

Миллер

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВЕСТНИК
АКАДЕМИИ НАУК
СССР

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

4

МОСКВА · 1974

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ЕЕ СОВРЕМЕННЫЙ ЭТАП

Академик
А. Л. КУРСАНОВ,

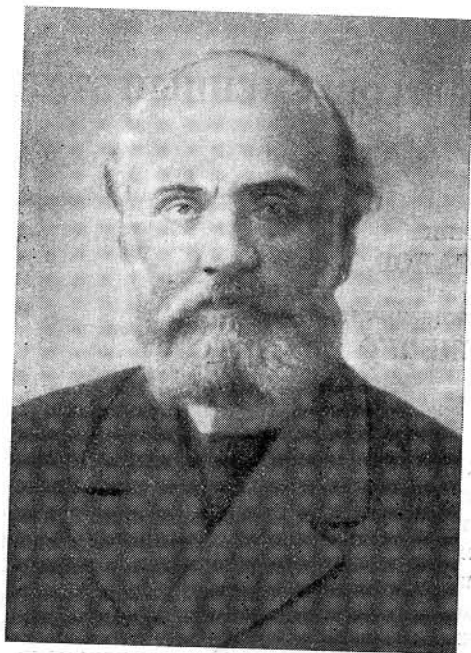
кандидат биологических наук
В. Е. СЕМЕНЕНКО

Интерес к изучению жизненных процессов у растений возник в России еще в середине прошлого столетия. Он был вызван замечательными исследованиями в области эмбриологии и физиологии растений академика Н. И. Железнова — крупнейшего специалиста в области прикладной ботаники, организатора и первого директора Петровской земледельческой академии (ныне Московская сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева), а также агро-физиологическими работами И. А. Решетникова, А. И. Ходнева, А. К. Чугунова и др. Однако решающее значение для признания физиологии растений как важной научной дисциплины имела, конечно, выдающаяся деятельность К. А. Тимирязева, и прежде всего его публичные лекции, в которых он умел сочетать освещение строго научных вопросов с анализом событий, волновавших широкую общественность. Знаменитые публичные лекции Тимирязева послужили для многих поколений молодых ученых той силой, которая выкристаллизовывала и заставляла сохранять навсегда их интерес к изучению жизни растений. Не будет преувеличением сказать, что эти лекции и другие труды К. А. Тимирязева не потеряли свою притягательную силу для научной молодежи и сейчас, хотя общий диапазон биологических наук с тех пор неизмеримо вырос, и они обогатились многими новыми представлениями.

К концу прошлого столетия в России сложились две основные школы физиологов растений. Одна выросла на изучении трудов К. А. Тимирязева, создателем другой стал профессор Петербургского университета академик А. С. Фаминцын, автор многих фундаментальных исследований и первого учебника по физиологии растений. А. С. Фаминцын организовал в Петербургской Академии наук и возглавлял (с 1890 г.) Лабораторию физиологии растений, от которой берет свое начало современный Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева Академии наук СССР.

Общий уровень физиологии растений был у нас всегда очень высок, и нередко благодаря достижениям русских ученых она занимала ведущее

положение в мировой науке. Так, огромное значение имели работы К. А. Тимирязева по хлорофиллу и по фотосинтезу. Выдающуюся роль в развитии физиологии растений сыграли исследования С. Н. Виноградского, впоследствии, правда, углубившегося в область микробиологии. В. И. Палладин и С. Н. Костычев первыми подошли к биохимической расшифровке процессов дыхания и брожения, заложив основу изучения внутренней организации жизненных процессов у растений. Н. А. Максимов и А. А. Рихтер, сосредоточившие свои усилия на изучении физиологии



Академик А. С. Фаминцын (1835—1918)

растений в природной обстановке и на выяснении внутренних факторов, определяющих их устойчивость к неблагоприятным условиям среды, положили начало экологической физиологии растений, получившей уже потом широкое развитие на Западе. Нужно отметить, что наша наука, связав сразу же вопросы экологии с проблемой устойчивости растений к экстремальным факторам, смогла тем самым избежать того кризиса, который испытала в 40-х годах текущего века эта область знания за рубежом, где изучение физиологических процессов у растений в природных условиях, носившее описательный характер, вскоре было исчерпано и экологическая физиология оказалась на 10—20 лет сильно редуцированной. В новейшее время на Западе, особенно в странах с аридным климатом, она возродилась, однако уже под знаком физиологии устойчивости растений, т. е. на той основе, на которой с самого начала стояла наша отечественная физиология растений в этой области.

