

І С Т О Р І Я Н А У К И

ВКЛАД ПРОФЕССОРА В. С. ЦЫБУЛЬКО В ИЗУЧЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРИРОДЫ ФОТОПЕРИОДИЗМА И ОЗИМОСТИ РАСТЕНИЙ

Со времени открытия явления фотопериодизма Гарнером и Аллардом в 1920 году прошло почти столетие. За этот период накоплен огромный экспериментальный материал и сформулированы гормональная теория регуляции цветения М.Х.Чайлахяном [8], концепция многофакторной регуляции цветения Бернье [1], а также ряд гипотез, в той или иной мере объясняющих механизм перехода растений к цветению в условиях разной длины дня. Вместе с тем, до сих пор вопрос о том, почему длиннодневные растения зацветают раньше на длинном дне, чем на коротком, а короткодневные, наоборот, на коротком раньше, чем на длинном дне остается дискуссионным.

По нашему мнению, наиболее полный ответ на этот вопрос дан в исследованиях профессора В.С. Цыбулько. Это было точно охарактеризовано член.-корр. АН УССР, профессором Ф.Ф. Мацковым еще в 1973 году на защите докторской диссертации В.С.Цыбулько, который сказал, что каждый ученый вписывает в историю развития науки хотя бы слово, или, в лучшем случае, строчку. Владимир Сергеевич вписал целую страницу в развитие представлений о биологической природе фотопериодизма и озимости растений.

Ко времени начала изучения трофических закономерностей фотопериодизма профессором В.С. Цыбулько (конец 50-х – начало 60-х годов 20-го столетия) связь между питанием и развитием растений в условиях разной длины дня большинством исследователей отрицалась. Основанием для этого послужили противоречивые результаты изучения содержания углеводов и азота в листьях длиннодневных и короткодневных растений. Многочисленные данные убедительно показывали, что у обеих фотопериодических групп растений в условиях короткого дня содержание разных форм углеводов было более низким, а азота – более высоким, чем в условиях длинного дня. Поскольку короткий день приводил к уменьшению содержанию углеводов и уменьшению содержания азота у обеих фотопериодических групп растений, но развитие длиннодневных замедлял, а короткодневных, наоборот, ускорял, то сделать вывод о связи фотопериодической реакции растений с питанием по этим данным не представлялось возможным.

В исследованиях В.С. Цыбулько была раскрыта причина противоречивости данных. Им был обоснован и применен новый методологический подход к изучению связи между питанием и развитием растений в условиях разной длины дня, а также разработана методика, которая позволила установить ее. Суть подхода базировалась на представлении о том, что питание растений – сложный процесс, который включает накопление продуктов ассимиляции, их превращение в азотсодержащие и другие соединения, а также отток к точкам роста для обеспечения ассимилятами (и другими продуктами) протекания морфогенетических процессов. Из этого следовало, что только по содержанию тех или иных метаболитов в листьях (углеводов, азота и др.) невозможно судить о сложном процессе питания растений. Для этого необходимо определить накопление продуктов ассимиляции, их отток (дневной и ночной) и превращение в различные соединения. На основании этого В.С. Цыбулько разработал методику определения суточной динамики продуктов ассимиляции. Она позволила установить, что у длиннодневных и короткодневных растений большая интенсивность накопления, превращения и оттока продуктов ассимиляции проявляется в благоприятных для их развития фотопериодических условиях [4, 5].

Природа этой связи состоит в том, что при более высокой интенсивности трофических процессов в благоприятных для развития фотопериодических условиях в точки роста больше поступает продуктов ассимиляции. Это обуславливает более высокую скорость образования новых вегетативных органов и более ранний переход к формированию генеративных органов, что проявляется в более раннем зацветании растений, чем в неблагоприятных фотопериодических условиях. Это положение В.С. Цыбулько сформулировал впервые еще в 1963 году в статье «О биологичес-



В.С. Цыбулько
(1927-2003)

кой сущности фотопериодизма растений» [6]. В дальнейших исследованиях оно было убедительно обосновано в многочисленных экспериментах с длиннодневными и короткодневными растениями [4, 5, 7]

Экспериментальное изучение озимости растений впервые проведено Г.Гаснером в 1918 году. За достаточно длительный период исследований был получен значительный объем экспериментальных данных о характере и интенсивности физиолого-биохимических процессов у озимых яровизированных и неяровизированных злаков при весеннем севе. Однако к настоящему времени не установлено, за счет изменения каких процессов яровизированные озимые злаки переходят к колошению в год весеннего сева, а неяровизированные только кустятся. Вместе с тем, изучение трофических закономерностей озимости, проведенное В.С. Цыбулько, позволило установить, что одним из главных процессов, которые определяют темпы развития озимых растений при весеннем севе, является питание. У быстро развивающихся при весеннем севе яровых и озимых яровизированных растений интенсивность накопления, превращения и оттока продуктов ассимиляции выше, чем у медленно развивающихся

при весеннем севе озимых неяровизированных растений. В результате этого точки роста быстро развивающихся растений в полной мере обеспечиваются продуктами ассимиляции, скорость морфогенетических процессов в них достаточна для формирования генеративных органов и перехода к колошению в год весеннего посева [7].

