

## ІСТОРІЯ НАУКИ

### В. С. ЦЫБУЛЬКО – ОСНОВАТЕЛЬ ХАРЬКОВСКОЙ ШКОЛЫ ИССЛЕДОВАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРИРОДЫ ФОТОПЕРИОДИЗМА И ОЗИМОСТИ РАСТЕНИЙ

В марте 2017 г. профессору В.С. Цыбулько исполнилось бы 90 лет. Владимир Сергеевич Цыбулько – доктор биологических наук, профессор, заслуженный работник сельского хозяйства УССР – родился 17 марта 1927 года в селе Редкодуб Коломацкого (ныне Валковского) района Харьковской области. В период с 1947 по 1952 гг. В.С. Цыбулько – студент агрономического факультета Харьковского сельскохозяйственного института им. В.В. Докучаева (ныне Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева). Уже в студенческие годы он проявил склонность к научной работе и незаурядные способности исследователя. В связи с этим ученый совет факультета рекомендовал В.С. Цыбулько к поступлению в аспирантуру.

В 1952 году он стал аспирантом Института генетики и селекции АН УССР. Здесь под руководством академика Н.Н. Кулешова выполнил исследование на тему «Глубина залегания узла кущения озимой пшеницы в зависимости от сорта и условий выращивания». После успешной защиты диссертации ему была присвоена ученая степень кандидата сельскохозяйственных наук.

Дальнейший период его жизни и научной деятельности (1956-1980 гг.) был связан с кафедрой растениеводства агрономического факультета Харьковского сельскохозяйственного института им. В.В. Докучаева. Сначала ассистент, помощник декана, затем доцент, декан агрономического факультета В.С. Цыбулько в течение ряда лет проводит интенсивные агробиологические исследования.

Параллельно он начинает изучать биологическую природу фотоперидической реакции и озимости растений. Именно в этом направлении исследований В.С. Цыбулько внес наиболее весомый вклад в биологию развития растений.

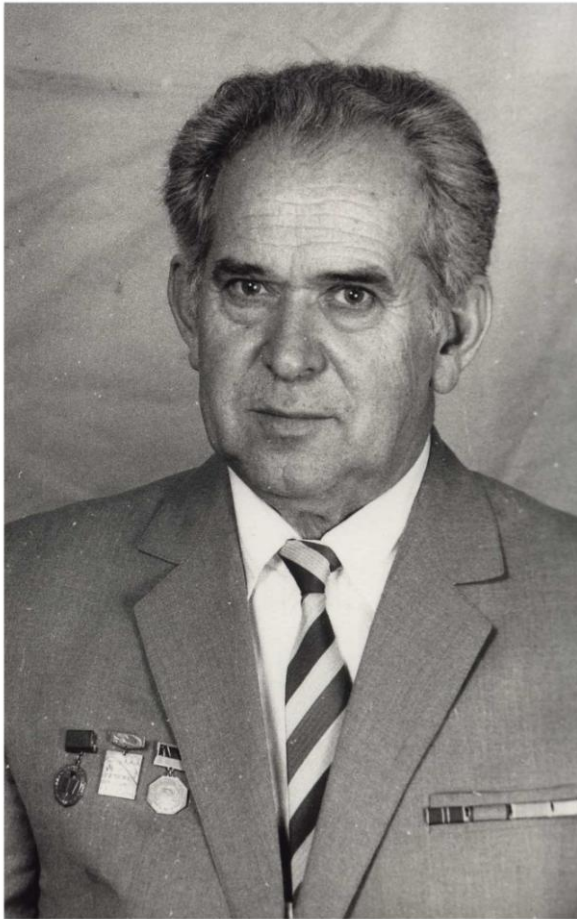
По сути он был основателем оригинального направления в изучении связи питания

растений с темпами их развития, то есть трофического направления в исследовании фотоперидизма и озимости растений. В.С. Цыбулько обосновал новый методологический подход и оригинальную методику изучения связи питания с темпами развития растений, что позволило раскрыть важнейшие стороны ее сущности.

Методологический подход, который был положен В.С. Цыбулько в основу исследований, состоял в том, что процесс питания нельзя сводить только к содержанию тех или иных метаболитов в листьях растений. В соответствии с этим подходом питание растений представляет собой сложный процесс, который включает накопление продуктов ассимиляции в листьях в результате фотосинтеза, их превращение в азотсодержащие и другие соединения и отток ассимилятов из листьев к меристемам.

Анализ показывает, что основной причиной, по которой не была установлена связь питания с фотоперидической реакцией растений в работах других исследователей, состояла именно в том, что о ней судили только по содержанию тех или иных метаболитов в листьях растений. В их работах было установлено, что содержание углеводов в листьях длиннодневных и короткодневных растений на коротком дне было меньшим, чем на длинном дне, но переход к цветению у длиннодневных растений задерживался, а у короткодневных, наоборот, ускорялся. Это дало основание подавляющему большинству авторов отрицать связь питания с развитием растений в разных фотоперидических условиях.

