.
- Cholodny, N., 1926. Beiträge zur Analyse der geotropischen Reaktion *Jahrb. wiss. Bot.* **65**: 447—459.
- Cholodny, N., 1927. Wuchshormone und Tropismen bei den Pflanzen. *Biol. Zentralbl.* **47**: 604—626.
- Cholodny, N., 1929. Einige Bemerkungen zum Problem der Tropismen *Planta* **7**: 461—481.
- Cholodny, N., 1929a. Ueber das Wachstum des vertikal und horizontal orientierten Stengels in Zusammenhang mit der Frage nach der hormonalen Natur der Tropismen. *Planta* **7**: 702—719.
- Cholodny, N., 1930. Mikropotometrische Untersuchungen über das Wachstum und die Tropismen der Koleoptile von *Avena sativa*. *Jahrb. wiss. Bot.* **73**: 720—758.
- Cholodny, N., 1931. Verwundung, Wachstum und Tropismen. *Planta* **13**: 655—694.
- Cholodny, N., 1931a. Zur Physiologie des pflanzlichen Wuchshormons. *Planta* **14**: 207—216.
- Cholodny, N., 1932. Ist die Wachstumsgeschwindigkeit der Wurzel von deren Lage abhängig? *Planta* **17**: 794—800.
- Cholodny, N., 1933. Zum Problem der Bildung und physiologischen Wirkung des Wuchshormons bei den Wurzeln. *Ber. d. deut. bot. Ges.* **51**: 85—98.
- Cholodny, N., 1933a. Beiträge zur Kritik der Blaauwschen Theorie des Phototropismus. *Planta* **20**: 549—576.
- Cholodny, N., 1934. Ueber die Bildung und Leitung des Wuchshormons bei den Wurzeln. *Planta* **21**: 517—530.
- Cholodny, N., 1935. Ueber das Keimungshormon von Gramineen, *Planta* **23**: 289—312.
- Холодный, Н. Г., 1935. К вопросу о роли гормонов при прорастании семян. *Советская Ботаника*, № 2: 19—28.
- Холодный, Н. Г., 1935. К теории яровизации. *Доклады Акад. Наук СССР*. (12): 391.
- Холодный, Н. Г., 1936. Гормонизация растений. *Природа*, № 2: 36—47.
- Холодный, Н. Г., 1936. К физиологии и биохимии бластания. *Журн. Инст. ботан. АН УССР*, № 10(18): 65—75.
- Холодный, Н. Г., 1936. Проблема химической регуляции морфогенеза и развития растений. *Природа*, № 3: 79—92.
- Холодный, Н. Г., 1938. Учение о фитогормонах и физиология развития растений. *Вісті АН УРСР*, № 7.
- Cholodny, N. and Sankewitsch, E., 1933. Plasmolyseform und Ionenwirkung. *Protoplasma* **20**: 57—72.
- Cholodny, N. G. and Sankewitsch, E., 1937. Influence of weak electric currents upon the growth of the coleoptile. *Plant Phys.* **12**: 385—408.
- Холодный, Н. Г. и Горбовский, А. Г., 1939. Влияние β-индолилуксусной кислоты на фотосинтез. *Доклады Акад. Наук СССР* **22**: 457.
- Cooper, W. C., 1936. Transport of root-forming hormone in woody cuttings. *Plant Physiol.* **11**: 779—793.
- Cooper, W. C., 1938. Hormones and root formation. *Bot. Gaz.* **99**: 599—614

Coster, C., 1927, 1928. Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen und Jahresringbildung in den Tropen. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg **37**: 49—160, **38**: 1—114.

Curtis, O. F., 1935. The translocation of solutes in plants. New York and London. (есть русск. перевод).

Czaja, A. Th., 1934. Der Nachweis des Wuchsstoffes bei Holzpflanzen. Ber. d. deut. bot. Ges. **52**: 267—271.

Czaja, A. Th., 1935. Polarität und Wuchsstoff. Ber. d. deut. bot. Ges. **53**: 197—220.

Czaja, A. Th., 1935a. Wurzelwachstum, Wuchsstoff und die Theorie der Wuchsstoffwirkung. Ber. d. deut. bot. Ges. **53**: 221—245.