Фундаментальное значение имело открытие вирусов Д. И. Ивановским, сделанное им как физиологом растений при изучении мозаичной болезни табака. Это открытие ввело науку в совершенно новый мир «полусущество-полувеществ», не вписавшийся в рамки физиологии растений.

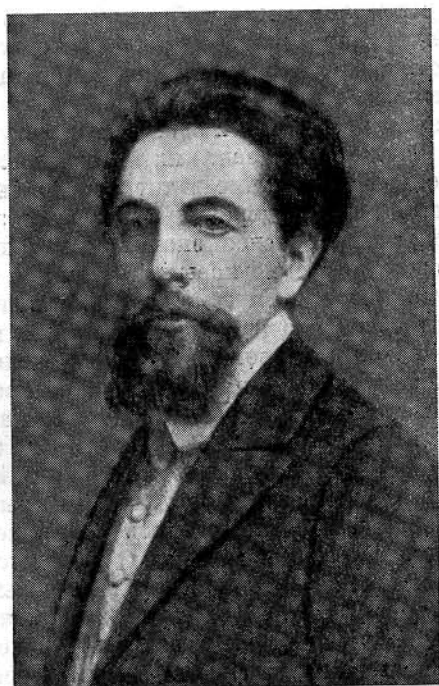
Другое крупное достижение, также вышедшее за рамки физиологии растений, связано с именем М. С. Цвета. В поисках средств разделения и изучения зеленых и сопровождающих пигментов хлоропластов он при-

менил фильтрование их растворов через порошки-адсорбенты — прием, названный хроматографическим анализом, который дал науке и промышленности совершенно новое и очень мощное средство разделения сложных смесей веществ. Развитый и усовершенствованный, этот прием широко используется в настоящее время в химической, пищевой и фармацевтической отраслях промышленности, а также в научной работе — химиками, микробиологами, биохимиками и самими физиологами растений.

После Октябрьской революции физиология растений в нашей стране начала развиваться усиленными темпами. Правда, материальная основа



Д. И. Ивановский (1864—1920)



М. С. Цвет (1872—1919)

лабораторных исследований в первые годы Советской власти была очень ограничена, что затрудняло в известной мере организацию работ. Однако физиологи старшего поколения и окружавшая их молодежь были полны оптимизма, так как в новых условиях сближение теоретических изысканий с интересами практики стало не только реально возможным, желательным, но и необходимым. Начались поиски путей перехода физиологии растений к полевым экспериментам. Одним из первых совершил такую попытку академик С. П. Костычев, который сконструировал приборы для полевых исследований фотосинтеза и организовал при участии своих учеников широкие работы по обследованию фотосинтетической деятельности различных видов растений в характерных географических зонах нашей страны: в Заполярье, в Средней Азии, в центральной полосе, на Черноморском побережье. В тесном контакте с практикой работала школа академика Д. Н. Прянишникова, физиолога растений по своим интересам, занимавшаяся изучением корневого питания растений.

Этот период в развитии физиологии растений отмечен у нас организацией большого числа экспедиций в районы с разными почвенно-климати-

ческими условиями. Физиологи растений вместе с почвоведом, агрохимиками и метеорологами проводили комплексные обследования состояния растений, условий их обитания, их сортовых различий, отзывчивости на удобрения, устойчивости к недостатку влаги. Изучались и другие показатели, которые частично или полностью можно регулировать с помощью агротехники. Наиболее эффективными эти экспедиции оказались в районах орошаемого земледелия, где практики имели возможность управлять водным режимом посевов. Физиологи растений стали интенсивно разрабатывать полевые методы диагностики потребности растений на поливных землях, а также методы диагностики оптимальных сочетаний орошения с минеральными удобрениями, что позволило дать практике орошаемого земледелия ряд оригинальных рекомендаций и приемов для выяснения потребностей растений в отношении минерального питания и водного режима. Совместно с биохимиками были составлены характеристики различных зерновых и овощных культур с точки зрения их пищевой ценности, а также диапазона их приспособляемости к экстремальным условиям. Большое внимание в тот период было уделено проблеме холодо- и зимостойчивости деревьев и озимых злаков. Были разработаны и поныне сохранившие свое значение методы закаливания, с помощью которых можно временно повышать зимо- и засухоустойчивость растений, их солеустойчивость. Развиваясь, это направление все более превращалось в предмет частной физиологии растений, которой занимались опытные станции, сельскохозяйственные научно-исследовательские институты и высшие учебные заведения сельскохозяйственного профиля, а теперь успешно занимаются и некоторые филиалы Академии наук СССР, включающие в свою тематику вопросы, связанные с сельскохозяйственным производством.

