

Цена 2 руб.

КАДЕМИЯ НАУК СССР



ТИМИРЯЗЕВСКИЕ  
ЧТЕНИЯ

VI

Н.Г.ХОЛОДНЫЙ

К.А. ТИМИРЯЗЕВ  
И СОВРЕМЕННЫЕ  
ПРЕДСТАВЛЕНИЯ  
О ФИТОГОРМОНАХ



1946

ИЗДАТЕЛЬСТВО  
АКАДЕМИИ НАУК СССР

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
Институт физиологии растений  
им. К. А. Тимирязева

Н. Г. ХОЛОДНЫЙ

К. А. ТИМИРЯЗЕВ  
и современные  
представления  
о фитогормонах

докладено на седьмом ежегодном Тимирязевском чтении

28 апреля 1946 г.

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР  
МОСКВА • 1946 • ЛЕНИНГРАД

Ответственные редакторы —  
академик Н. А. Максимов и проф. П. А. Генкель

Издательство Академии Наук СССР

Московский филиал

Издательство  
Академии Наук СССР

Президиум Академии Наук СССР  
постановил в ознаменование 20-летия  
со дня смерти К. А. Тимирязева  
ежегодно проводить чтение,  
посвященное его памяти.

## I

Учение о фитогормонах — одна из самых молодых отраслей современной физиологии растений. Двадцать шесть лет назад, в год смерти К. А. Тимирязева, оно еще только переживало последние этапы первоначального накопления экспериментальных данных. На основе этих данных вскоре возникло понятие «химических регуляторов» роста и развития растений и было установлено существенное сходство — с физиологической точки зрения — этих веществ с гормонами животных. Наиболее значительные работы в этой области, послужившие исходной точкой для дальнейших углубленных исследований по эндокринологии растений, — работы Дж. Леба, Г. Габерланда, А. Паала и др.— относятся к периоду от 1917 до 1921 г., т. е. к последним годам жизни Тимирязева, когда в нашу страну, отрезанную блокадой от своих зарубежных соседей, почти не проникали вести о новейших достижениях западноевропейской и американской науки. Поэтому неудивительно, что в работах К. А. Тимирязева мы не находим никаких высказываний по поводу этих первых успехов новой отрасли фитофизиологии.

Но научные идеи, особенно идеи крупного масштаба, оказывающие заметное влияние на развитие той или иной отрасли знания, никогда не возникают внезапно. Каждая из них имеет свою более или менее сложную и длительную «предисторию», период накопления фактического материала и частных выводов, являющихся необходимыми предпосылками для зарождения и созревания новой мысли. Такую предисто-

рию имела и идея гормональной регуляции жизненных явлений растительного организма. Задолго до окончательной и достаточно обоснованной ее формулировки высказывались различные более или менее вероятные предположения, свидетельствовавшие о том, что научная мысль под давлением фактов капризными зигзагами, но неутомимо пробивая себе путь к этой новой идее, смутно предугадывала ее способность объединить, осветить и оплодотворить обширную область разнообразных опытных данных.

Начало этой подготовительной эпохи можно отнести к концу восьмидесятых годов прошлого столетия, когда Ю. Сакс (1887) и М. Бейерлинк (1888) почти одновременно и независимо друг от друга в достаточно ясной форме высказали мысль о наличии в растительном организме физиологически активных веществ с регуляторной функцией. Особенно близко подошел к представлению о фитогормонах в современном их понимании М. Бейерлинк. Исходя из своих исследований над развитием пепидий (галл), возникающих на растениях под влиянием выделений цинипид и других галлообразующих насекомых, Бейерлинк приходит к выводу, что и в нормальном морфогенезе растительного организма существенную роль должны играть какие-то особые вещества — «ростовые энзимы», по его терминологии, — представляющие собой продукты жизнедеятельности протоплазмы самого растения.

Следует отметить, что аналогичные мысли, и значительно раньше, возникли, повидимому, и у Ч. Дарвина, который придавал огромное значение химическим веществам растений как одному из факторов их нормального и патологического морфогенеза. Любопытно, что Дарвина к этим мыслям привели также наблюдения над галлами. Им были задуманы (но, к сожалению, не осуществлены) и опыты по искусственноному получению этих образований, чтобы таким путем подойти к экспериментальному изучению законов изменчивости. По полу-

воду этих мыслей Ч. Дарвина К. А. Тимирязев указывает (Соч., т. VII, стр. 562),<sup>1</sup> что они свидетельствуют о «замечательной проницательности» великого биолога.

Это замечание Тимирязева, в свою очередь, говорит о том, что К. А. весьма одобрительно относился к первым попыткам экспериментального изучения влияния различных химических агентов, в том числе и веществ, вырабатываемых самим растением, на формообразование растительных организмов. В то же время оно может служить примером тех

\*Многочисленных и всегда содержательных высказываний, в которых Тимирязев давал критическую оценку различным направлениям научной мысли и отдельным исследованиям, подготовлявшим почву для развития учения о фитогормонах. Анализ этих высказываний на фоне современного состояния наших знаний о гормональных веществах растительного организма представляет несомненный интерес для истории науки и является главнейшей задачей сегодняшнего Тимирязевского чтения.

Необходимо иметь в виду, что сам К. А. не работал экспериментально ни по одному из вопросов, непосредственно связанных с проблемой фитогормонов или хотя бы с теми исследованиями, которые подготовили почву для их постановки. Отсутствие собственного опыта не может быть, конечно, возмещено никаким, даже самым тщательным изучением чужих работ, и это обстоятельство, как мы вскоре увидим, накажило свою печать на многие суждения Тимирязева в этой области. Некоторые из них являются, несомненно, ошибочными, другие нуждаются в корректировке. Но все они в той или иной мере отражают особенности его блестящего аналитического ума, его страстного боевого темперамента, его непримиримой принципиальности в защите основных положений этого научного, строго материалистического и дарвинистического мировоззрения, которое он последовательно развивал во всех своих работах. Вот почему даже ошибочные суждения этого крупнейшего ученого-мыслителя часто оказывали положительное влияние на развитие нашей науки, привлекая к ней новые, молодые силы и заставляя их сосредоточить свое внимание на тех задачах, которые сам К. А. не имел возможности решить, так как они стояли в стороне от главного русла его собственных экспериментальных исследований.

## II

Последнее десятилетие XIX столетия и первое десятилетие XX были отмечены быстрым и плодотворным развитием эндокринологии животных и человека. К. А. Тимирязев, в течение всей своей жизни внимательно следивший за движением научной мысли и за расширением наших знаний во всех областях биологии, не мог, конечно, пройти мимо такого крупного ее завоевания, каким было учение о внутренней секреции и о физиологическом значении гормонов как регуляторов жизненных явлений организма. В статьях, подводивших итоги последним достижениям науки, он неоднократно останавли-

<sup>1</sup> Все ссылки на работы К. А. Тимирязева относятся к десятитомому собранию его сочинений, изд. Сельхозгиза.

вался на важнейших фактах из этой области и высказывал некоторые собственные соображения, например, о роли, которую могли играть эндокринные железы и их секреты в эволюции организма (Соч., т. VII, стр. 462—465 и др.).

Последовательный дарвинист, К. А., конечно, разделял и убеждение Ч. Дарвина в единстве органического мира, в отсутствии принципиальных качественных различий между животными и растительными организмами. Об этом свидетельствует хотя бы предпоследняя глава его «Жизни растения», озаглавленная «Растение и животное». Здесь Тимирязев, проанализировав основные функции типичных представителей обоих царств организованной природы, приходит к выводу, что «различие растения и животного... не качественное, а только количественное; в обоих совершаются те же процессы, но в одном преобладают одни, в другом — другие» (Соч., т. IV, стр. 296).

Естественно было распространить этот вывод и на деятельность только что открытых физиологически активных гормональных веществ. Если они являются постоянной составной частью всякого животного организма, если почти каждый совершающийся в нем процесс в значительной мере зависит от наличия тех или иных химических регуляторов — продуктов секреторной деятельности клеток и тканей самого организма, то невольно возникает вопрос, нельзя ли и в растительном мире обнаружить аналогичные явления, не обладают ли и растения веществами, похожими по своему генезису и по способу действия на гормоны животного организма?

Не подлежит сомнению, что К. А. останавливался на этом вопросе и что он давал на него положительный ответ. К такому заключению приводит нас в особенности одно место из его лекций «Исторический метод в биологии» (Соч., т. VI, стр. 174). Обсуждая проблему действия «оплодотворяющего начала» — мужских половых клеток — на материнский организм и остановившись на причинах возникновения так называемых ксений, природа которых стала для нас понятной только после того, как С. Г. Навашин открыл двойное оплодотворение (слияние одного мужского ядра с ядром яйцеклетки, а другого — с ядром зародышевого мешка), К. А. Затем пишет: «Менее ясны влияния оплодотворяющего начала еще более отдаленные части материнского растения. Некоторые учёные даже прямо отрицают их, но для этого, виду хорошо исследованных случаев (например, опыты Гильдебранда), едва ли есть повод, особенно со времени открытия гормонов — веществ, распространяющихся в организмах

и вызывающих органические изменения на далеких расстояниях...»