Чайлахян, М. X., 1937. Гормональная теория развития растений.

Чайлахян, М. X., 1938. Влияние кольцевания и трансплантации на цветение растений. Известия Акад. Наук СССР, сер. биол. 1938, № 5—6: 1249.

Чайлахян, М. и Жданова, Л., 1938. Влияние гетероауксина на рост и развитие растений при обработке семян. Доклады Акад. Наук СССР **19**: 305.

Dagys, J., 1935. Wuchsstoffe der Mikroorganismen in embryonalen Geweben und im Blutungssaft. Protoplasma **24**: 14—91.

Dagys, J., 1936. Die Hefewuchsstoffe in Knospen und Blättern. Protoplasma **26**: 20.

Dagys, J., 1937. Die Hefewuchsstoffe in Mais-Keimlingen. Protoplasma **23**: 205.

Dagys, J., 1938. Ueber die gebundenen Hefewuchsstoffe. Protoplasma **31**: 524—534.

Darwin, C., 1880. The power of movement in plants. London, 1880.

Dijkman, M. J., 1934. Wuchsstoff und geotropische Krümmung bei *Lupinus*. Rec. trav. bot. néerl. **31**: 391—450.

Dolk, H. E., 1930. Geotropie en groeistof. Diss. Utrecht, 1930. English translation in Rec. trav. bot. néerl. **33**: 509—585, 1936.

Dolk, H. E. and K. V. Thimann, 1932. Studies on the growth hormone of plants. I. Proc. Nat. Acad. Sc. **18**: 30—46.

Dorn, H., 1938. Histologische Studien über die Entwicklung sprossbürtiger Wurzeln nach Heteroauxinbehandlung. Planta **28**: 20—42.

Dostal, R., 1926. Ueber die wachstumsregulierende Wirkung des Laubblattes. Acta Soc. Nat. Moraviae **3**: 83—209.

English, J. and Bonner, J., 1937. The wound hormone of plants. I. Traumatism, the active principle of the bean test. Journ. Biol. Chem. **121**: 791—799.

Errera, L., 1905. Conflits de préséance et excitations inhibitoires chez les végétaux. Bull. de la Soc. Roy. de Bot. de Belgique, T. **42**, f. 2.

Ferman, J. H. G., 1938. The role of auxin in the correlative inhibition of the development of lateral buds and shoots. Rec. trav. bot. néerl., **35**: 177—287.

Fiedler, H., 1936. Entwicklungs- und reiz-physiologische Untersuchungen an Kulturen isolierter Wurzelspitzen. Z. f. Bot. **30**: 385—436.

Fischnich, O., 1935. Ueber den Einfluss von β -Indolylessigsäure auf die Blattbewegungen und die Adventivwurzelbildung von *Coleus*. Planta **24**: 552—583.

Fitting, H., 1907. Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. wiss. Bot. **44**: 177—253.

Fitting, H., 1909. Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. Z. f. Bot. **1**: 1—86.

Fitting, H., 1910. Weitere entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Orchideenblüten. *Z. f. Bot.* **2**: 225—267.

Fitting, H., 1936. Die Hormone als physiologische Reizstoffe. *Biol. Zentralb.* **56**: 69—86.

Frey-Wissling, A., 1936. Der Aufbau der pflanzlichen Zellwände. *Protoplasma* **25**: 261—300.

Frey-Wissling, A., 1937. Ueber die submikroskopische Morphologie der Zellwände. *Ber. d. Deut. Bot. Ges.* **55**: (119).

Garner, W. and Allard, H., 1920. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *Journ. Agr. Res.* **18**: 553—606.

Garner, W. and Allard, H., 1925. Localization of the response in plants to relative length of day and night. *Journ. Agr. Res.* **31**: 555—566.

Gautheret, R. J., 1938. La culture des tissus végétaux. *Revue „Sciences“*, № 20.

Geiger-Huber, M. and Bulet, E., 1936. Ueber den hormonalen Einfluss der β -Indolylessigsäure auf das Wachstum isolierter Wurzeln in keimreifer Organkultur. *Jahrb. wiss. Bot.* **84**: 233—253.

Gorter, C. J., 1932. Groeistofproblemen bij Wortels. *Diss. Utrecht*, 1932.