Положение В.С. Цыбулько о том, что обеспеченность точек роста «питательными веществами», в частности углеводами, играет важную роль в регуляции скорости морфогенетических процессов находит подтверждение в современных исследованиях. Так, по мнению Бернье [1] поступление продуктов ассимиляции в точки роста длиннодневного растения горчицы белой (*Sinapis alba* L.) – необходимый фактор, запускающий процессы эвокации, то есть перехода к цветению в условиях длинного дня. Показано, что углеводы могут выполнять функцию «сигнальных» молекул в экспрессии ряда генов, в том числе и тех, которые детерминируют развитие растений [2, 3]. Хотя к настоящему времени и не установлен механизм участия углеводов в экспрессии генов, тем не менее, показано, что гены экспрессируются/репрессированы при определенном содержании углеводов в тканях растений [2, 3].

Изучение трофических закономерностей фотопериодизма и озимости растений в исследованиях В.С. Цыбулько не сводилось только к определению суточной динамики продуктов ассимиляции. Он глубоко понимал, что неотъемлемой составляющей питания растений являются энзиматические процессы. Именно поэтому под его руководством исследовалась связь фотопериодической реакции растений с активностью ряда ферментов. К началу этих исследований в литературе было достаточно много данных по этому вопросу, но выводы о ее природе у одних авторов отсутствовали, а другими наличие такой реакции вообще отрицалось. Причиной этого были убедительные, многочисленные данные о том, что в условиях короткого дня активность исследованных оксидаз и гидролаз в листьях как длиннодневных, так и короткодневных растений была более высокой, чем в условиях длинного дня. То есть, повышенная активность ферментов у длиннодневных растений проявлялась в условиях, когда их развитие замедлялось, а у короткодневных – ускорялось. Опираясь на трофические закономерности фотопериодизма и учитывая физиологическую роль исследованных ферментов, В.С. Цыбулько и его ученики разрешили это противоречие. Было показано, что повышение активности ферментов в условиях короткого дня у длиннодневных растений связано с уменьшением накопления продуктов ассимиляции, в результате чего у них возрастает интенсивность процессов поддержания, которые требуют дополнительных затрат продуктов ассимиляции и энергии. В результате этого у длиннодневных растений в условиях неблагоприятного для развития короткого дня возрастает активность оксидоредуктаз и гидролаз. У короткодневных растений под влиянием короткого дня также повышается активность оксидоредуктаз и гидролаз. Однако, в отличие от длиннодневных, у короткодневных растений это происходит при не-

зменной или даже повышенной интенсивности накопления продуктов ассимиляции и значительном увеличении интенсивности их превращения и оттока в условиях благоприятного для их развития короткого фотопериода. То есть, связь активности ферментов с фотопериодической реакцией растений опосредована их участием в регуляции процессов накопления, превращения и оттока продуктов ассимиляции [5].

Было показано также, что активность оксидоредуктаз, амилазы, инвертазы и протеаз у быстро развивающихся при весеннем севе яровых и озимых яровизированных растений выше, чем у медленно развивающихся в этих условиях озимых не яровизированных растений. В литературе имелись подобные данные, однако выводы авторов о природе феномена или отсутствовали, или были весьма не определенными. В.С. Цыбулько и его учениками на основании собственных результатов с учетом трофических закономерностей озимости растений был сделан вывод о том, что активность ферментов связана с темпами развития яровых и озимых растений при весеннем севе и, что эта связь опосредована участием ферментов в регуляции интенсивности трофических процессов [6, 7].

Известно, что витамины в организме растений выполняют функции коферментов в энзиматических процессах. Это послужило основанием для изучения связи содержания витаминов группы В, РР и инозита с фотопериодической реакцией растений. Было показано, что в благоприятных для развития фотопериодических условиях у длиннодневных и короткодневных растений синтез этих витаминов происходит интенсивнее, чем в неблагоприятных условиях. Из этого следовало, что витамины, как кофакторы ферментов, являются необходимыми компонентами регуляции трофических процессов у растений в условиях разной длины дня [5].

Вопрос о роли фитогормонов, как факторах передачи «стимула цветения» из листа в апикальные меристемы в фотопериодической реакции растений до сих пор остается дискуссионным, несмотря на то, что была сформулирована гормональная теория цветения растений. Все попытки идентифицировать «стимул цветения – антезин» пока что остаются безуспешными. При изучении трофических закономерностей фотопериодизма растений В.С. Цыбулько и сотрудники показали, что реально существующие фитогормоны играют существенную роль в регуляции темпов роста развития растений в условиях разной длины дня. По их мнению, связь активности фитогормонов с фотопериодической реакцией растений опосредована участием их в регуляции трофических процессов, которые определяют темпы роста и развития растений в условиях разной длины дня [5]. Аналогичные выводы сделаны о связи озимости растений с активностью фитогормонов [6, 7].