Это замечание К. А. Тимирязева заслуживает внимания с двух точек зрения. Во-первых, оно ясно показывает, что К. А. считал весьма вероятным существование гормонов в растительном организме. Во-вторых, оно лишил раз свидетельства о научной проницательности К. А. В этом случае он как бы предугадал возникновение и развитие одного из интереснейших отделов современного учения о фитогормонах.

В настоящее время имеется уже целый ряд работ, из которых следует, что у цветковых растений при опылении в материнский организм вносится известное количество гормонов, выделяемых пыльцой и пыльцевыми трубками, т. е. образованием, принадлежащими отцовскому организму, и что эти вещества заметно влияют на рост и развитие некоторых тканей и органов материнского растения.

В 1909—1910 гг. Г. Фиттинг, изучая постфлорационные, т. е. следующие за опылением, изменения в цветках орхидей, показал, что некоторые из этих изменений обусловливаются действием активного вещества, содержащегося в пыльцах, а также выделяемого пыльцевыми трубками во время их роста. Сюда относятся, например, постфлорационное разрастание завязи и рыльца и утолщение гиностемия, т. е. органа, образовавшегося в цветке орхидных путем слияния столбика с тычиночной нитью. От этого же фактора зависит изменение окраски околосветника и во многих случаях продолгительность его жизни. По всей вероятности, все эти явления объясняются выделением из пыльцев и из пыльцевых трубок ауксина — наиболее распространенного в растительном мире фитогормона.

Позже различными авторами было установлено наличие активного вещества типа ауксина в пыльце самых разнообразных растений.

Правда, во всех до сих пор описанных случаях источником фитогормона является, повидимому, не «оплодотворяющее начало» в точном значении этого слова, т. е. не мужская половая клетка. Однако представляется весьма вероятным, что и эта последняя вносит в яйцеклетку и в окружающие ее ткани материнского организма физиологически активные соединения, способные влиять на их рост, развитие и обмен веществ. Задача будущих исследований — ближе изучить все эти явления и выяснить их роль в процессах, связанных с оплодотворением. Физиология оплодотворения — область, изучению которой современные фитофизиологи еще почти не приступали. Здесь им предстоит большая и в высшей степени

ни важная работа. Путеводной нитью в этой работе на первых порах может служить высказанная К. А. Тимирязевым мысль о выделении мужскими половыми клетками гормональных веществ, способных влиять не только на яйцеклетку, но и на окружающие ее клеточные элементы материнского растения.

### III

В развитии современного учения о фитогормонах особенно большую роль сыграли исследования, посвященные ориентировочным движениям — тропизмам — высших растений. Начало им было положено замечательной работой Ч. Дарвина «Способность к движению у растений», вышедшей в свет в 1880 г. Это было последнее крупное исследование великого биолога. Оно оказало большое влияние на все дальнейшее развитие физиологии движений и роста растительного организма. Но значение его в истории науки долго недооценивалось или оценивалось неправильно. На причинах этого нам следует остановиться подробнее, чтобы сделать вполне понятными и относящиеся к этой работе высказывания и критические замечания К. А. Тимирязева.

Биология второй половины XIX столетия развивалась под знаком торжества исторического и механического понимания природы. Исторический принцип был внесен в нее главным образом трудами Ч. Дарвина, механический — уходил своими корнями гораздо дальше, опираясь на достижения с его помощью успехи в других отделах естествознания, особенно, в физике, а также в некоторых отраслях физиологии. Эти основные черты развития биологии в указанную эпоху неоднократно отмечались и К. А. Тимирязевым.

Роль и значение двух упомянутых принципов в науке XIX столетия были, однако, далеко не одинаковы. Исторический метод, так блестяще обнаруживший свою силу в гениальных работах Дарвина и сразу завоевавший широкое признание, все же были сравнительно новым, мало испытаным орудием познания природы, и дальнейшее его распространение часто встречало на своем пути серьезные препятствия в консерватизме биологической мысли. С другой стороны, механический принцип, имевший в прошлом большие заслуги как источник руководящих идей при исследовании самых различных явлений неживой, а отчасти и органической природы, обнаруживал явную тенденцию к расширению на такие области естествознания, где его права были более чем спор-

ны. И если историческое направление в биологии XIX века было фактором во всех отношениях прогрессивным, то механическое начидало уже играть реакционную роль, поскольку оно тормозило дальнейшее развитие этой науки и отклоняло ее в сторону от правильного пути.

Такова именно была роль механического принципа в конце XIX века и в том разделе физиологии растений, который Дарвин посвятил свой последний труд. Господствующие взгляды на движение растений не выходили из рамок чисто механических схем. Перемещения частей и органов высших растений, обусловливаемые действием света, тепла, силы тяжести и других внешних факторов, пытались свести без остатка на изменение роста и напряжения тканей в месте непосредственного действия этих факторов — на основании тех или иных физических законов. Мысль исследователей в этой области не шла дальше примитивных, грубо механических представлений и не останавливалась на фактах, которые свидетельствовали о более сложном характере явлений, происходящих в растительном организме. Не было и речи о сколько-нибудь серьезных попытках понять природу удивительной «целесообразности» наблюдаемых движений, дать ей какое-либо научное объяснение.

Дарвин подошел к изучению движений растительного организма с совершенно новой точки зрения. Для него в этой области, как и во всех других, составлявших предмет его специальных исследований, руководящей нитью были две основные идеи его эволюционного учения, а именно: идея естественного возникновения — на основе отбора — всех проявлений приспособленности организмов к окружающей среде и идея родственной, генетической связи между всеми представителями животного и растительного мира, связи, обусловленной общностью их происхождения и, в свою очередь, обуславливающей коренное сходство их строения и физиологических отправлений. Эти две идеи полностью определили и общую направленность работы Дарвина о способности к движению у растений. С одной стороны, Дарвин стремился здесь выяснить пути эволюции этой способности, начиная от простейших ее проявлений, общих всем растительным организмам, и кончая наиболее специализированными, несущими на себе все черты тонких приспособительных реакций. С другой стороны, Дарвин преследовал цель — путем физиологического анализа самых разнообразных движений различных растительных органов показать, что в некоторых случаях эти движения по своей сложности не уступают движением низших животных и, следовательно, не могут быть уложены в рамки тех

упрощенных, механических схем, которыми довольствовались предшественники и современники Дарвина — специалисты по физиологии растений.

Обе эти задачи были успешно решены Дарвином: первая — путем вскрытия генетической связи всех видов движений с круговой нутацией, широкое распространение которой в гигантском мире впервые было установлено самим Дарвином; вторая — с помощью ряда тонких экспериментальных исследований, обнаруживших пространственное разделение сенсорной и моторной функций у различных органов многих растений. Наконец, углубленный экологический анализ дал возможность Дарвину в этой его работе, как и раньше в исследовании над выносящимися и лазящими растениями, выяснить несомненный приспособительный характер огромного большинства наблюдавшихся у высших растений двигательных реакций и на этой основе дать удовлетворительное объяснение их универсальной на первый взгляд целесообразности.

Работа Дарвина как общим своим направлением, так и частными выводами резко расходилась с установившимися, «освященными традицией» взглядами большинства ботаников-физиологов второй половины XIX столетия. Поэтому ей был оказан на первых порах весьма недружелюбный прием. Гла-ва немецкой школы фитофизиологов Ю. Сакс в своих «Лек-циях по физиологии растений», опубликованных в год смерти Дарвина (1882), объясня, почему он нигде не упоминает работы Дарвина о движениях растений, пишет: «Я могу только покалечь, что имя Чарлза Дарвина стоит в заголовке. Опыты, которые он описывает..., поставлены без знания дела и плохо истолкованы, а то хорошее, что в небольшом количестве можно найти в книге, не ново». Отрицательную оценку дал Сакс и идею Дарвина о генетической связи ориентировочных движений с круговой нутацией.

Сакс ограничился голословным осуждением работы Дарвина, не потрудившись объяснить читателю, в чем он усматривает ошибки автора. Другой крупный немецкий физиолог — Ю. Визнер — уже в 1881 г. выступил с более обстоятельной критикой, которую он пытался обосновать и собственными экспериментами. В отличие от Сакса Визнер не скрывает идеологических мотивов своего отношения к критикуемой работе. Для «трезвого естествознания», по его мнению, естественно объяснение должно совпадать с «механическим», и многие загадочные явления движений у растительных организмов можно свести к простым механическим процессам.