Gouwentak, C. A., 1936. Kambiumtätigkeit und Wuchsstoff. I. *Med. Landbouwhoogeschool Wageningen*, **40**: 3—23.

Gradmann, H., 1925. Untersuchungen über geotropische Reizstoffe. *Jahrb. wiss. Bot.* **64**: 201—248.

Greenleaf, W. H., 1937. Induction of polyploidy in *Nicotiana*. *Science N. S.*, **86**: 565—566.

Gregory, F. G. and Purvis, O. N., 1938. Studies in vernalization of cereals. *Annals of Bot.*, N. S. **2**: 237—251.

Gustafson, F., 1939. Auxin distribution in fruits and its significance in fruit development. *Amer. Journ. of Bot.* **26**: 189—193.

Guttenberg, H., von., 1935. Wachstum und Bewegung. *Fortschritte der Botanik* IV.

Haberlandt, G., 1902. Kulturversuche mit isolierten Pflanzenzellen. *Sitzungsberichte d. Akad. d. Wiss. in Wien, Math.-naturw. Klasse* **111**.

Haberlandt, G., 1913. Zur Physiologie der Zellteilung. *Sitzungsber. d. k. preuss. Akad. Wiss.* 1913: 318—345.

Haberlandt, G., 1914. Zur Physiologie der Zellteilung. *Sitzungsber. d. k. preuss. Akad. Wiss.* 1914: 1096—1111.

Haberlandt, G., 1919a. Zur Physiologie der Zellteilung. Ueber Zellteilungen nach Plasmolyse. *Sitzungsber. d. preuss. Akad. Wiss.* **20**: 322—348.

Haberlandt, G., 1919b. Zur Physiologie der Zellteilung. *Sitzungsber. d. preuss. Akad. Wiss.* **39**: 721—733.

Haberlandt, G., 1920. Zur Physiologie der Zellteilung. Ueber das Wesen des plasmolytischen Reizes bei Zellteilungen nach Plasmolyse. *Sitzungsber. d. preuss. Akad. Wiss.* **11**: 323—338.

Haberlandt, G., 1921a. Zur Physiologie der Zellteilung. Ueber Auslösung von Zellteilungen durch Wundhormone. *Sitzungsber. d. preuss. Akad. Wiss.*: 221—234.

Haberlandt, G., 1921b. Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. *Beitr. allg. Bot.* **2**: 1—53.