Под руководством В.С. Цыбулько проведен значительный объем исследований фотопериодической реакции озимой пшеницы. Было показано, что генофонд этой культуры включает сорта с короткодневной, длиннодневной и фотопериодически нейтральной реакцией. Эти типы фотопериодической реакции проявляются при условии выращивания растений из неяровизированных семян при 18-25⁰С. Показано, что прерывание темнового периода короткодневного цикла светом приводит к значительному замедлению перехода к колошению у короткодневных сортов, ускоряет его у длиннодневных и не изменяет у фотопериодически нейтральных сортов. Установлено, что короткодневные сорта обладают значительно более высокой морозостойкостью, чем длиннодневные и нейтральные. Результаты изучения накопления продуктов ассимиляции и их превращения в азотсодержащие соединения показали, что интенсивность этих процессов у короткодневных сортов выше на коротком, а у длиннодневных – на длинном дне. Это дало основание для вывода о том, что темпы развития сортов озимой пшеницы с разной фотопериодической реакцией в условиях разной длины дня связаны с питанием [7].

Следует отметить также, что под руководством профессора В.С. Цыбулько выполнен значительный объем исследований закономерностей наследования характера фотопериодической реакции у сои и проса.

Таким образом, изучение трофических закономерностей фотопериодической реакции и озимости растений, проведенное профессором В.С. Цыбулько и его учениками, внесло существенный вклад в понимание биологической сущности этих явлений.

В настоящее время исследования в этом направлении продолжают развиваться. В них изучаются механизмы детерминации трофических, гормональных и энзиматических процессов генами Vrn и Rpd у изогенных линий пшеницы и генами Ee у сои. Показано, что эти гены, определяя

ІСТОРІЯ НАУКИ

тип и темпы развития растений пшеницы, детерминируют интенсивность обмена углеводов и фитогормональный статус моногеннодоминантных Vrn и Ppd-линий. Выявлены особенности в активности и соотношении фитогормонов, а также в обмене углеводов у изогенных по генам EE линий сои, которые различаются по фотопериодической чувствительности, детерминированной этими генами.

Показано, что активация системы фитохромов в процессе яровизации озимой пшеницы обуславливает изменение активности и соотношения фитогормонов, что может быть связано с изменением темпов и типа развития у этой культуры.

Изучение влияния активации фитохромов на растения томатов показало, что они изменяют характер и скорость ростовых процессов, ускоряют темпы развития и повышают продуктивность. При этом у них изменяется интенсивность накопления и оттока углеводов, активность ферментов углеводного обмена, содержание фотосинтетических пигментов.

Существенен вклад профессора В.С. Цыбулько в изучение не только биологии развития растений. Под его руководством выполнены весьма плодотворные исследования по технологии выращивания полевых культур, полевого кормопроизводства, семенной продуктивности растений и в других областях растениеводства, которые проводились в Институте растениеводства им. В. Я. Юрьева УААН и Харьковском сельскохозяйственном институте им. В. В. Докучаева (ныне Харьковский национальный аграрный университет).

Перу В.С. Цыбулько принадлежит более 260 научных работ, в их числе три монографии, в которых раскрыты трофические закономерности фотопериодизма и озимости растений, он автор пяти изобретений. Под его руководством выполнены 20 кандидатских диссертаций, из которых 6 посвящены изучению биологической природы фотопериодической реакции и озимости растений.

17 марта 2007 года В.С. Цыбулько исполнилось бы 80 лет. Отдавая дань памяти этому признанному ученому, необходимо сказать, что созданное им научное направление продолжает развиваться на принципах понимания роли трофических механизмов в регуляции темпов развития растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бернье Ж., Корбезье Л., Перийё К. Процесс цветения: поиск регуляторных факторов у *Sinapis alba* // Физиология растений. – 2002. – Т. 49, №4. – С. 500-506
2. Сакало В.Д. Регуляция метаболизма сахарозы у свеклы и других культур. – Киев: Логос, 2006 – 248 с.
3. Сиваш О.О., Михайленко Н.Ф., Золотарева О.К. Цукри як ключова ланка в регуляції метаболізму фотосинтезуючих клітин // Укр. бот. журн. – 2001 - Т. 58, №1. – С.121-127
4. Цыбулько В.С. Трофические закономерности фотопериодизма растений. – Киев: Наукова думка, 1978. – 208 с.
5. Цыбулько В.С. Метаболические закономерности фотопериодической реакции растений. – Киев: Аграрна наука, 1998. – 182 с.
6. Цыбулько В.С. Фотопериодизм и озимость. Уроки из истории изучения. – Харьков: ИР имени В.Я.Юрьева, УААН, 2003. – 86 с.
7. Цыбулько В.С., Жмурко В.В., Гридин Н.Н. Метаболическая теория озимости растений. – Харьков: ИР имени В.Я. Юрьева УААН, 2000. – 134 с.
8. Чайлахян М.Х. Регуляция цветения высших растений. – М.: Наука, 1988. – 559 с.

© 2007 г. В.В. Жмурко

Харьковский национальный
университет им. В.Н. Каразина