Как же относился к исследованию Дарвина над движе-

ниями растений К. А. Тимирязев? Основная чисто эволюционная установка этих исследований вызывала в нем живейшее восхищение и одобрение. О ней он подробно говорит в заключительной главе своей книги «Ч. Дарвин и его учение». Положительную оценку дает К. А. и идея Дарвина о возникновении различных видов движения из круговой нутации. Спорным, по его мнению, является только вопрос, следует ли рассматривать круговую нутацию как автономное явление (такова была точка зрения Дарвина) или же в основе ее лежит действие совокупности внешних факторов. За Дарвином, пишет далее К. А., остается «неосторимая громадная заслуга открытия целого ряда явлений, до него не подозреваемых». Какие именно открытия Дарвина имеет здесь в виду Тимирязев, об этом мы узнаем из другой его книги — «Жизнь растения», где мы читаем следующее (Соч., т. IV, стр. 212): «Представления ботаников о зависимости роста органов от внешних влияний должны были значительно усложниться после блестящих, как всегда, совершенно оригинальных исследований Дарвина. Он показал, что место действия внешнего деятеля и место, где обнаруживается это действие, иногда могут не совпадать». Дальше говорится об опытах Дарвина с обезглавленными корнями, перестающими реагировать на действие силы тяжести, и с проростками злаков, которые после затмения верхушек их колеоптилей (перышек) теряют свою способность изгибаться к свету.

Таким образом, все содержание работы Дарвина о движении растений, включая и те ее разделы, которые были беззапятно осуждены немецкими физиологами, получило высокую оценку от К. А. Тимирязева. Однако к этому безоговорочному одобрению примешивалось и чувство некоторой горечи по поводу одной неудачной, по выражению Тимирязева, мысли Дарвина или, как правильнее было бы сказать, по поводу ясно выраженной в работе Дарвина тенденции подчеркивать все те особенности движений растения, которые говорят о невозможности простого, механического их объяснения и в то же время позволяют проводить параллель между двигательными реакциями животного и растительного организма.

В чем же заключались корни чувства горечи или неудовлетворенности, несколько омрачившего то искреннее восхищение, с которым К. А. относился к работе Дарвина о движении растений? Можно указать два источника, питавших это чувство.

В «Жизни растения», непосредственно после только что опубликованного нами места, в котором Тимирязев «воздает должное «блестящим и оригинальным» опытам Дарвина с

корнями и с колеоптилями злаков, автор пишет следующее: (Соч., т. IV, стр. 213): «Этих фактов было достаточно для некоторых ботаников, чтобы допустить в кончике корня, в кончике первышка злаков существование особых органов чувств, передающих каким-то неизвестным образом свои впечатления растущим частям и вызывающих их искривление».

Таким образом, по мнению Тимирязева, эти опыты Дарвина с корнями и колеоптилями послужили исходной точкой для того направления в физиологии растений, которое в начале XX столетия достигло наивысшего развития, особенно в Германии, где оно получило название «физиологии раздражимости» (Reizphysiologie). В предисловии к английскому изданию «Жизни растения» (1912) К. А. Тимирязев, говоря о «внутришоющем серьезные опасения современном разливе» этого нового направления, указывает, что ему сопутствуют «болезниенные наросты в образе неовитализма и фитопсихологии с их естественным следствием — антидарвинизмом» (Соч., т. IV, стр. 43).

тивна той основной мысли Дарвина, которая побудила его сосредоточить в последние годы своей жизни всю свою научную деятельность на растении, так как именно на нем он мог показать существование отбора без наличности сознания». Эта «несчастная метафора», говорит далее К. А., пришла очень по вкусу немецким ботаникам. «Целый ряд немецких ботаников пытался развить мысль Дарвина о сознании и корня (подчеркнуто мною.—Н. Х.), откуда явилось учение об органах чувств у растения и, наконец, с его дупле». Немного дальше (стр. 114) К. А. еще раз возвращается к этому вопросу: «...ботаники,— пишет он,— без якоря к тому поводу, на место строго опыта метода пытаются выдвинуть беспочечные, бесодержательные психологические параллели, пустые догадки о «памяти», как основном свойстве организованного вещества, о способности растения «учиться» и действовать соответственно с приобретенными знаниями, о зависимости процесса роста органов от «мозга корня»,— примера чему не встречается и у животных».

Нельзя отрицать, что установленные Дарвином новые факты действительно были широко использованы идеалистически настроенными сторонниками физиологии раздражимости и «фитопсихологами» для подтверждения их виталистических и антидарвинистических выводов. Но возникает вопрос, можно ли в какой-либо степени делать ответственные за эти выводы самого Ч. Дарвина. К. А. Тимирязев, несомненно, полагал, что некоторая доля вины за возникновение этого явно нездорового направления фитофизиологической мысли падает и на самого Дарвина. Особенно ясно он высказываеться в этом смысле в статье «Год итогов и поминок (из научной летописи 1909 г.)». Здесь, отмечая с удовлетворением, что выдвинутая Дарвином гипотеза пangenезиса понятием, многое начинает выходить из моды, Тимирязев пишет (Соч.,

т. IX, стр. 112); «К сожалению, того же нельзя сказать о за-ключительных словах его последнего труда: «Способность растений к движению», от которых он, по более вниматель-ном обсуждении, вероятно, так же отрекся бы, как и от своего пантенезиса. Они оказали вредное влияние на многих ботаников, в том числе и на его сына и сотрудника по этому исследованию — Фрэнсиса».

«В этих словах, — продолжает Тимирязев, — Дарвин выскочил неудачную мысль, что кончик корня у растения можно удалить мозгу (brain), так как по его удалении известные искривления растущей части не проявляются или, скорее, проявляются не так резко. Метафора эта (не представляющая даже никакой аналогии в животном организме) была про-

одного из низших животных, находящемуся в переднем конце тела, воспринимающему впечатления от органов чувств и дающему направление различным движениям».

Мы видим, что здесь ни слова не говорится о «сознании корня». Но, может быть, эта мысль была высказана Дарвином в каком-нибудь другом месте его обширного труда? Однако чисто мысленно мы пытались бы найти ее: нигде и никогда Дарвин не утверждал, что корень или какая-либо другая часть растения наделены «сознанием». Едва ли можно вычленить эту мысль и «между строк» в заключительных словах его книги. Вдумываясь в них спокойно и беспристрастно, без всякого предвзятого мнения, мы не найдем в них ничего, кроме желания показать, что движения растений по особенностям своего внутреннего «механизма», по степени расщепленности и сложности связанных с ними физиологических явлений не уступают движением многих низших животных, наделенных центральной нервной системой в виде примитивного мозга. Такое желание было вполне естественно, если вспомнить, что, по словам самого Дарвина (см. его автобиографию и письмо к А. Декандолю от 28 мая 1880 г.), ему всегда доставляло радость «поднимать растение на высшую ступень органической лестницы». Всякий новый факт, дающий такую возможность, в глазах Дарвина лишний раз свидетельствовал о кровном родстве всех живых существ, о глубоком коренном сходстве их организаций, о единстве корней всей организации природы и, следовательно, должен был содействовать торжеству основных принципов дарвинизма.

Как же могло случиться, что такой прекрасный знаток всех работ Дарвина, каким был К. А. Тимирязев, лучше, чем кто-либо другой, понимавший дух и сущность дарвинова учения, допустил серьезную оплошность, приписав Дарвину —

и притом в вопросе болыпой принципиальной важности — мысль, которой его великий учитель никогда не высказывал?

Чтобы ответить на этот вопрос, мы должны вспомнить, что замечание о «неудачной мысли» Дарвина, в которой он будто бы приписывал растению сознание, было высказано Тимирязевым в пылу борьбы с антидарвинистами, несмотря на ошибочных взглядов: «Несчастная, по выражению Тимирязева, метафора» Дарвина — сравнение кончика корня с мозгом низших животных — была для них настоящей находкой: ведь мог есть общепризнанный орган психической деятельности! Это казалось настолько убедительным, что Тимирязев и сам стал на точку зрения своих противников. Между тем, как мы

сейчас увидим, он мог бы легко их обезоружить, сославшись на другое замечание Дарвина, имеющее прямое отношение к тем же опытам с корнями и колеоптилями и неопровергимо доказывающее, что мысль великого биолога была направлена не в сторону попыток объяснять движения растительных органов психической деятельностью растения, а в сторону чисто материалистических идей, которые получили впоследствии блестящее подтверждение в работах ряда авторов, продолживших эти исследования Дарвина уже в наше время — в двадцатых и тридцатых годах текущего столетия.