- Haberlandt, G., 1922. Ueber Zellteilungshormone und ihre Beziehungen zur Wundheilung, Befruchtung, Parthenogenese und Adventivembryonie. *Biol. Zentrabl.* **42**: 145—172.
- Haberlandt, G., 1928. Zur Entwicklungsphysiologie des Periderms. *Sitzungsber. d. preuss. Akad. Wiss.* XXIII: 3—24.
- Haberlandt, G., 1937. Statolithentheorie und Wuchsstofflehre. *Sitzungsber. Preuss. Akad. Wiss. Phys. math. Kl.* 1937, XVII: 3—9.
- Hamner, K. C., and Bonner, J., 1938. Photoperiodism in relation to hormones as factors in floral initiation and development. *Bot. Gaz.* **100**: 388.
- Harris, R. V. and Pearse, H. L., 1937. The crown gall disease of nursery stocks. *Ann. Report East Malling Res. Station*: 187—193.
- Harvey, E. N., 1920. An experiment on regulation in plants. *Amer. Nat.* **54**: 362—367.
- Hawker, L. E., 1932. Experiments on the perception of gravity by roots. *New Phytol.* **31**: 321—328.
- Heyn, A. N. J., 1931. Der Mechanismus der Zellstreckung. *Rec. trav. bot. néerl.* **28**: 113—244.
- Hitchcock, A. E. and P. W. Zimmerman, 1935. Absorption and movement of synthetic growth substances from soil as indicated by the responses of aerial parts, *Contrib. Boyce Thompson Inst.* **7**: 447—476.
- Hitchcock, A. E., and P. W. Zimmerman, 1935. Effect of growth substances on the response of cuttings. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* **8**: 63—79.
- Jost, L., 1893. Ueber Beziehungen zwischen der Blattentwicklung und der Gefäßbildung in der Pflanze. *Bot. Zeit.* **51**: 89—138.
- Jost, L., 1932. Die Determinierung der Wurzelstruktur. *Zeitschr. f. Bot.* **25**: 481—522.
- Jost, L., 1935. Wuchsstoff und Zellteilung. *Ber. d. deut. bot. Ges.* **53**: 733—750.
- Keeble, E., Nelson, M. G. and Snow, R., 1931. The Integration of Plant Behavior. III. The Effect of Gravity on the Growth of Roots. *Proc. Roy. Soc. B* **168**: 360—365.
- Kögl, F., 1935. Ueber Wuchsstoffe der Auxin- und der Bios-Gruppe. *Ber. d. chem. Ges.* **68**: 16—28.
- Kögl, F., 1937. Wirkstoffprinzip und Pflanzenwachstum. *Die Naturwissenschaften* **25**: 465.
- Kögl, F. und Haagen Smit, A., 1936. Biotin und Aneurin als Phytohormone. *Zeitschr. f. physiol. Chemie* **243**: 209.
- Kögl, F. und Tönnis, B., 1936. Ueber das Bios-Problem. *Zeitschr. f. Physiolog. Chemie* **242**: 43—73.
- Kögl, F. und Fries, N., 1937. Ueber den Einfluss von Biotin; Aneurin und Meso-Inosit auf das Wachstum verschiedener Pilzarten. *Zeitschr. f. physiol. Chemie* **249**: 93—110.
- Комиссаров, Д. А., 1934. Влияние ростовых веществ на укоренение черенков сосны и других древесных пород. *Доклады АН СССР* **21**: 457—461.
- Koningsberger, V. J. and Verkaaik, B., 1938. On phototropic curvatures in *Avena*, caused by photochemical inactivation of auxin-a via its lactone. *Recueil trav. bot. néerl.* **35**: 1—13.
- Коновалов, И. Н., 1937. Опыт яровизации зародышей семян пшеницы без эндосперма. *Доклады Акад. Наук СССР* **16**: 389.

Kornmann, B. 1935. Die Aufhebung der Wuchsstoffwirkung durch lebende Pflanzenteile. Ber. d. deut. bot. Ges. **53**: 522—527.

Kotte, W., 1922. Kulturversuche mit isolierten Wurzelspitzen. Beitr. z. allg. Botan., Bd. 2.

Kuijper, J. and Wiersum, L., 1936. Occurrence and transport of a substance causing flowering in the Soya bean. Proc. Kon. Akad. Wet. Amsterdam **39**: № 9.

Küster, E., 1916. Pathologische Pflanzenanatomie, II Aufl.

Laan, P. A. van der, 1934. Der Einfluss von Aethylen auf die Wuchsstoffbildung bei Avena und Vicia. Rec. trav. bot. néerl. **31**: 691—742.

Laibach, F., 1933. Wuchsstoffversuche mit lebenden Orchideenpollinien. Ber. d. deut. bot. Ges. **51**: 336—340.

Laibach, F., 1935. Ueber die Auslösung von Kallus- und Wurzelbildung durch ρ -Indolylessigsäure. Ber. d. deut. bot. Ges. **53**: 359—364.

Laibach, F., 1938. Zur Frage der Inaktivierung des Wuchsstoffes durch Licht. Berichte d. deut. bot. Ges. **56**: 298—306.

Laibach, F. and G. Mat. 1936. Ueber die künstliche Erzeugung von Bildungsabweichungen bei Pflanzen. Arch. Entwicklungsmech. **134**: 200—206.

Laibach, F. and F. Meyer, 1935. Ueber die Schwankungen des Auxingehaltes bei Zea Mays und Helianthus annuus im Verlauf der Ontogenese. Senckenbergiana **17**: 73—86.

Lamprecht, W., 1918. Ueber die Kultur und Transplantation kleiner Blattstücken. Beitr. allg. Bot. **1**: 353—398.

Leffèvre, J., 1938. Sur la présence normale d'acides indoliques et particulièrement de l'acide indol-3-acétique dans diverses plantes supérieures. C. R de l'Acad. des Sc. № 22 (30.V. 1938), Tome 206.

Lek, H. A. van der, 1925. Over de wortelvorming van houtige stekken. (With summary: Root development in woody cuttings). Diss. Utrecht, 1925.