Между тем физиология растений не могла существовать дальше, опираясь только на ранее накопленный капитал фундаментальных знаний: необходимо было уделять очень серьезное внимание пополнению этого капитала, чтобы расширять круг его практических приложений, их совершенствовать, чтобы на основе новых фактов делать широкие обобщения и выводы для новых шагов в практическом направлении. Это, естественно, в наибольшей мере касалось Академии наук СССР, поскольку развитие фундаментальных исследований — ее главная задача. В области физиологии растений тенденция создания теоретических заделов проявилась прежде всего в Институте физиологии растений им. К. А. Тимирязева, который призван быть теоретическим и идейным центром научных работ в данной области знания. Но по мере того, как улучшалось оборудование лабораторий и вырастали новые, хорошо подготовленные к современным физиологическим исследованиям кадры, а эти процессы особенно усилились после окончания Великой Отечественной войны, все яснее становилось, что предыдущие годы научных и практических разработок в какой-то мере исчерпали не только фундаментальную часть физиологии растений, но и те методологические и теоретические подходы, на которых она покоилась.

В 50-х годах во всех областях экспериментальной биологии начали происходить очень важные события, которые коснулись прежде всего биохимии, близко стоящей к физиологии растений, а также биофизики, тогда еще только создававшейся, и вызвали к жизни как самостоятельную науку молекулярную биологию, принесшую принципиально новые подходы в генетику и цитологию. Все эти события в значительной мере определялись теми новыми техническими возможностями, которые открывались перед экспериментальной биологией в связи с прогрессом физики, математики и новой техники. Подъем точных наук не мог не затронуть и физиологию растений. Первым и наиболее серьезным шагом, который она сделала в тот период, было решительное ее сближение с биохимией растений. Границы