Посмотрим, какова же была эта подлинная точка зрения Дарвина. Опыты его с корнями и с колеоптилями злаков доказывали с полной очевидностью, что из верхушек этих органов в зону их роста передается «какое-то влияние», заставляющее орган изгибаться в ту или иную сторону при направленном действии различных внешних факторов. Какова же природа этого влияния? Если бы Дарвин склонился к образу мыслей фитопсихологов, он обратился бы к аналогиям с передачей нервного возбуждения у животных организмов и, может быть, даже к еще более рискованным сопоставлениям с простейшими психофизиологическими процессами. Ничего этого в действительности мы у него не находим. Останавливаясь на наиболее яких фактах передачи «влияния» — уростков канареекного семени — *Phalaris canariensis*, Дарвин указывает, что «эти результаты, повидимому, заставляют предположить наличие в верхней части [колеоптиля] какого-то вещества, на которое действует свет и которое передает его действие в нижнюю часть».<sup>1</sup>

Итак, мы видим, что единственное влияние верхней чувствительной к свету части колеоптиля на расположенную ниже зону роста того же органа, по мнению Дарвина, может быть объяснено очень просто — распространением из верхушки некоторого вещества. Эта гениальная догадка спустя сорок с лишним лет нашла себе полное подтверждение в ряде экспериментальных исследований. Оказалось, что кончик колеоптиля выделяет фитогормон — ауксин и что от расположения его в растущих тканях зависит двигательная реакция — изгиб органа в ту или другую сторону. Это открытие дало мощный толчок развитию всей современной фитоэндокринологии.

Дарвин высказал свое предположение только в применении к колеоптилю *Phalaris*. Но можно ли сомневаться, что

<sup>1</sup> Ch. Darwin. The power of movement in plants, 1880, p. 486 (London).

и для других исследованных им органов, в том числе и для корней, он не стал бы искать иного объяснения? Ведь движение всех этих органов представляет полную аналогию с тем, что наблюдается у проростков *Phalaris*.

Ясно, что приписывать Дарвину склонность к фитопсихологическим измышлениям можно только игнорируя (сознательно или бессознательно) действительные его взгляды, строго материалистические, напечатавшие свое выражение в приведенном выше замечании о в е щ е с т в е, которое переносит действие внешних факторов из одной части растения в другую.

К. А. Тимирязева. Мы, конечно, менее всего можем заподозрить в сознательном искаjении подлинных взглядов Дарвина. Мимоходом брошенная этим последним мысль о сущности явлений, происходящих в колеоптиле при передаче фототропического стимула, просто не была замечена Тимирязевым, как и никем другим, или же не была должным образом осознана. Ведь всякая новая мысль оказывает свойственное ей действие только в том случае, если подготовлена почва для ее восприятия и правильного понимания. Такой почвы для дальнейшего развития идеи Дарвина не было ни в его время, ни в течение нескольких последующих десятилетий. Об этом говорит и тот факт, что даже те исследователи, которые специально занимались повторением и проверкой опытов Дарвина (Визнер, Ротерт, Фиттинг и др.), тоже не обратили внимания на его замечательную мысль. Она не отечала «духу времени»: конец XIX и начало XX век были периодом расцвета идеалистической физиологии раздражимости. Представители этого направления естественно искали и находили в работе Дарвина только то, что, по их мнению, могло способствовать укреплению и развитию их взглядов. Этому требованию удовлетворяла «метафора о мозговой корне» и совсем не удавляло материалистическое представление о веществе, поддерживающем физиологическую связь между различными частями растения.

Впрочем, ни сторонники идеалистической физиологии, ни раздражимости, пытавшиеся объяснять двигательные реакции растений на основе данных нервной физиологии животных, нишедшие еще дальше по этому ложному пути фитопсихологии не могли долго пользоваться «метафорой» Дарвина для укрепления своих позиций. Скоро стало известно, что некоторые части центральной нервной системы животных выполняют функции эндокринных желез. Мозговой придаток, клиноподобный гипофиз позвоночных, выделяет гормон, регулирующий рост животного, и, следовательно, по своему физиологическому

значению представляют некоторую отдаленную аналогию с кончиком корня или с верхушкой колеоптиля злаков. Таким образом, потеряло свою силу и выражение Тимирязева, указавшего, что в мире животных мы не знаем примеров действия мозга на рост организма.

Возвращаясь к вопросу об источниках чувства некоторой неудовлетворенности, характеризовавшего отношение К. А. Тимирязева к работеDarвина о движении растений и вносящего диссонанс в положительную общую оценку, которую К. А. давал этой работе, мы можем теперь сказать, что чувство это питалось прежде всего неправильным представлением о значении некоторых опытов и выводов Darвина для дальнейшего развития физиологии растений, неосновательным опасением, что некоторые экспериментальные данные и теоретические взгляды Darвина в этой области льются в мельницу врагов материалистического мировоззрения, дают им в руки оружие для отставания своих ложных идеи-листических теорий.

Другой корень отмечённой нами двойственности в отношении Тимирязева к исследованиям Дарвина над движением растений тесно связан с той особенностью научных взглядов К. А., которая была наиболее слабой их стороной. Поллий сын своего, XIX века, который Тимирязев, вслед за Больцманом, называл веком дарвинизма и механического объяснения природы, он склонен был переоденять значение этого последнего — механического — принципа в развитии биологии и особенно физиологии растений. Этой чертой научной индивидуальности К. А. объясняется и то предпочтение, которое он постоянно отдавал физическим методам исследования и физическим моделям физиологических процессов — в ущерб методам и моделям химическим. И в своих собственных экспериментальных исследованиях Тимирязев был больше всего физиком.<sup>1</sup>

Особенно ярко выразилась эта черта Тимирязева в его подходе к физиологии движений растительного организма. Здесь он также неизменно тяготел к физическим моделям изучаемых явлений. Упорство, с которым он зашипал в этой области всякую попытку «механического объяснения» физиологических процессов, еще обострялось сознанием, что именно здесь материалистическим и дарвинистическим взорванием на живую природу угрожает особенно большая опасность. По мнению К. А., отказ от «механических представлений в этом

и «физиологии», — пишет К. А. в лекциях «Исторический метод в биологии», — является только физикой животных тел» (Соч., т. VI, стр. 41).

М. А. АОДУИ

разделе физиологии растений означал бы прямую поддержку виталистических теорий. В цитированном уже нами предисловии к английскому изданию своей «Жизни растения» (1912) Тимирязев пишет: «Я очень подозреваю, что многие из моих ботанических коллег найдут некоторые места седьмой главы будто устаревшими, но я откровенно признаюсь, что нахожу возвращение, в известном смысле, к здравым идеям Найта или Декандоля, Дютроне или Гофмейстера только желательной поправкой к внушающему серьезные опасения современному разрыву так называемой *Reizphysiologie*.. Я убежден,— говорит он дальше,— что модели, подобные тем, которые были предложены Декандолем для разъяснения явления гелиотропизма или Гофмейстером для геотропизма, конечно, пристосованные к возрастающим требованиям науки, вернули бы изучение механизма роста на более обещающий путь исследования» (Соч., т. IV, стр. 22—23). И в подтверждение этого взгляда К. А. ссылается на авторитет физика Дж. Томсона, который утверждал, что «даже в высших сферах науки» грубо механические модели являются могучим орудием исследований.

Вот это-то заимствованное у физиков убеждение в силе и перспективности «грубо механических моделей» и было причиной того, что К. А. в главе «Жизни растения», посвященной росту и тропизму, неизменно во всех изданиях этой в общем превосходной книги отстаивал действительно устаревшие взгляды, которые стояли на уровне науки середины и даже первой половины XIX столетия. Но в то же время он не мог не сознавать, что эти старые, симпатичные ему как физиологии с физическим складом мышления попытки механического объяснения тропизмов невозможны примирить с новыми данными в этой области, полученными главным образом Дарвином и его продолжателями. Преодолеть это внутреннее противоречие можно было только ценой отказа от примитивных схем Гофмейстера, Декандоля и других пионеров физиологии движений растительного организма. Но, как мы уже указывали, такой отказ, по мнению Тимирязева, был бы равнослен сдаче своих позиций сторонникам идеалистической *Reizphysiologie*. Он не мог предвидеть, что наука XX столетия найдет третий путь, что решение проблемы тропизмов будет дано не физикой и не физиологией раздражимости, а химией и эндокринологией растения, в соответствии с гениальной догадкой Дарвина, предугадавшего существование ауксина. Сознание невозможности приспособить старые механические схемы к возросшим требованиям науки, опирающимся на открытия Дарвина в области тропизмов, и было, по нашему

мнению, вторым источником двойственного отношения Тимирязева к этим открытиям.

К. А. Тимирязев не дожил всего только нескольких лет до того крутого перелома в развитии физиологии роста и движений растительного организма, который произошел около 1925 г. Невольно возникает вопрос, как отнесся бы К. А. к этому крупному событию в истории физиологии растений, какую оценку дал бы он новой, гормональной теории тропизмов и всему учению о фитогормонах, так быстро — в течение каких-нибудь 15—20 лет — разросшемуся в самостоятельный отдел фитофизиологии и биохимии с широкими перспективами как в сфере теоретических проблем, так и в области практических применений.