Для изучения питания как сложного процесса В.С. Цыбулько была разработана оригинальная методика, которая позволяла определить интенсивность накопления, превращения и оттока продуктов ассимиляции у растений в условиях разной продолжительности фотопериода.



**В.С. Цыбулько (1927-2003 гг.)**

Используя эту методику, В.С. Цыбулько установил, что накопление, отток и превращение продуктов ассимиляции у длиннодневных растений более интенсивны на длинном дне, а у короткодневных растений – на коротком дне, то есть в благоприятных для развития фотопериодических условиях. На основании этих результатов были сформулированы трофические закономерности фотопериодизма растений. Их суть состоит в следующем. Большее накопление и превращение продуктов ассимиляции в листьях и более интенсивный отток их из листьев к точкам роста в благоприятных фотопериодических условиях приводит к лучшей обеспеченности морфогенетических процессов в меристемах пластическим и энергетическим материалом. В результате этого быстрее происходит образование новых вегетативных органов и раньше наступает переход к формированию генеративных органов. В конечном счете это проявляется в ускорении перехода растений к цветению в условиях благоприятного для развития фотопериода.

Применение этого методологического подхода к исследованию связи озимости расте-

ний с питанием показало, что у быстро развивающихся при весеннем севе яровизированных озимых и яровых растений интенсивность накопления, превращения и оттока продуктов ассимиляции выше, чем у медленно развивающихся в этих условиях озимых неяровизированных растений. Это дало основание для заключения о том, что озимость растений связана с питанием и ее биологическая природа, по сути, такая же, как и связь питания с фотопериодической реакцией растений. По нашему мнению, это свидетельствует об «универсальности» питания растений в широком его понимании, как фактора регуляции развития растений.

По результатам изучения трофических закономерностей фотопериодизма и озимости растений В.С. Цыбулько в 1973 году успешно защитил диссертацию на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности «физиология растений».

Для В.С. Цыбулько был характерен системный подход к исследованию биологической природы фотопериодизма и озимости растений, методологией которого он щедро делился со своими учениками. Анализ результатов изучения фотосинтеза и дыхания, энзиматических и фитогормональных процессов, динамики содержания витаминов группы В и витамина С, цитологических процессов в апикальных меристемах и процессов формирования анатомической структуры растений, полученных В.С. Цыбулько и его учениками, показывает, что все они рассматривались как элементы системы трофической регуляции темпов развития растений в разных фотопериодических условиях. Анализ полученных данных и теоретическое их обоснование дали основание В.С. Цыбулько считать, что связь названных процессов с фотопериодической реакцией растений по сути является трофической, так как они непосредственно или опосредованно задействованы в регуляции сложного процесса питания растений.

Весьма важными для углубления существующих представлений о биологической природе фотопериодизма и озимости растений были работы по изучению характера реакции озимой пшеницы на изменение продолжительности дня при отсутствии яровизации (при температуре 20-25°C). Результаты показали, что в условиях разного фотопериода среди более 100 исследованных сортов озимой пшеницы выделились группы короткодневных, длиннодневных и фотопериодически нейтральных. То есть, для озимой пшеницы характерны те же

фотопериодические группы, что и для растений ярового типа развития. Показано также, что фотопериодическая реакция озимой пшеницы связана с питанием: накопление, отток и превращение продуктов ассимиляции у короткодневных сортов интенсивнее протекают на коротком дне, а у длиннодневных – на длинном дне. Короткодневные сорта обладают более высокой морозостойкостью, чем длиннодневные и фотопериодически нейтральные, что может свидетельствовать о связи фотопериодической реакции с зимостойкостью.

Под руководством В.С. Цыбулько были получены важные данные о структуре коллекций короткодневных растений сои, проса и кукурузы по характеру реакции на изменение фотопериодических условий. Показано, что в коллекциях образцов сои и проса (более 100 каждой культуры) в условиях разной продолжительности фотопериода выделяются группы фотопериодически нейтральных, слабо, средне, сильно и очень сильно реагирующих на изменение фотопериодических условий. Разработаны также экспресс-методы идентификации фотопериодически нейтральных образцов сои по скорости убыли крахмала из листьев, а проса и кукурузы – по содержанию нитратов в листьях. Эти методы свидетельствуют о том, что метаболические процессы могут выступать в качестве маркеров типа фотопериодической реакции. Был исследован характер наследования реакции на фотопериод у гибридов сои, а также проса, полученных от скрещивания фотопериодически нейтральных и короткодневных форм.