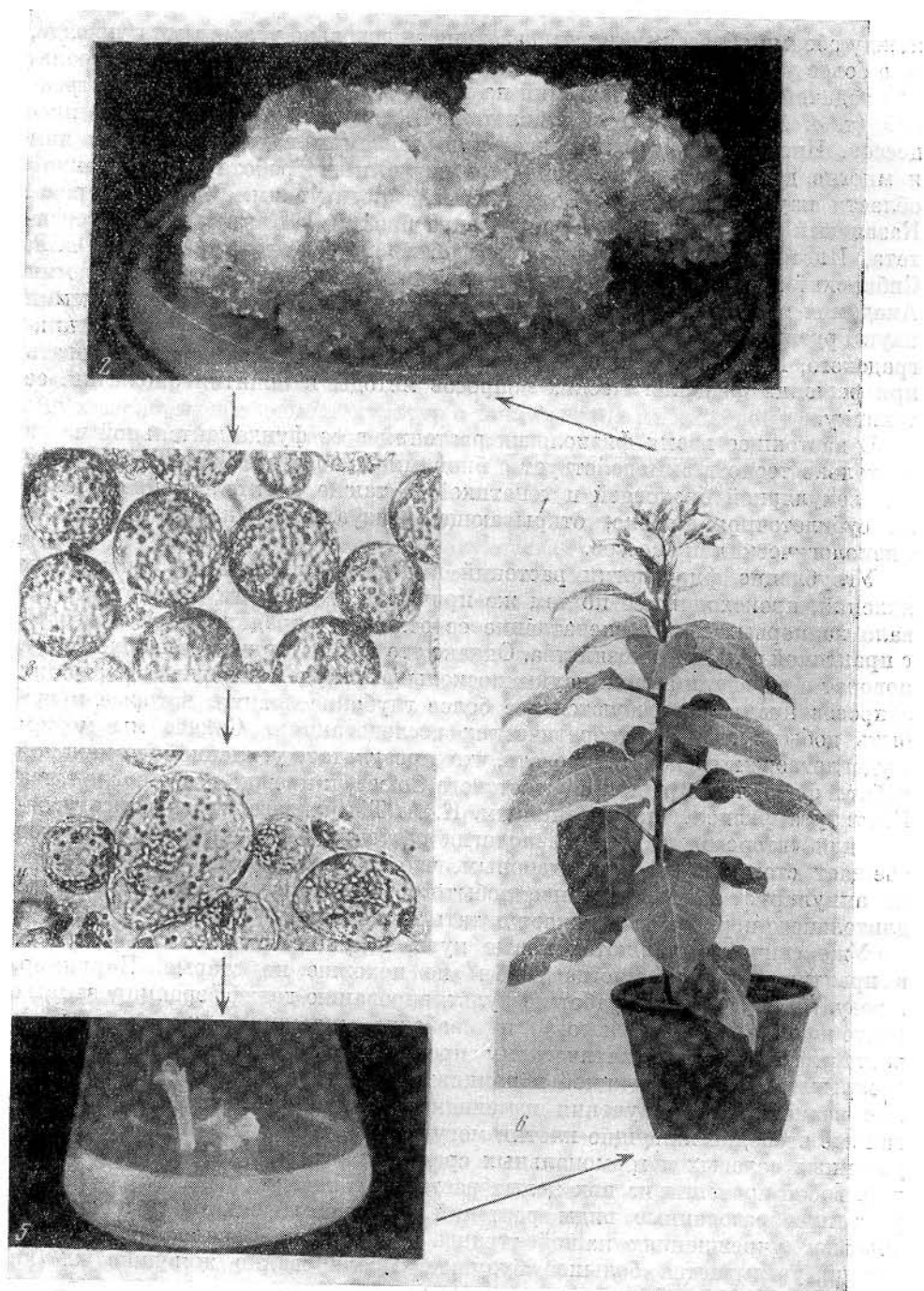
между обеими областями науки, казавшиеся довольно условными и прежде, еще более утратили к этому времени свою отчетливость, так как центральной задачей физиологии растений на новом этапе стало изучение внутренней (т. е. биохимической и субклеточной) организации жизненных процессов. Институт физиологии растений Академии наук СССР, а за ним и многие другие достаточно сильные коллективы, работающие в данной области науки, такие, как Ботанический институт им. В. Л. Комарова, Казанский институт биологии и кафедра биохимии Казанского университета, Институт физиологии растений Академии наук Украинской ССР, Сибирский институт физиологии и биохимии растений, Институт биологии Академии наук Белорусской ССР, Институт биохимии растений Академии наук Грузинской ССР, кафедры физиологии растений Московского, Ленинградского, Киевского университетов и др., стали все смелее использовать при решении физиологических вопросов методы и понятия биохимии, ее технику.

В настоящее время физиология растений в ее фундаментальной части не только тесно взаимодействует с биохимией, но и все более сближается с молекулярной биологией и генетикой, а также с цитологией, особенно на субклеточном уровне, открывающем визуальную картину течения физиологических процессов.

Углубление физиологии растений в детали организации жизненных явлений, происходившее по тем же причинам и в других странах, создавало на первых порах впечатление ее отхода от традиционной близости с практикой сельского хозяйства. Однако это был исторически необходимый поворот в развитии нашей науки, поскольку для удовлетворения растущих запросов практики требуются все более глубокие знания, которые могут быть добыты лишь в теоретических исследованиях. Сейчас мы можем с удовлетворением констатировать, что в результате усиленной и успешной работы физиологов растений Советского Союза, и прежде всего коллектива Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева, создавались условия для «второго» выхода физиологии растений в практику. Этот выход обещает стать весьма плодотворным, что, разумеется, ни в какой мере не аннулирует ценности ранее добытого материала, который в течение длительного периода продолжает питать земледелие.

Уже сейчас выявляются новые пути, ведущие физиологию растений в практику, причем иногда совсем не похожие на старые. Например, в результате успешных работ по культивированию дедифференцированных клеточных масс (каллюсов) и свободно живущих клеток высших растений и по их генетическому преобразованию физиологи растений раскрывают перед селекцией и прикладной генетикой принципиально новые возможности получения измененных форм. Генетически преобразованные свободно живущие клетки могут быть затем с помощью сбалансированных солевых и гормональных сред направлены на путь реституции, т. е. восстановления из них целых растений с новыми свойствами. Такого рода преобразованные виды растений уже испытываются в некоторых опытных учреждениях нашей страны. Это только начало, за которым, однако, угадывается большое будущее. Изолированно живущие клетки или культуры дедифференцированных тканей, которые могут быть выращены в больших количествах в колбах и ферментерах наподобие микроорганизмов, начинают уже использоваться как продуценты многих весьма ценных лекарственных веществ. Намечаются и другие области практического использования преобразованных клеток растений.