Мы уже видели, с каким интересом К. А. следил за развитием эндокринологии животных и какие надежды он связывал с возможным распространением учения о гормонах на растительный организм. Первые шаги физиологии растений в этом новом направлении, интересные данные, полученные до 1920 г. Фитгинтом, Габерландтом, Лебом и др., не привлекли к себе его внимания и, вероятно, в большей своей части остались ему неизвестными. Но можно не сомневаться, что дальнейшие успехи молодой науки — фитоэндокринологии, приведшие прежде всего к радикальной перестройке наших представлений о механизме ориентировочных движений растения, были бы встречены К. А. со свойственным ему энтузиазмом и с горячим одобрением.

В самом деле, ведь первым и естественным следствием этой перестройки было крушение ненавистной К. А. физиологии раздражимости — *Reizphysiologie*. Обширная область явлений — все учение о тропизмах, откуда физиология особенно охотно черпали материал для своих спекуляций, неожиданно получила совершенно новую и при том строго материалистическую трактовку. Аналогии с психофизиологическими процессами животных стали теперь невозможными, а вся связь с ними сложная идеология и терминология старой физиологии тропизмов сделалась просто ненужной. Вместо того, чтобы наделять верхушку колеоптиля или кончик корня различными видами чувствительности, мы теперь говорим о продукции ауксина в этих органах; вместо того, чтобы говорить о способах проведения «раздражения» или «возбуждения» из сенсорной зоны в моторную, мы исследуем пути и способы распространения ауксина по тканям растения, и т. д. Выяснилась и истинная природа того явления, которое раньше называлось «востриятием», или «перепицей». Оказалось, что внешние факторы (свет, сила тяжести

и др.) при направленном действии их на растительный орган вызывают в живых тканях этого последнего электрическую поляризацию, в свою очередь обуславливающую отклонение тока ростового гормона в ту или иную сторону, в зависимости от направления поступающей извне лучистой энергии, действующей силы тяжести и т. п. Изменения роста той или иной части органа, лежащие в основе его двигательной «реакции», свелись к механизму действия ауксина на растущие клетки, скорость роста которых при одних концентрациях этого вещества увеличивается, при других уменьшается.

Вся эта коренная ломка основных наших представлений о природе тропизмов и роста растений по всем своим тенденциям вполне отвечала общему направлению мысли и научному мировоззрению К. А. Тимирязева. В них нашла бы себе полное удовлетворение и его любовь к конкретным материалистическим схемам и моделям, позволяющим сводить сложные явления живого организма к более простым физико-химическим процессам. Именно теперь физиология роста и тропизмов твердо всталла, наконец, на единственно правильный путь, заведенный нам классиками естествознания XIX века, с Дарвином во главе, путь, на который неустанно звал и направлял наше науку К. А. Тимирязев. Можно ли сомневаться, что он с величайшей радостью приветствовал бы это историческое событие?

#### IV

Исследования Дарвина над движениями растений были первой попыткой подойти к некоторым основным вопросам фитофизиологии с идеями и методами эволюционной теории. Как мы уже видели, эта попытка великого биолога осветить с исторической точки зрения возникновение и развитие самых разнообразных движений растительного организма получила высокую оценку от К. А. Тимирязева.

За истекшие с тех пор несколько десятилетий эволюционные идеи медленно, но прочно внедрялись и в другие отдельные физиологии растений. Особенно заметных успехов достигло эволюционное направление в учении о фотосинтезе и о дыхании растений.

Фитоэндокринология, своими истоками восходящая к работам Дарвина о движениях растений, не может, конечно, оставаться в стороне от этого характерного для нашего времени проникновения эволюционных, дарвинистических идей в физиологию растительного организма. В учении Дарвина

она должна черпать руководящие указания при решении спорных вопросов принципиального значения, ненебожно возникавших с ростом науки, по мере того, как исследованием охватывается все более широкий круг проблем. Этим учением она должна руководиться и при выборе путей и методов подхода к своим очередным задачам.

С эволюционной точки зрения можно и должно рассматривать вопрос о самом возникновении гормональных веществ в растительном организме. Мы знаем, что химические особенности каждого живого существа не в меньшей мере, чем его морфологические признаки, подлежат действию естественного отбора. В нашем случае материалом для творческой деятельности отбора могли служить разнообразные органические соединения, возникающие при обмене веществ в ничтожных количествах. Среди них можно различать полезные, вредные и безразличные для организма. Химическая природа этих соединений несомненно изменяется с течением времени — в зависимости от изменений внешних и внутренних условий. Естественный отбор, действуя на этом фоне, должен закреплять те изменения в процессах метаболизма, которые сопровождаются выработкой полезных для организма физиологически активных веществ.

Рассматривая под этим углом зрения возникновение и развитие так называемых ростовых веществ, не трудно себестоимость процесс их постепенного усложнения и совершенствования — вплоть до выработки тех четко и быстро действующих химических орудий, какими располагают современные растения, в виде ауксина, гетероауксина, витаминов и различных других физиологически активных соединений с регуляторной функцией.

Особенного внимания заслуживает вопрос о причинах широкого распространения в растительном мире ауксина. Замечательно, что огромное большинство других биологически активных веществ, образующихся в клетках и тканях растений, например, все известные нам витамины, имеют более или менее существенное значение и в жизни животных. Ауксин не принадлежит к их числу. Имеющиеся в литературе немногочисленные данные, из которых будто бы следует, что на ранних стадиях развития некоторых позвоночных животных рост их регулируется ауксином, который именем самими и вырабатывается, повидимому, основаны на ошибках. Прогресс, заслуживающими большего доверия, исследованиями установлено, что это вещество не оказывает никакого физиологического действия на растущие клетки типичных животных и не образуется в их теле как продукт их собственного обмена

веществ. Ауксин, который почти всегда можно обнаружить в моче человека и травоядных животных, поступает в их организм с растительной пищей и, не подвергаясь никаким изменениям, выделяется через почки. Такова же, повидимому, судьба гетероауксина, выделяемого бактериями кишечной микрофлоры и тоже не оказывающего никакого влияния на физиологические процессы в организме животных и человека.

Таким образом, ауксин является специфически растительным веществом с регуляторной функцией и при том особенно широко распространенным у высших растений. В известном смысле ауксин, следовательно, представляет собой аналог хлорофилла — специфически растительного пигмента, с которым он связан, повидимому, и в своем генезисе. Как же можно объяснить с эволюционно-физиологической точки зрения то обстоятельство, что ауксин приобрел особенно большое физиологическое значение только в мире высших растений, тогда как организм животных относится к нему индифферентно?

Чтобы ответить на этот вопрос, мы должны установить, что на различиях между типичными растениями и животными. Эта тема неоднократно привлекала к себе внимание К. А. Тимирязева. Если разумировать вкратце его высказывания в этой области, а также то, что можно найти у других крупных биологов XIX и XX столетий, то мы придем к следующему выводу.

Основное отличие типичных животных и растений «заключается в том, что растение, будучи неподвижно связано с субстратом, стремится развить наибольшую возможную поверхность соприкосновения со средой, из которой оно черпает пищу, тогда как животное, вынужденное передвигаться в поисках пищи, наоборот, тяготеет к максимальному сокращению своей поверхности, к уменьшению объема тела и к образованию в нем полостей, скрывающих важные для жизни органы».<sup>1</sup>

Это основное отличие между типичными представителями двух особенно далеко разошедшихся ветвей органической природы определяет и все другие морфологические и физиологические их особенности. Что касается высших растений, то неподвижное прикрепление к субстрату, лишая их возможности перемещаться в пространстве *in toto*, ограничивает все их движения различными изгибами их частей и органов. Эти ограниченные движения приобретают тем большее значение,

что только с их помощью растение может располагать свои части в окружющей среде наиболее целесообразно, т. е. так, чтобы наилучшим образом выполнять все свойственные ему жизненные функции. Как известно, эти движения делятся на тургорные, или вариационные, и ростовые, или нутационные. Первые наблюдаются только у закончивших свой рост листьев и некоторых частей цветка. Вторые распространены гораздо шире и свойственны всем способным рости органам высших растений.

Особенно большую роль в жизни высших растений играют тропизмы, т. е. ростовые движения, которые ориентируют их части определенным образом относительно жизненно важных внешних факторов — света, силы тяготения, влажности, тепла, содержания и концентрации в окружающей среде питательных веществ или вредных химических соединений и т. п. Механизм этих движений в настоящее время выяснен с достаточной полнотой. Как было уже упомянуто, в основе их лежит способность живых растущих тканей растения реагировать на действие направленных факторов среды электрофизиологической поляризацией, т. е. возникновением некоторой разности потенциалов в направлении действия внешнего фактора. Ауксин обладает способностью перемещаться в направлении возрастающего потенциала. Скопляясь в определенных частях поляризованного внешней силой растущего органа, это вещество вызывает здесь ускорение или замедление роста — в соответствии с природой органа и с предельной дистинктуой концентрации. В результате возникает изгиб, имеющий то или иное направление относительно действующего извне фактора.