Levan, A., 1939. Cytological Phenomena connected with the root swelling caused by growth substances. Hereditas, **25**: 87—96.

Loeb, J., 1917. Influence of the leaf upon root formation and geotropic curvature in the stem of Bryophyllum calycinum and the possibility of a hormone theory of these processes. Bot. Gaz **63**: 25—50.

Loeb, J., 1917a. The chemical basis of regeneration and geotropism. Science **48**: 115—118.

Loeb, J., 1917b. The chemical basis of axial polarity in regeneration. Science **46**: 547—551.

Loeb, J., 1918. Forced movements, tropisms, and animal conduct. Philadelphia, 1918.

Loeb, J., 1924. Regeneration from a physicochemical viewpoint. New York, 1924.

Лысенко, Т. Д. 1932. Присуще ли природе сельскохозяйственных растений требование фотопериодов? Вжл. Яровиз. № 2—3: 16—24.

Любименко, В. Н., 1933. К теории искусственного регулирования длины вегетационного периода у высших растений. Сов. Ботаника, № 6: 3—30.

Любименко, В. Н. и Буслова, Е. Д., 1937. К теории фотопериодизма. II. Доклады Акад. Наук СССР **14**, № 3.

Mat, G., 1934. Korrelationsuntersuchungen an entspreiten Blattstielen mittels lebender Orchideenpollinien als Wuchsstoffquelle. Jahrb. wiss. Bot. **79**: 681—713.

Максимов, Н. А. и Гочолашвили, М. М., 1937. Опыты по укоренению черенков субтропических древесных пород при помощи индол-уксусной кислоты. Изв. Батум. Субтроп. Бот. Сада, № 3, 49—74.

Melchers, G., 1937. Die Wirkung von Genen, tiefen Temperaturen und blühenden Propfpartnern auf die Blühreife von *Hyoscyamus niger* L. Biol. Ztbl. **57**. H. 11/12.

Melchers, G., 1939. Die Blühhormone. Berichte d. deut. Bot. Ges. **57**: 29.

Молотковский, Г. Х. и Порудцкий, Г. В., 1939. Гормонизация сельскохозяйственных растений. Журн. Инст. Бот. АН УССР **20(28)**: 179.

Мошков, Б. С., 1936. Роль листьев в фотопериодической реакции растений. Соц. Растениеводство, № 17.

Мошков, Б. С., 1936. Фотопериодическая реакция листьев и возможность использования ее при прививках. Соц. Растениеводство, № 19.

Мошков, Б. С., 1937. Цветение растений короткого дня в условиях непрерывного освещения в результате прививки. Соц. Растениеводство, № 21.

Мошков, Б. С., 1939. О критических и оптимальных фотопериодах. Сов. Ботаника (печатается).

Müller, A. M., 1935. Ueber den Einfluss von Wuchsstoff auf das Austreiben der Seitenknospen und auf die Wurzelbildung. Jahrb. wiss. Bot. **31**: 497—540.

Münch, E., 1938. Untersuchungen über Harmonie der Baumgestalt. Jahrb. wiss. Bot., **36**: 581—673.

Murneek, A. E., 1937. Biochemical Studies of Photoperiodism in Plants. Res. Bull. Agr. Exp. Station Columbia, 268.

Nagaо, M., 1936. Studies on the growth hormones of plants. I. The production of growth substance in root tips. Rep. Tohoku Imp. Univ. **10**: 721—731.

Nagaо, M., 1937. Studies on the growth hormones of plants. III. The occurrence of growth substance in isolated roots grown under sterilized conditions. Sci. Reports Tohoku Imp. Univ. IV. Ser. Biology **12**: 191—193.

Nagaо, M., 1938. Studies on the growth hormones of plants. IV. Further experiments on the production of growth substance in root tips. Sci. Reports Tohoku Imp. Univ., IV Ser. Biology **13**: 221—228.

Navez, A. E., 1933. Geo-growth reaction of roots of lupinus. Bot. Gaz. **94**: 616—618.

Navez, A. E., 1933. „Growth-promoting substance“ and elongation of roots. J. Gen. Physiol. **16**: 733—739.