Советские физиологи растений одними из первых предложили сельскохозяйственной практике научную концепцию, на основе которой следует строить расчеты оптимальных условий для посевов и прогнозы теоретиче-



Разборка растения до протопласта и обратное восстановление целого организма
1, 6 — растение табака, 2 — культура ткани табака, 3 — изолированные протопласты,
4 — клетки из протопластов, 5 — регенерация растения в колонии клеток

ски возможных урожаев. Такого рода прогнозирование, в разработке которого решающую роль сыграл Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева, нужно считать принципиально новым и несомненно прогрессивным, так как оно позволяет при оценке перспектив сельскохозяйственного года исходить не столько из итогов прошлых лет, сколько из потенциальных возможностей хозяйства.

Интересны в практическом отношении работы по физиологии и биохимии одноклеточных фотосинтезирующих организмов — микроводорослей, выполненные в последнее время. Удалось в десятки и даже сотни раз интенсифицировать скорость развития этих организмов и найти способы управления качественной направленностью их биосинтеза. Это открывает пути для «индустриализации» процесса фотосинтеза, введения его в заводское производство на основе методов и принципов современной микробиологической промышленности, причем биологические синтезы будут идти в этом случае не за счет энергии и преобразования готовых органических субстратов, а в результате ассимиляции полностью минерализованных соединений (углекислоты, воды, минеральных элементов) за счет световой энергии. Подобные системы весьма перспективны, в частности для космической биологии, как средство регенерации воздуха и воспроизводства пищи, а также для фармацевтической промышленности, для получения путем фотобиосинтеза меченных изотопами препаратов различных соединений, для получения физиологически активных добавок к кормам животных и т. д.

Серьезные практические результаты дало сближение физиологии растений с органической химией, которое происходило в тот же период, в основном при поисках веществ, имитирующих физиологически активные соединения. После того, как были открыты естественные стимуляторы и гормоны роста (ауксины, гиббереллины, цитокинины и т. д.), химики вместе с физиологами растений синтезировали много веществ, обладающих аналогичным действием, но более доступных для практического использования. Были найдены и вещества, замедляющие или прекращающие рост. По своему химическому строению они часто близки к ростовым и, как хорошо сделанная фальшивка, лишь слегка отличаются от них, но, внедряясь в общую систему обмена веществ, заклинивают ее и останавливают нормальное течение процесса. В результате возникло учение о стимуляторах и тормозителях ростовых и других метаболических процессов с помощью органических веществ синтетического происхождения. Это было началом «научной фармакологии растений». Она создавала средства химического воздействия на метаболизм растений, сразу получившие широкий выход в практику сельского хозяйства, как, например, средства для предупреждения прорастания картофеля при его длительном хранении, для дефолиации растений, необходимой при уборке хлопка машинным способом, для десикации, т. е. высушивания листьев растений перед обмолотом зерна, как это делается в отношении риса. Сюда могут быть отнесены также средства, увеличивающие размер плодов, например бессемянных томатов, и многие другие препараты, которые сейчас приняты химической промышленностью и сельским хозяйством. Можно предвидеть, что число таких препаратов будет постепенно увеличиваться, а их специфичность — повышаться, чтобы можно было все точнее управлять физиологическими процессами у растений.

Не продолжая перечислять результаты работ, уже вошедших в практику, необходимо остановиться на таких проводимых в настоящее время исследованиях, которые служат теоретической основой для будущих выводов крупного практического значения. Это, в частности, работы Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева по изучению метаболизма

корней растений в условиях аноксии. Исследования, требующие совершенной биофизической и биохимической техники, решают по существу практическую задачу корневого питания растений при недостаточном снабжении почвы кислородом. В связи с развитием в нашей стране орошаемого земледелия, где весьма остро встают вопросы жизнедеятельности растений в условиях временного затопления и анаэробноза, теория питания растений на затопленных почвах должна составить одну из важных основ мелиоративных мероприятий и ведения поливного хозяйства.