Из всех известных в настоящее время физиологически активных веществ, вырабатываемых клетками и тканями высших растений, ауксин, повидимому, в наибольшей степени обладает способностью липофундировать в растущих тканях в направлении их электрофизиологического градиента. Этим роль главного химического регулятора ростовых явлений у высших растений.

Если мы теперь обратимся к типичным животным, обладающим способностью свободного передвижения, то нетрудно видеть, что у них, благодаря постоянным перемещениям их тела, электрофизиологическая поляризация их тканей под воздействием внешней среды, если и происходит, то не может иметь того значения, какое собственно ей у растений. В связи с этим становитсяunnecessary и ауксин как регулятор роста. Исключение могут представлять только сидячие формы низ-

<sup>1</sup> Н. Г. Холодный. Дарвинизм и эволюционная физиология. Изд. Арм. филиала АН СССР, 1943, стр. 42.

ших животных (например, гидроидные полипы), обладающие, подобно растениям, способностью к тропическим изменениям. Было бы интересно подвергнуть исследованию вопрос о наличии ауксина у этих форм.

Итак, первостепенное значение, приобретенное ауксином в росте и ростовых движениях высших растений, теснейшим образом связано со спецификой их эволюции, обусловленной, в свою очередь, особенностями их питания и отсутствием способности к свободному перемещению в окружающей среде.

Как мы уже указывали, К. А. Тимирязев придерживался взгляда, что «различие растения и животного.., не качественное, а только количественное» (Соч. т. IV, стр. 296). Нельзя, однако, упускать из виду, что на высших ступенях органической лестницы количественные различия перерастают в качественные. Отмеченное нами выше основное отличие типичных представителей животного и растительного мира, естественно, отражается на всей их организации. Для высших животных характерна «более высокая степень анатомической и физиологической дифференцировки...», более тонкая и совершенная специализация отдельных их частей, или органов, наличие целого ряда сложных аппаратов, обеспечивающих быстроту и точность двигательных реакций<sup>1</sup>. В процессе эволюции животных форм «сложные взаимоотношения между различными частями организма порождали потребность в более совершенной «службе связи», осуществляемой у животных с помощью гормонов и нервной системы. Наличие этой последней, со своей стороны, должно было вносить новые усложнения в гормональный аппарат, обогащая его веществами, содействующими работе мозга и нервов. То же можно сказать об органах пищеварения, половой репродукции и др. В соответствии с прогрессивными изменениями каждой из этих систем эволюционировал и совершенствовался весь аппарат биологически активных соединений, продуцируемых самим животным».

«Совсем иную картину мы наблюдаем у типичных растений. Специализация функций отдельных органов и тканей здесь выражена несравненно слабее, чем у животных. По существу почти каждая живая часть растения в большей или меньшей степени хранит в себе все свойства целого организма и при благоприятных условиях может дать ему начало. Относительно слабо развита и связь между различными органами. По числу и разнообразию органов растительный организм, даже самый сложный, всегда значительно уступает

животному. Некоторые функции, например нервная, совсем отсутствуют или могут быть обнаружены только в зачаточном состоянии. Таким образом, организация растения в общем характеризуется меньшей дифференциированностью, сосредоточением в каждом органе, в каждой ткани и в каждой живой клетке большего количества разнообразных морфологических, физиологических и биохимических потенций».<sup>1</sup>

Этим своеобразным чертам организации типичного растения отвечают и особенности вырабатываемого им комплекса биологически активных веществ — фитогормонов. По сравнению с гормональным аппаратом животных этот комплекс является более белым по составу, а отдельные его компоненты — менее специализированными по функциям. Наилучше изученный фитогормон — ауксин, который вначале считали специфическим гормоном роста, веществом, регулирующим рост клеток только в стадии вытягивания, оказался довольно универсальным орудием высших растений, способным влиять не только на рост всех их органов, но и на деление клеток, на процессы морфогенеза и развития, на обмен веществ и т. д. Эта особенность ауксина, которая может быть названа его физиологической поливалентностью, не имеет себе аналогий в мире животных.

Подводя итог всему сказанному о гормонах животных и растений, мы приходим к выводу, что если мы хотим рассматривать проблемы фитоэндокринологии с подлинно дарвинистской, эволюционной точки зрения, к чему — в других отделах науки — нас неустанно призывал К. А. Тимирязев, то мы должны постоянно иметь в виду не только черты коренного сходства животных и растений, но и не менее существенные отличия в организации и функциях типичных представителей этих двух ветвей живой природы. Отсюда вытекает необходимость соблюдать большую осторожность во всех тех случаях, когда в результате первого и неизбежно поверхностного знакомства с какой-либо новой группой гормональных явлений растительного организма нам бросятся в глаза аналогия между этими явлениями и какимилибо физиологическими процессами высших животных. Что такого рода аналогии, сближения и сравнения представляют значительную опасность и могут повести к нежелательным последствиям, к идеологически и методологически неправильным и нездоровym течениям в биологии, на это также неоднократно указывал К. А. Тимирязев — в связи с возникновением,

<sup>1</sup> Н. Г. Холодный, I. с., стр. 48—49.

нием физиологии раздражимости растений, фитопсихологии и по другим поводам.

К сожалению, необходимость такого осторожного, диалектического и эволюционного подхода к проблемам эндокринологии растений сознается далеко не всеми исследователями, работающими в этой области. На этой почве возникают особые направления, представляющие значительное и несомненное сходство с теми аберрациями биологической мысли, которые были так резко и справедливо осуждены в свое время К. А. Тимирязевым. Мы имеем в виду прежде всего тенденцию многих современных фитофизиологов приписывать высшим растениям способность к образованию и применению многочисленных и разнообразных химическом отношении гормональных веществ с узко специализированной функцией. Первым проявлением этой тенденции была выдвинутая немецкими физиологами идея «трогогормонов», т. е. специфических веществ, с помощью которых было бы осуществляться различные двигательные реакции растений — геотропическая, фототропическая и др. Допускалось существование особого вещества для каждого вида движений. Это допущение отпало, когда выяснилось, что в основе всех тропизмов лежит ускорение или замедление роста, вызываемое одним и тем же веществом — ауксином.

К этой же категории «аномалий развития» современной фитоэндокринологии следуют отнести и возрождение старой саксовской идеи органообразующих веществ, в свое время остроумно осмеянной К. А. Тимирязевым, который не без основания усматривал в этой идеи существенное сходство с представлениями средневековых алхимиков и врачей об особых «силах», присущих лекарственным и другим веществам и определяющих их действие на организм человека (*virtus dormitiva, virtus rugativa etc.*). Тот же «алхимический прикус» имеется, несомненно, и у всех этих ризокалинов, каулинов, верналинов, антогенов и формагенов, которыми пестрят теперь страницы многих работ, посвященных гормональным явлениям растительного организма.

К. А. Тимирязев не раз давалтельный отпор попыткам отечественных и зарубежных виталистов объяснять движение растений их «инстинктивными стремлениями» и тому подобными причинами. При этом он указывал, что такие попытки свидетельствуют об «известной умственной лени» и о «готовности убаюкивать себя словами» (Соч., т. VI, стр. 44). Нам кажется, что от этих недостатков не вполне свободны и сторонники гипотез об узко специализированных фитогормонах

и об органообразующих веществах. В самом деле, легче допустить существование какого-нибудь «формагена», чем вступить на трудный путь физиологического и биохимического анализа сложного комплекса внутренних условий, необходимых для осуществления той или иной стадии нормального морфогенеза или для ее изменения. В развитии науки такие мнимые объяснения играют, несомненно, отрицательную роль. Подкупая своей кажущейся простотой, они усыпляют мысль исследователя и отвлекают его внимание от вопросов, действительно заслуживающих углубленного и разностороннего изучения.

Для тех, кто хорошо знаком со взглядами Тимирязева, не может быть двух мнений в вопросе, как отнесся бы К. А. к пыльному расцвету «физиологической алхимии», свидетельми которой мы являемся в настоящее время. Не подлежит сомнению, что он резко осудил бы это направление, тем более, что по существу оно не ново и, как было уже указано, представляет дальнейшее развитие старой саксовской идеи.

Но мало осудить какое-либо явление; надо еще вскрыть его причины, понять его генезис. Тот же Тимирязев учил нас, что в развитии каждой науки и каждой ее отрасли есть своя логика, что возникновение той или иной научной теории, временное господство того или иного направления — всегда представляет собой закономерное следствие логического и диалектического процесса эволюций идей на основе непрерывного расширения и углубления наших практических знаний.