Navez, A. E. and T. W. Robinson, 1933. Geotropic curvature of *Avena coleoptiles*. J. Gen. Physiol. **16**: 133—145.

Nielsen, N., 1937. Recherches récentes sur les facteurs de croissance. Annales de Fermentations **2**: 577.

Нелюбов, Д., 1913—1914. Качественные изменения геотропизма. Ч. I и II. Записки Имп. Академии Наук Физ.-Мат. Отд., VIII сер. т. 31 и 32.

Obšil, K., 1939. Zur Frage der Blühhormone. Planta, **29**: 468—476.

Orsós, O., 1936. Untersuchungen über die sogenannten Nekrohormone. Protoplasma, **26**, H. 3.

Overbeek, J. van, 1933. Wuchsstoff, Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus bei *Raphanus*. Rec. trav. bot. néerl. **30**: 537—626.

Overbeek, J. van, 1935. The growth hormone and the dwarf type of growth in corn. Proc. Nat. Acad. Sc. **21**: 292—299.

Overbeek, J. van., 1936. Growth substance curvatures of *Avena* in light and dark. *J. Gen. Physiol.* **20**: 283—309.

Overbeek, J. van., 1938. Auxin distribution in seedlings and its bearing on the problem of bud inhibition. *Bot. Gaz.*, **100**: 133—166.

Paál, A., 1918. Ueber phototropische Reizleitung. *Jahrb. wiss. Bot.* **58**: 406—458.

Pohl, R., 1936. Die Abhängigkeit des Wachstums der *Avena*-Koleoptile und ihrer sogenannten Wuchsstoff-production von Auxingehalt des Endosperms. *Planta* **25**: 720—750.

Prevot, P. C., 1939. La néoformation des bourgeons chez les végétaux, *Mémoires de la Soc. royale des Sciences de Liège, 4 Série, t. 3*: 175—340.

Псарев, Г. М., 1936. О локализации фотопериодического стимула у сои. *Сов. Ботаника*, № 3.

Purvis, O. N., 1934. 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 Bot.* **48**: 919.

Raalte, M. H. van, 1937. On factors determining the Auxin content of the root tip. *Recueil des Trav. bot. néerl.* **34**: 278—332.

Разумов, В. И., 1931. О локализации фотопериодического раздражения. *Труды прикл. бот., генет. и селекц.* **27**: 249—279.

Rehm, S., 1936. Zur Entwicklungsphysiologie der Gefäße und des trachealen Systems. *Planta*, **26**: 255—274.

Reiche, H., 1924. Ueber Auslösung von Zellteilung durch Injektion von Gewebesäften und Zelltrümmern, *Z. f. Bot.* **16**: 241—278.

Rippel, K., 1938. Ueber den Gehalt von Zellteilungshormonen in Samen und Keimlingen von *Pirus Malus*, *Prunus domestica* und *Prunus avium*. *Planta* **29**: 1—10.

Robbins, W. J. and Schmidt, M., 1939. Further experiments on excised tomato roots. *Amer. Journ. Bot.* **26**: 149.

Robbins, W. J. and Schmidt, M., 1939. Preliminary experiments on Biotin. *Bull. Torrey Bot. Club.* **66**, № 3.

Roodenburg, J. W. M., 1937. Der Einfluss der Tageslänge im Zusammenhang mit der künstlichen Pflanzenbeleuchtung im Winter. *Berichte d. deut. Bot Ges.* **55**: 5—32.

Ротерт, Вл., 1893. О гелиотропизме. Казань.

Ruge, U., 1937. Untersuchungen über den Einfluss des Heteroauxins auf das Streckungswachstum des Hypokotyls von *Helianthus annuus*. *Ztschr. f. Bot.* **31**: 1—62.

Rytz, W. jun., 1939. Beitrag zum Aneurinstoffwechsel bei höheren Pflanzen. *Berichte d. schweiz. bot. Ges.* **49**: 340—399.

Sachs, J., 1887. Ueber die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blütenbildung. *Arbeiten d. Bot. Inst. Würzburg* **3**: 372—388.

Schander, H., 1934. Keimungsphysiologische Studien über die Bedeutung der Aleuronschicht bei *Oryza* und anderen Gramineen. *Zeitschr. f. Bot.* **27**: 433—515.