Описанные выше результаты были получены В.С. Цыбулько и учениками в период его работы в должности декана агрономического факультета, а затем заведующего кафедрой растениеводства в Харьковском сельскохозяйственном институте им. В.В. Докучаева (1961-1980 гг.), а также заместителя директора по научной работе Института растениеводства им. В.Я. Юрьева УААН и заведующего лабораторией развития и семенной продуктивности растений этого института (1980-2000 гг.).

Дальнейшее развитие направление исследований, заложенное В.С. Цыбулько, получило на кафедре физиологии, биохимии растений и микроорганизмов в Харьковском национальном университете имени В.Н. Каразина (с 2000 г.).

Оно состоит в изучении физиолого-генетических механизмов регуляции развития растений. При этом в качестве моделей для исследования стали использоваться изогенные по генам *PPD* линии пшеницы мягкой озимого ти-

па развития и изогенные по генам *EE* линии сои. Эти гены детерминируют фотопериодическую чувствительность у пшеницы и сои. Используются также изогенные по генам *VRN* линии пшеницы мягкой, которые детерминируют тип развития – яровой/озимый.

Методологической основой для изучения физиолого-генетических механизмов регуляции развития растений послужили следующие положения. Изолинии являются корректными моделями для такого рода исследований, так как они созданы в генофонде одного сорта и поэтому имеют общий генотип, но различаются только по состоянию генов (доминантное и/или рецессивное), детерминирующих фотопериодическую чувствительность (*PPD*, *EE*) или тип развития (*VRN*). В зависимости от состояния этих генов между линиями проявляются различия по темпам развития. В связи с этим установление различия между линиями по какому-либо исследуемому процессу дает основание для заключения о возможном участии генов в его регуляции. Такой подход существенно расширяет и углубляет существующие представления о биологической природе фотопериодизма и озимости растений в направлении понимания связи генетической и физиолого-биохимической регуляции темпов развития растений.

В опытах, проводимых на кафедре физиологии, биохимии растений и микроорганизмов ХНУ им. В.Н. Каразина, исследуется связь темпов развития изогенных линий с углеводным и азотным обменом, активностью фитогормонов и ферментов, роль генов *PPD*, *VRN* и *EE* в детерминации морфогенеза растений в культуре *in vitro*, их роль во взаимодействии растение-микроорганизм (на модели симбиотической и ассоциативной азотфиксации), а также в фитохромной регуляции развития растений. Эти исследования базируются на методологическом подходе, который был обоснован В.С. Цыбулько при изучении трофических закономерностей фотопериодизма и озимости растений.

При изучении темпов развития изогенных по генам *PPD* линий пшеницы озимого типа развития установлено, что в условиях короткого фотопериода линия, несущая доминантный ген *PPD2*, существенно замедляла переход к колошению, в то время как линии с доминантными генами *PPD1* и *PPD3* колосились значительно раньше в этих условиях, чем линия *PPD2*. Следовательно, все линии проявляют количественную длиннодневную реакцию, но

наиболее сильно она выражена у линии с доминантным геном *PPD2*.

Результаты изучения влияния продолжительности фотопериода на скорость перехода к цветению изогенных по генам *EE* линий сои показали, что под влиянием короткого фотопериода темпы развития ускорялись у линий, несущих гены *EE* в доминантном состоянии, но не изменялись у линий с рецессивным состоянием этих генов, по сравнению с темпами развития в условиях длинного дня. Следовательно, фотопериодическая чувствительность сои детерминируется состоянием генов *EE* – доминантное и/или рецессивное.

Исследование темпов развития изогенных по генам *VRN* линий пшеницы (яровой тип развития) при весеннем севе показало, что линия, несущая доминантный ген *VRN2*, значительно позже переходит к колошению, чем линии с доминантными генами *VRN1* и *VRN3*, что свидетельствует о зависимости скорости развития от состояния генов *VRN* (доминантное и/или рецессивное).

В условиях разной продолжительности фотопериода изогенные по генам *VRN* линии пшеницы различались по фотопериодической чувствительности. Так, под влиянием короткого дня линия *VRN2* существенно замедляла переход к колошению, в то время как линии *VRN1* и *VRN3* в меньшей степени замедляли развитие, но переходили к колошению в этих условиях значительно раньше, чем линия *VRN2*. Вероятно, что генетические системы контроля фотопериодической чувствительности (*PPD*) и контроля типа развития (*VRN*) могут взаимодействовать в регуляции темпов развития пшеницы мягкой.

В опытах с изогенными линиями показано, что темпы их развития в разных фотопериодических условиях (*PPD* изолинии пшеницы и *EE* линии сои), а также в условиях весеннего сева (*VRN* изолинии пшеницы) связаны с углеводным и азотным обменом, активностью ферментов и фитогормонов.