И если мы попытаемся с этой точки зрения подойти к тому течению современной фитоэндокринологии, о котором сейчас идет речь, то не трудно видеть, что оно возникло как прямое следствие блестящих успехов, достигнутых химиками в изучении некоторых естественных и синтетически полученных веществ огромной биологической активности. Здесь перед нами нередкий в истории науки пример крайнего, доходящего иногда до абсурда, увлечения определенным кругом идей, определенным направлением мысли — под первым впечатлением действительностью выдающихся, делающих эпоху, открытий.

В нашем случае открытие ауксина и его аналогов дало первый толчок к тому, что можно назвать «научным ажиотажем» или, пожалуй, даже «золотой горячкой» в науке. Как водится, наиболее ретивые «золотоискатели» поторопились сделать множество «заявок». И можно не сомневаться, что

большинство этих последних окажется заявками на пустые, не золотоносные пески.

К. А., несомненно, отметил бы еще одну отрицательную с его точки зрения, особенность очень многих современных исследований над гормональными явлениями растительного организма — односторонне химической подход к ним. недооценку чисто физической стороны этих явлений. Ведь именно Тимирязеву принадлежит мысль, что физиология является прежде всего физической живых тел (Соч. т. VI, стр. 41). И если мы присмотримся, например, к обширной группе работ, посвященных явлениям фотопериодизма, то нас действительно поразит полнейшее отсутствие физической мысли в этой области. Между тем, живое зеленое растение — это не только сложная химическая лаборатория; это в то же время и крайне чувствительный физический прибор, который отзывается на всякое внешнее воздействие более или менее резкими изменениями своих физических, а следовательно, и физиологических свойств.

В настоящее время много внимания уделяется передаче по растению так называемого фотопериодического стимула.

Весьма вероятно, что это явление связано с передвижением из листьев к вегетационным верхушкам стеблей каких-то веществ типа фитогормонов. Но мы уже знаем, что передвижение в растительном организме наилучше изученного фитогормона — ауксина теснейшим образом зависит от распределения в том же организме электрических потенциалов, т. е. от чисто физического состояния органов и тканей растения. Однако, когда исследуют распространение фотопериодического стимула — явление, вполне аналогичное передаче стимула фототропического или гетропротропического — о физической стороне этого явления обычно забывают. Осветить вопрос с этой точки зрения — одна из очередных задач наших физиологов, если они хотят следовать заветам Тимирязева.

## V

Гёбеля, Клебса и др. положили прочное начало экспериментальной морфологии растений. К. А. особенно высоко ценил исследование Клебса, выяснившее возможность по произволу изменять и регулировать процессы формообразования и весь жизненный цикл высших и низших растений. Действуя на развивающийся организм теми или иными факторами окружающей среды (свет, температура, влажность и др.), изменяя их интенсивность, качество, длительность и сроки действия или применения их в различных сочетаниях, оказалось возможным направлять процессы формообразования, по желанию экспериментатора, в ту или другую сторону, тормозить или ускорять половую репродукцию и даже вызывать появление новых образований и форм, не встречающихся у данного растения в обычных условиях его существования.

Не трудно понять, почему К. А. горячо приветствовал эти первые завоевания молодой науки: они являлись прекрасным подтверждением его основного убеждения, что «в конечной инстанции за фактами морфологическими должны же стоять химические и физические свойства вещества» (Соч., т. VI, стр. 381).

Какое огромное значение придавал К. А. экспериментальной морфологии, видно хотя бы из того, что онставил ее рядом с дарвинизмом: «...дарвинизм... и экспериментальная морфология... — читаем мы в той же его речи, — вот два равноправных, взаимно дополняющих направления науки, от которых мы должны ждать полного ответа на наш вопрос об относительной роли факторов органической эволюции» (Соч., т. V, стр. 141).

С тех пор, как Тимирязевым были написаны эти строки, прошло более пятидесяти лет. Успехи, достигнутые за это время экспериментальной морфологией растений, довольно значительны, но все же они далеко не оправдывают тех надежд, которые возлагал на новую отрасль биологии К. А. Правда, направление, впервые намеченное исследованиями Клебса, получило дальнейшее плодотворное развитие, особенно в нашей стране, где были заложены основы стадийного анализа онтогенеза высших растений. Но и учение о стадийности развития, в современном его состоянии, еще не отвечает тем требованиям, которые предъявлял К. А. к будущей «физиологии формы» растительного организма. И здесь еще не перейдена та граница, которая отделяет экологию от подлинной физиологии, опиравшейся на точное знание «химических и физических свойств живого вещества» и переживающих этим веществом в процессе индивидуального развития изменения.

В январе 1890 г. в речи о факторах органической эволюции, произнесенной на общем собрании VIII съезда русских естествоиспытателей и врачей, К. А. Тимирязев отметил зарождение новой отрасли биологии, — физиологии формы, или экспериментальной морфологии растений и предсказал, что это, тогда еще только начинавшее пробивать себе дорогу, новое течение науки достигнет расцвета уже за порогом ХХ столетия. Это предсказание сбылось, и работы Фёхtinga,

Одной из причин и, пожалуй, даже наиболее существенной причиной некоторого застоя, наступившего в экспериментальной морфологии растений после первых блестящих ее успехов, следует считать господствующий до сих пор в этой науке односторонний подход к стоящим перед ней проблемам. Эта односторонность выражается, во-первых, в преобладании интереса к физическим факторам морфогенеза,—в ущерб изучению химической стороны явлений,—и, во-вторых, в недостаточном внимании, уделяемом в нутренней среде растения, между тем как именно эта среда и, в первую очередь, ее активные химические компоненты непосредственно изменяют те свойства живого вещества, от которых зависят морфологические, физиологические и все другие особенности каждого организма. Огромное значение внутренних химических факторов было ясно уже Ч. Дарвину. Он указывал, что «большине и таинственные перемены в строении [организма]... могут быть определенным следствием химических изменений в питательных соках или в тканях».<sup>1</sup> Именно это заключение, кото-

рое в применении к растительным организмам Дарвин обосновывал, главным образом, наблюдениями над галлами, и привело его к мысли о возможности экспериментального изучения изменчивости — с помощью воздействия на организм различными химическими соединениями.

Пренебрежение к химической стороне морфогенеза высших растений объясняется отчасти тем, что основная масса питательных веществ (пластический и энергетический материал) мало активна в смысле их влияния на морфологические признаки растения. Поэтому и мысль Дарвина была направлена в сторону особой группы веществ, обладающих способностью вызывать значительный эффект при очень слабых концентрациях, т. е. веществ, физиологически активных. Дарвину были известны только активные вещества, выделяемые насекомыми. В настоящее время мы располагаем довольно обширными сведениями о химических регуляторах — фитогормонах,ываемых самими растениями, а также умеем синтезировать многочисленные и разнообразные вещества, близкие к фитогормонам по своему физиологическому действию на растительный организм. Таким образом, в наших руках находится несравненно больше средств для решения проблемы, «с замечательной проницательностью», по выражению Тимирязева, поставленной Ч. Дарвіном. И можно ут-

верждать, что именно теперь наступило время начать те исследования, которые Дарвіном были только намечены. Первые же опыты в этом направлении показали, что здесь перед экспериментатором открывается новое широкое поле, обещающее обильный урожай в смысле расширения наших знаний о законах изменчивости растительного организма, проникновения в тайны механизма морфологических явлений и овладения новыми способами управления формообразованием и развитием высших растений. Для обзора того, что уже достигнуто в этой области, хотя бы только с помощью таких химических агентов, как колхицин, понадобилась бы особая статья. Чтобы не выходить за пределы нашей темы, остановимся только на некоторых примерах, относящихся к опытам с ауксином и с так называемыми синтетическими ростовыми веществами, которые по своим физиологическим свойствам ближе всего стоят к этому типичнейшему представителю группы фитогормонов.

Первые данные, обнаруженные влияние ауксина на формообразование растений, были получены автором настоящей статьи в 1931 г., когда удалось, вводя ауксин извне в верхушку растущего корня кукурузы, вызвать образование в апикальной части этого органа значительного угольщения, а также стимулировать заложение боковых и придаточных корней. Затем последовал ряд работ других исследователей, из которых особенного внимания заслуживают многочисленные опыты по стимуляции корнеобразования у черенков различных древесных и кустарниковых пород, давшие практически важные результаты, а также исследование Лайбаха и Мая (1936) по экспериментальному получению аномалий органообразования у некоторых высших растений. Действуя гетероауксином на пазушные почки декапитированных молодых растений, авторы обнаружили у развивающихся из этих почек листьев ряд отклонений от нормального морфогенеза, приведших к упрощению формы листовой пластинки, к срастанию нескольких листьев в один и к другим изменениям. Еще более замечательные аномалии органогенеза были недавно (1942) описаны американскими исследователями Хичкоком и Циммерманом, применявшими трииодобензойную и феноксиускусную кислоты и различные их производные. Этим авторам удалось даже с помощью названных веществ вызывать появление цветов там, где обычно закладывались только вегетативные почки.