Очень далекими от практического использования казались многолетние работы Института по вопросам сахаронакопления и сахаристости сахарной свеклы, носившие первоначально чисто теоретический характер. Постепенно удалось проследить весь путь передвижения продуктов фотосинтеза из хлоропластов листа в запасающие клетки корня и найти ключевые ферменты и регуляторные механизмы, управляющие в организме растений процессами сахаронакопления. Были изучены и системы активного транспорта сахаров через клеточные мембраны, переносящие молекулы против электрохимического градиента. Эти системы и составляют основу сахаронакопительного процесса в корне сахарной свеклы. Наконец, удалось рассмотреть и субмикроскопическую «работу» клетки в период заполнения ее сахарозой. Таким образом, сложилась общая картина процесса сахаронакопления в свекловичном корне и были намечены возможные подходы к управлению ключевыми ферментами, контролирующими альтернативный выбор между сахаристостью и урожайностью корня. Несомненно, что эта новая картина, решительно меняющая представления, на которые опирается существующая практика выращивания сахарной свеклы, в недалеком будущем отразится на работах селекционеров и свекловодов.



Приведенные примеры свидетельствуют, что ныне физиология растений, оснащенная новейшими средствами исследования строения клетки и ее метаболизма, теоретически вооруженная химическими, биофизическими, молекулярно-биологическими и математическими представлениями, не только глубоко проникает во внутреннюю организацию жизненных процессов у растений, но и изыскивает новые выходы в практику, которые должны быть значительно эффективнее тех, что были ей доступны в начале нашего столетия.

Теперь, когда физиология растений тесно сблизилась со многими биологическими дисциплинами экспериментального профиля и должна разделить с ними принадлежавшую ей ранее монополию на изучение жизненных процессов у растений, она приобретает, однако, особое место среди этих дисциплин как интегрирующая наука. Действительно, задача современной физиологии растений состоит в том, чтобы определять значение и роль отдельных, элементарных слагаемых жизненного процесса в деятельности целого организма, в его питании, реакциях на окружающую среду и в его развитии. Так как накопление информации об этих слагаемых происходит в возрастающем объеме, все острее начинает ощущаться потребность в обобщении сведений об этих элементарных актах жизни, в создании на их основе общего представления о тех сложных системах, какими являются растительные организмы, о протекающих в них физиологических процессах и жизнедеятельности растения в целом. Таким образом, на фоне успехов биохимии, молекулярной биологии и молекулярной генетики, которые имеют дело хотя и с очень сложными, но по своей сущности первичными, элементарными актами жизни, роль физиологии растений как науки интегрирующей становится все более значительной.

Каждый физиологический процесс состоит из многих более простых реакций, которые протекают в живой клетке то сопряженные между собой во времени и пространстве, то отделенные друг от друга. Вопрос о том, каким образом весь этот калейдоскоп реакций приводится в систему и координируется в живой клетке, — центральный для всей биологии, и особенно для физиологии растений. Генеральная задача современной физиологии растений и заключается сейчас в изучении процессов биологического саморегулирования и самонастраивания в масштабах как отдельных ферментативных реакций, так и более сложных систем целой клетки, целого растения и даже растительных сообществ. Биологическое саморегулирование — новая и пока мало разработанная область исследований, поэтому прогнозировать пути ее развития было бы сейчас преждевременно. Можно лишь отметить, что, например, специалисты Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева занимаются выяснением степени генетической автономности энергопреобразующих органелл клетки — хлоропластов и митохондрий. Эти органеллы имеют, как известно, свой собственный нуклеиновый аппарат, лимитированный, однако, в отношении синтеза некоторых ферментных белков. Степень автономности этих органелл от ядерной и цитоплазматической ДНК определяет условия, при которых одна часть клетки оказывается под контролем другой и может, таким образом, ею управляться.

Большое внимание уделяется в Институте установлению максимально возможной продуктивности фотосинтетического аппарата различных видов растений. Есть основания считать, что хлоропласты, лист и целые растения способны к более активному усвоению углекислоты и накоплению органических веществ, чем они осуществляют это в обычных условиях. Выяснение регуляторных механизмов, ограничивающих функциональную активность хлоропласта, и поиски средств для снятия этих ограничений с целью повышения фотосинтетической продуктивности растений — другая важная задача, над которой работает теперь теоретическая физиология растений.