Schopfer, W. H., Versuche über die Wirkung von reinen kristallisierten Vitaminen B auf *Phycomyces*. *Ber. d. deut. bot. Ges.* **52**: 308—312.

Schmitz, H., 1933. Ueber Wuchsstoff und Geotropismus bei Gräsern. *Planta* **19**: 614—635.

Segelitz, G., 1938. Der Einfluss von Licht und Dunkelheit auf Wurzelbildung und Wurzelwachstum. *Planta*, **28**: 617—643.

Серейский, А. и Слудская, М., 1937: Ускорение развития всходов и накопление бластанина в эндосперме при яровизации яровых и озимых пшениц. Доклады Акад. Наук СССР, **17**: 55.

Seubert, E., 1925. Ueber Wachstumsregulatoren in der Koleoptile von Avena. *Z. f. Bot.* **17**: 49—88.

Shibuya, T., 1938. Forcing the germination of dormant seeds by means of growth hormone. *Journ. Soc. Trop. Agricult.*, **10**: 1—8.

Skoog, E., 1937. A deseeded Avena test method for small amounts of auxin and auxin precursors. *J. gen. Physiol.* **20**: 311—334.

Skoog, F. and K. V. Thimann, 1934. Further experiments on the inhibition of the development of lateral buds by growth hormone. *Proc. Nat. Acad. Sc.* **20**: 480—485.

Snow, R., 1923. The conduction of geotropic excitation in roots. *Annals of Bot.* **37**: 43—53.

Snow, R., 1925. The correlative inhibition of the growth of axillary buds. *Ann. Bot.* **39**: 841—859.

Snow, R., 1929. The young leaf as the inhibiting organ. *New. Phytol.* **28**: 345—358.

Snow, R., 1933. The nature of cambial stimulus. *New. Phytol.* **32**: 288—296.

Snow, R., 1935. Activation of cambial growth by pure hormones, *New Phytol.* **34**: 347—360.

Söding, H., 1923. Werden von der Spitze der Haferkoleoptile Wuchshormone gebildet? *Ber. d. deut. Bot. ges.* **41**: 396—400.

Söding, H., 1934. Ueber die Wachstumsmechanik der Haferkoleoptile. *Jahrb. wiss. Bot.* **79**: 231—255.

Söding, H., 1936. Ueber den Einfluss von Wuchsstoff auf das Dickenwachstum der Bäume. *Ber. d. deut. bot. Ges.* **54**: 291—304.

Söding, H., 1937. Wuchsstoff und Kambiumtätigkeit der Bäume. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **84**: 639—670.

Stark, P., 1921. Studien über traumatropen und haptotropen Reizleitungsvorgänge mit besonderer Berücksichtigung der Reizübertragung auf fremde Arten und Gattungen. *Jahrb. wiss. Bot.* **60**: 67—134.

Stark, P., 1927. Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Erfahrungen. *Ergeb. Biol.* **2**: 1—94.

Stier, H. L., and du Buy, H. G., 1933. The influence of certain phytohormone treatments on the time of flowering and fruit production of tomato plants under field conditions. *Proceed. Amer. Soc. Horticult. Science* **36**: 723—731.

Strugger, S., 1934. Beiträge zur Physiologie des Wachstums. I. Zur protoplasma-physiologischen Kausalanalyse des Streckungswachstums. *Jahrb. wiss. Bot.* **79**: 406—471.

Thimann, K. V., 1934. Studies on the growth hormone of plants VI. The distribution of the growth substance in plant tissues. *J. Gen. Physiol.* **19**: 23—34

Thimann, K. V., 1936. On the physiology of the formation of nodules on legume roots. *Proc. Nat. Acad. Sc.* **22**: 511—514.

Thimann, K. V., 1937. On the nature of inhibitions caused by auxin. *Amer. Journ. Bot.* **24**: 407—412.

Thimann, K. V. and J. Bonner, 1933. The mechanism of the action of the growth substance of plants. Proc. Roy. Soc. **B 113**: 126—149.

Thimann, K. V. and Lane, R. H., 1938. After-effects of the treatment of seed with auxin. Amer. Journ. of Bot. **25**: 535—542.