Чтобы дать читателю более конкретное представление о размерах и характере изменений в морфологии листа, которые могут быть получены путем воздействия на листовые зачатки

физиологически активными веществами типа ауксина, приводим несколько рисунков из недавно опубликованной работы автора настоящей статьи с сотрудниками.<sup>1</sup>

На рис. 1 изображен лист липы (*Tilia cordata*), который развился на волнистом побеге, выходившем из основания ствола старого дерева, после того как верхушка этого побега в течение некоторого времени получала извне раствор гетероауксина. Этот лист имеет форму воронки. Нормально такие листья ни у *Tilia cordata*, ни у других видов липы никогда не возникают.

На рис. 2 мы видим нормальный тройчатый лист фасоли (*Phaseolus vulgaris*); на рис. 3 — ненормальный перистосложный лист того же растения, с двумя парами листочков, образовавшийся из листового зачатка на главной оси растения, у которого верхушка была обмазана ланолиновой пастой, содержащей гетероауксин. От момента налесения пасты до снятия и зарисовки этого листа прошло всего 20 дней.

Рис. 4 изображает лист фасоли, состоящий только из двух листочеков, причем правый, больший, образовался как бы путем стяжания непарного верхнего листочка нормального листа и одного из парных нижних. Этот лист развился в течение 50 дней из пазушной почки, обмазанной ланолиновой пастой, которая содержала альфа-нафтилукусную кислоту. Чтобы стимулировать развитие пазушных почек, растение было декапитировано.

Наконец, на рис. 5 можно видеть аномальный лист того же растения, развившийся также из пазушной почки, обмазанной пастой, которая содержала раствор гетероауксина. Этот опыт длился 35 дней. Здесь оба парных листочка почти полностью слились с пластинкой непарного, и в результате сформировался цельный простой лист кольцевидной формы. Замечательно, что этот лист очень напоминает листья проростка фасоли, появляющиеся непосредственно после семядолей.

Таким образом, у фасоли с помощью олигих и тех же физиологически активных веществ можно получить и увеличение и уменьшение расщепленности листовой пластиинки. Ближайший анализ описанных случаев показал, что увеличение расщепленности происходит в результате действия более концентрированных растворов ростовых веществ на несколько подвижущиеся в своем развитии листовые зачатки, при непосредственном соприкосновении этих последних с пастой.

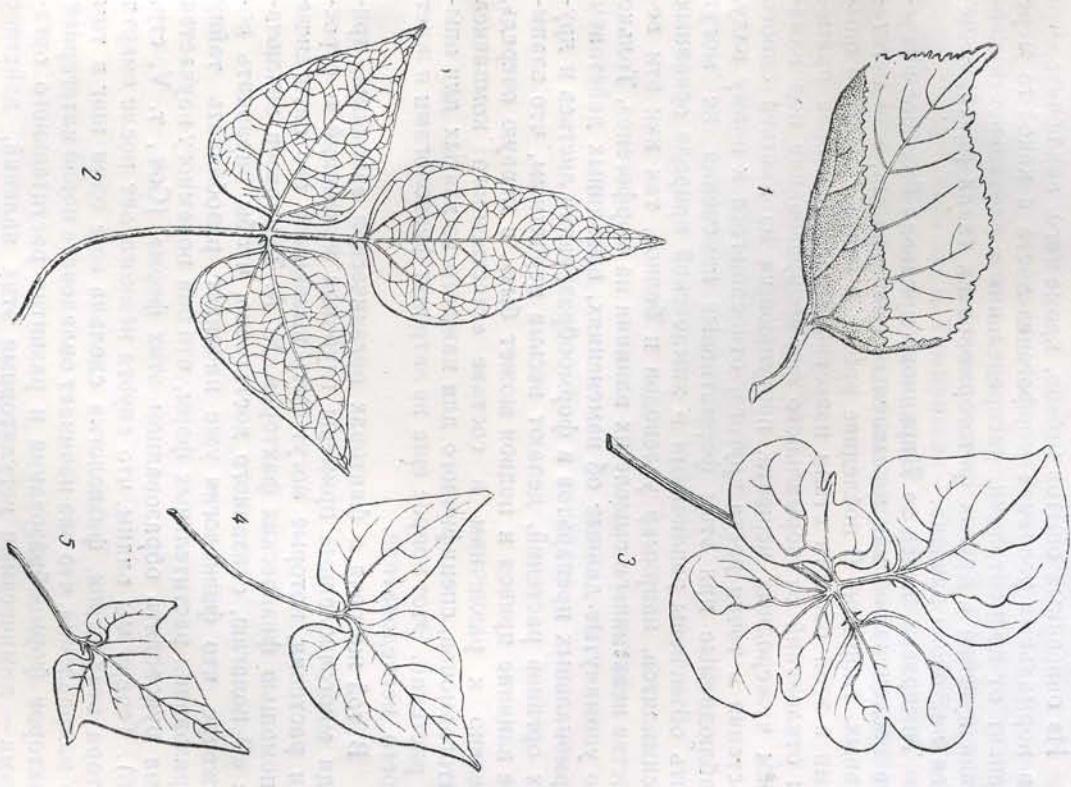


Рис. 1—5

<sup>1</sup> Н. Г. Холодный, Г. Д. Ярошенко, А. Л. Тахтаджян. К экспериментальной морфологии и тератологии листа. Бот. журн. СССР, т. 29, в. 4, 1944.

Наоборот, уменьшение расщепленности листа обусловливает диффузным (всесторонним) проникновением очень слабых растворов тех же веществ в листовые зачатки на самых ранних стадиях их развития.

Из описанных опытов можно, кроме того, заключить, что в нормальных условиях морфогенез листа в какой-то мере зависит от концентрации, распределения и длительности действия ауксина и других фитогормонов на ткани развивающейся листовой зачатки.

Тимирязев, вслед за Дарвином, придавал большое значение исследованию так называемых прививочных, или вегетативных, гибридов. В последнее время, в связи с новыми опытами в этой области стали известны многочисленные примеры отклонений от нормального формообразования под влиянием чужеродных веществ, поступающих из листьев одного растения в точки роста другого, относящегося к иному виду.

Наблюдаемые при этом формативные изменения не могут быть объяснены различиями в химической природе основных ассимилятов, например углеводов и белков, так как эти вещества неактивны в смысле их влияния на морфогенез. Только что упомянутые данные об изменениях, вызванных действием гормональных препаратов в формообразовании листьев и других органов растений, делают весьма вероятным, что взаимное влияние привоя и подвоя может быть, в первую очередь, сведено к различиям в составе естественного комплекса фитогормонов, специфичного для каждого из взятых для опыта растений. Этот вопрос еще не затронут физиологами и ждет своего исследователя.

В той же речи о факторах органической эволюции, приведя многочисленные примеры глубоких изменений в строении растения, которые могут быть вызваны в его онтогенезе с помощью физических факторов, К. А. Тимирязев заключает: «Я полагаю, сказанного достаточно, чтобы оправдать положение, что физиология уже начинает разоблачать тайну образования растительных форм, что она понемногу научается сама руководить образованием этих форм» (Соч., т. V, стр. 136). Теперь мы видим, что спустя немногих лет после смерти автора этих строк, физиология сделала еще один шаг в том же направлении, что она начинает овладевать новой категорией — химическими регуляторами этих явлений, действие которых еще более разительно, чем влияние факторов физических. Химия вводит нас теперь в наиболее интимные процессы живого организма; она обещает в недалеком будущем раскрыть перед нами те «большие и таинственные перемены»

в составе и строении живого вещества, которые и Ч. Дарвин и К. А. Тимирязев считали основной причиной всей цепи морфологических явлений, представляющих только внешнее выражение этих внутренних перемен. Вступая на этот новый и многообещающий путь, мы должны помнить, что он стал доступным для нас только благодаря огромной и плодотворной работе Дарвина и что на этот же путь нас неустанно звал талантливейший русский ученик его — К. А. Тимирязев. Их идеи — идеи Дарвина и Тимирязева — будут и в дальнейшем служить нам надежной руководящей нитью при решении очередных проблем роста и развития растительного организма.

Печатается по постановлению  
Редакционно-издательского совета  
Академии Наук СССР

\*:

РИСО АН СССР № 2636 А<sup>1</sup>-41173 Тип.  
заказ № 823. Попр. и печ. 4Х1 1946 г.  
Формат бумаги 60 × 92<sup>1/16</sup>. Пет. л. 2<sup>1/4</sup>.  
Уч.-издат. 2<sup>1/4</sup>. Тираж 5000.

\*:

2-я тип. Издательства Академии Наук СССР  
Москва, Шубинский пер., д. 10