Мы придаем большое значение также хирургии и инженерии растительных клеток, поскольку физиологи растений умеют теперь получать свободно живущие вегетативные клетки высших растений и освобождать их с помощью ферментов от целлюлозной оболочки. Такие «голые» протопласты могут служить прекрасным объектом для гибридизации путем их слияния и для микрохирургических операций по пересадке органелл или веществ из одной клетки в другую, что должно привести к созданию по определенному плану «синтетических» клеток с комбинированными свойствами. Вопрос о пределах совместимости (т. е. приживаемости) таких пересадок и о возможных здесь практических выходах еще неясен, но несомненно, что мы имеем дело с очень смелым и перспективным замыслом, реализация которого может привести к самым неожиданным результатам в смысле получения новых форм растений и преобразования существующих.

При изучении саморегуляции клетки физиологи растений не могут, конечно, оставить в стороне проблему мембран, т. е. тех липидно-белковых пленок с удивительными свойствами, которые не только изолируют клетку от окружающей среды, но и разделяют ее цитоплазму на ряд отсеков или компартментов, осуществляя пространственную и энергетическую регуляцию происходящих в клетке процессов. Физиологи растений ищут свои подходы к этой важнейшей проблеме. Они изучают способность клеток контролировать свой метаболизм с помощью мембранного аппарата.

Физиологии растений принадлежит заслуга открытия еще в прошлом столетии азотфиксирующих клубеньковых бактерий. Теперь появились возможности для изучения механизма азотфиксации на биохимическом,

генетическом и молекулярно-биологическом уровнях. Это одна из крупнейших проблем не только современной биологии и науки в целом, но и экономики. В разработке этой проблемы, над которой трудятся теперь биологи и химики всех стран, принимают активное участие физиологи растений, стремясь внести свой вклад в разгадку путей биологического вовлечения запасов азота атмосферы в состав органических соединений.

Сближение физиологии растений с молекулярной биологией способствовало новому подъему исследований в области гормональной регуляции физиологических процессов. Фитогормоны были известны и раньше, они изучались уже с начала столетия, однако их действие оценивалось главным образом по тому конечному эффекту, который они вызывали у растений. В настоящее время имеются основания предполагать, что фитогормоны — это агенты, действующие на генетический аппарат клеток.

Связь с генетикой позволила физиологам растений рассматривать отдельные процессы роста и особенно развития растений как этапы постепенного и вполне закономерного в своей последовательности считывания генетической программы, заложенной в хромосомальном аппарате каждой клетки. Оказалось, что каждый этап в развитии становится возможным лишь в результате прочтения предыдущего. Это облегчило понимание процесса развития как цепи вытекающих одно из другого явлений.

Не исключено, что на пути генетической расшифровки развития растений исследователь встретится в ближайшее время с очень большими неожиданностями, благодаря которым практика приобретет новые более широкие возможности для вмешательства в ход онтогенеза и сумеет изменять не только скорость, но и частично направление считывания генетических программ. Например, уже теперь при введении в стареющий лист определенных фитогормонов удастся не только приостанавливать дальнейшее его пожелтение, но и повертывать на некоторое время назад, казалось бы, уже прочитанную программу, что выражается в усилении синтеза РНК и белков и вторичном позеленении листа.

В связи с успехами в изучении регуляторных механизмов клетки физиологи растений подходят вплотную к решению задачи управления биосинтезами растений и соответственно качеством урожая. Как известно, одни ткани растений накапливают много крахмала, другие — масла, третьи — белка, четвертые — каучука, алкалоидов и т. д., что и является основанием для культивирования этих растений. Вопрос об увеличении производительности растений в смысле усиления процесса отложения в них именно тех веществ, которые нужны для практики, решается пока на основании эмпирического опыта, например путем внесения тех или иных удобрений, которые способны каким-то образом влиять на накопление искомого вещества. Однако теперь, когда физиологи растений вступили в области интимных микромеханизмов, управляющих деятельностью клетки, логической становится попытка найти те узловые реакции, которые определяют пути преобразования исходных продуктов фотосинтеза. В принципе это должно открыть возможность влиять с помощью строго специфических веществ или физических воздействий на ключевые реакции, от которых зависит биосинтез тех или иных соединений, и таким образом направлять деятельность организмов в желательную сторону.

Итак, глубокие теоретические заделы в современной физиологии растений, как бы далеко они ни уводили в детали явлений, ориентируются, как и в прежней физиологии растений, на практические цели, которые, однако, могут быть достигнуты не непосредственно после проведенного опыта или серии опытов, а лишь постепенно путем систематического и всестороннего знакомства с широким кругом явлений.