Thimann, K. V. and F. Skoog, 1933. Studies on the growth hormone of plants. III. The inhibiting action of the growth substance on bud development. Proc. Nat. Acad. Sc. **19**: 714—716.

Thimann, K. V. and F. Skoog, 1934. On the inhibition of bud development and other functions of growth substance in *Vicia Faba*. Proc. Roy. Soc. **B 114**: 317—339.

Thimann, K. V. and Sweeney, B. M., 1937. The effect of auxin upon protoplasmic streaming. Journ. Gen. Physiol., **21**: 123—135.

Товарницкий, В. И. и Статковская, Е. П., 1938. Гормонизация семян. Химиз. Соц. Земледелия, № 3: 37—45.

Tschirch, A., 1921. Bezieht die Pflanze Hormone? Vierteljahr. d. Naturforsch. Gesellsch. Zürich, 1921.

Tutschova, M., 1937. Die Fasziation bei *Phaseolus multiflorus* und Wuchsstoff. *Planta* **27**: 278—286.

Uhrová, A., 1934. Ueber die hormonale Natur der Hemmungswirkung der Blätter bei *Bryophyllum crenatum*. *Planta* **22**: 411—427.

Vegis, A., 1937. Premature sprouting induced by heteroauxin. Bull. Soc. Biol. Lettonie, **7**: 87—102.

Voss, H., 1937. Wuchsstoff-Aktivierung und -Inaktivierung und ihre keimungsregulatorische Bedeutung. *Planta* **27**: 432—435.

Waller, A. D., 1900. The electrical effects of light upon green leaves. Proc. Roy. Soc. **B 67**: 129—137.

Weber, U., 1931. Wachstum und Krümmung einzelner Zonen geotropisch gereizter Gerstenkeimlinge. *Jahrb. wiss. Bot.* **75**: 312—376.

Wehnelt, B., 1927. Untersuchungen über das Wundhormon der Pflanzen. *Jahrb. wiss. Bot.* **66**: 773—813.

Went, F. W., 1926. On growth-accelerating substances in the coleoptile of *Avena sativa*. Proc. Kon. Akad. Wet. Amsterdam **30**: 10—19.

Went, F. W., 1928. Wuchsstoff und Wachstum. *Rec. trav. bot. néerl.* **25**: 1—116.

Went, F. W., 1929. On a substance causing root formation. Proc. Kon. Akad. Wet. Amsterdam **32**: 35—39.

Went, F. W., 1932. Eine botanische Polaritätstheorie. *Jahrb. wiss. Bot.* **76**: 528—557.

Went, F. W., 1935. Coleoptile growth as affected by auxin, aging and food. Proc. Kon. Akad. Wet. Amsterdam **38**: 752—767.

Went, F. W., 1938. Transplantation experiments with peas. Amer. Journ. of Bot., **25**: 44—55.

Went, F. W., 1938. Specific factors other than auxin affecting growth and root formation. *Plant Physiol.* **13**: 55—80.

Went, F. W., Bonner, J., Warner, G. C. 1938. Aneurin and the rooting of cuttings. *Science*, **87**: 170—171.

Went, F. W. and Thimann, K. V., 1937. *Phytohormones*. New York. Macmillan Co.

White, Ph., 1934. Potentially unlimited growth of excised tomato root tips in a liquid medium. *Plant Physiol.* **9**: 585,

White, Ph., 1939. Potentially unlimited growth of excised plant callus in an artificial nutrient. *Amer. Journ. Bot.* **26**: 59.

Wiesner, J. *Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz.* Wien, 1892.

Wildiers, E., 1901. Nouvelle substance indispensable au développement de la levure. *La Cellule* **18**: 313—333.

Zimmermann, W. A., 1936. Untersuchungen über die räumliche und zeitliche Verteilung des Wuchsstoffes bei Bäumen. *Z. f. Bot.* **30**: 209—252.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Глава I. Введение и краткий исторический обзор	6
Глава II. Исследования Габерлянда над гормоном клеточных делений и раневыми гормонами	20
Глава III. Фитогормоны и тропизмы	44
Глава IV. Фитогормоны и рост	99
Глава V. Фитогормоны, морфогенез и развитие растений	152
Глава VI. Фитогормоны и внутренние факторы цветения	208
Глава VII. Заключение	243
Литература	252