Изучение процесса формирования симбиотического аппарата, а также интенсивности фиксации азота у изогенных по генам *EE* линий сои с нейтральной (генотип *e1e2e3*) и короткодневной фотопериодической реакцией (генотип *E1E2E3*) в условиях разного фотопериода показало, что эти процессы у исследованных линий зависят от длины дня, но различаются по характеру и интенсивности. У всех линий, независимо от генотипа по генам *EE*, короткий фотопериод снижал интенсивность образования

клубеньков, а также их массу и нитрогеназную активность, по сравнению с этими процессами на длинном дне. Однако у фотопериодически нейтральных линий эти изменения были выражены в значительно меньшей степени, чем у короткодневных.

У изогенных по генам *VRN* линий пшеницы изучен процесс ассоциативной азотфиксации. Показано, что у линий с доминантными генами *VRN1* и *VRN3* интенсивность фиксации азота, количество и состав диазотрофов в ризосфере и ризоплане, а также физиолого-биохимические свойства бактерий иные, чем у линии с доминантным геном *VRN2*.

Исследование эффектов генов *PPP*, *VRN* (пшеница) и *EE* (соя) на процессы морфогенеза в культуре *in vitro* показало, что образование и рост каллусов, цитологические процессы различаются по скорости и характеру в зависимости от генотипа линий по этим генам. У линий пшеницы с повышенной фотопериодической чувствительностью (*PPD2*) и короткодневных линий сои (*E1E2E3*), а также у медленно развивающейся линии пшеницы (*VRN2*) морфогенетические процессы в культуре *in vitro* протекают с большей интенсивностью, чем у линий с пониженной фотопериодической чувствительностью (*PPD1*, *PPD3* – пшеница и *e1e2e3* – соя) и ускоренными темпами развития (*VRN1*, *VRN3* – пшеница). Следовательно, гены фотопериодической чувствительности и типа развития задействованы в контроле морфогенетических процессов как *in vivo*, так и *in vitro*. Кроме того, показано, что линии, которые различаются по состоянию генов *PPD*, *VRN* и *EE*, обладают разным уровнем устойчивости к биотическим и абиотическим факторам среды. Причем, эти различия проявляются как в культуре *in vitro*, так и *in vivo*.

При изучении влияния активации системы фитохромов на темпы развития изогенных по генам *EE* линий сои с разной фотопериодической чувствительностью показано, что у короткодневной линии ростовые процессы, характер обмена углеводов, активность фитогормонов изменялась, в то время как у фотопериодически нейтральной линии изменения этих процессов были незначительными.

По результатам опытов с изогенными линиями сделаны выводы, что гены контроля фотопериодической чувствительности (*PPD* и *EE*), а также контроля типа развития яровой/озимый (*VRN*) детерминируют темпы развития растений опосредованно, путем их участия в регуляции метаболических процессов.

Эти гены также задействованы в контроле морфогенеза *in vitro*, устойчивости к биотическим и абиотическим факторам среды, формирования и функционирования симбиотического и ассоциативного аппарата биологической фиксации азота, фитохромной регуляции роста и развития растений.

По результатам изучения трофических закономерностей фотопериодизма и озимости растений В.С. Цыбулько опубликованы четыре монографии (Цыбулько, 1978; 1998; 2003; Цыбулько и др., 2000), в которых убедительно обоснована биологическая природа связи темпов развития растений с питанием. Углублению представлений о разных аспектах этой связи посвящены одна докторская и семь кандидатских диссертаций, которые выполнены или непосредственно под руководством В.С. Цыбулько, или под руководством его учеников. Все они основаны на методологии, разработанной В.С. Цыбулько.

Таким образом, анализ результатов изучения биологической природы фотопериодической реакции и озимости растений, полученных В.С. Цыбулько и его учениками, дает основание считать, что он по сути является основателем Харьковской школы исследований в этом направлении.

**ОСНОВНЫЕ РАБОТЫ  
В.С. ЦЫБУЛЬКО**

- Цыбулько В.С.* Трофические закономерности фотопериодизма растений. – Киев: Наук. думка, 1978. – 208 с.
- Цыбулько В.С.* Метаболические закономерности фотопериодической реакции растений. – Киев: Аграрна наука, 1998. – 182 с.
- Цыбулько В.С., Жмурко В.В., Гридин Н.Н.* Метаболическая теория озимости растений. – Харьков: ИР имени В.Я. Юрьева УААН, 2000. – 134 с.
- Цыбулько В.С.* Фотопериодизм и озимость. Уроки из истории изучения. – Харьков: ИР имени В.Я.Юрьева УААН, 2003. – 86 с.

© 2017 г. **В. В. Жмурко**

*Харьковский национальный университет им. В.Н. Каразина  
(Харьков, Украина)*