

ПРИЧИНЫ НЕСПОСОБНОСТИ РАСТЕНИЙ К ПОЛОВОМУ РАЗМНОЖЕНИЮ ВО ВРЕМЯ ЮВЕНИЛЬНОГО ПЕРИОДА

Владимир Подольный

Главным признаком ювенильных (находящихся в детском периоде жизни) организмов является их неспособность к половому размножению. Эта неспособность и её внутренние причины подробнее рассматриваются на растениях. Они также рассматриваются у насекомых, животных и у человека. Ювенильное состояние поддерживается активными механизмами, задерживающими наступление взрослого периода жизни.

Основные возрастные периоды жизни

На протяжении своей жизни растения, животные и даже насекомые проходят последовательные возрастные этапы: эмбриональный, ювенильности, зрелости, размножения и старости. [1]. Периоды зрелости и размножения могут быть объединены во взрослый период. Высшей точкой развития, его кульминацией является, конечно, взрослый период жизни, во время которого осуществляется главная задача всех высших живых существ – половое размножение. Оно позволяет передать следующему поколению свою генетическую программу и закрепить полученные генетические изменения.

Зрелости предшествует детство (ювенильный период). Это начало самостоятельной жизни. В этот период происходит формирование и рост органов, подготовка к взрослому функционированию. Однако, сами ювенильные организмы не способны к половому размножению. Чтобы стать взрослым, нужна смена характера гормональной регуляции и активация других генетических программ. Продолжительность ювенильного периода – важная характеристика организма. Так, животные с более длительным детством обладают большей массой тела, для достижения зрелости им нужно больше пищи, что, в свою очередь, определяет места их возможного обитания. Животные с коротким ювенильным периодом обычно мелкие, могут давать несколько поколений в течение одного года. Растения с длительным ювенильным периодом образуют больше листьев, и, значит, обладают большей фотосинтетической поверхностью. Впоследствии они образуют больше семян, больше плодов. Растения с коротким ювенильным периодом дают меньший урожай, но скорее. Понятия ранне- и поздне-спелости напрямую связаны с длительностью ювенильного периода. Умение управлять этими свойствами важно для сельскохозяйственной практики.

Основные свойства ювенильных растений. Активная ингибиция (подавление) способности к цветению.

Современные методы биологии, в частности генетики, позволяют быстро найти путь от признака к молекулярным механизмам, его обуславливающим. Однако в конце 19 и в начале 20-го века в биологии, особенно в ботанике, главенствовали методы экспериментальной морфологии. Предполагалось, что морфологические изменения являются равнодействующими многих внутренних, пока не известных, процессов. Это позволяло делать широкие, но в сегодняшнем понимании неконкретные, выводы о характере регуляции физиологических процессов. И именно такие исследования лежат в фундаменте современных знаний.

Одним из таких исследователей был Н. П. Кренке. Рассматривая изменение формы последовательно появляющихся листьев и пытаясь найти закономерности этих изменений, он предположил существование двух основных, но противоположно направленных процессов. Это «старение» и «омоложение» [2]. В начале развития процессы омоложения

максимальны, тогда как старение минимально. С возрастом снижается омоложение и увеличивается старение. Идея Кренке, впоследствии, подтвердилась и конкретизировалась, даже на генетическом уровне. Она может быть исходной и при исследовании проблемы ювенильности.

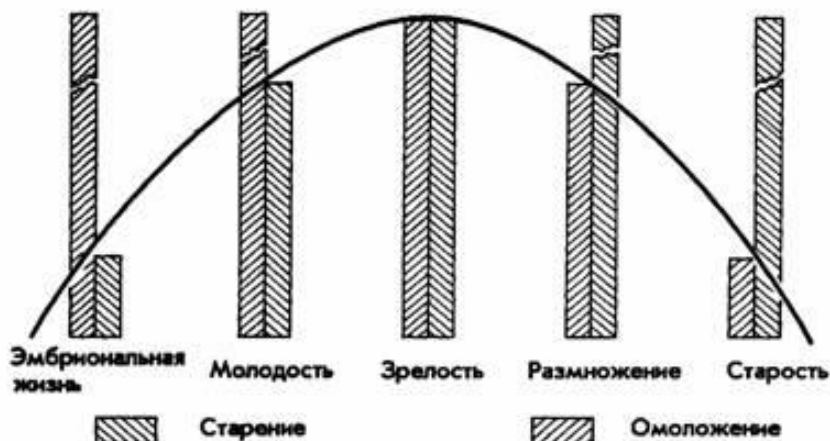


Рис1. Кривая старения и омоложения Н.П. Кренке.[2]

Главными характеристиками ювенильных и растений, и животных являются их повышенная способность к росту и неспособность к половому размножению. Вторая характеристика, на наш взгляд, - это главное, определяющее свойство ювенильных организмов [3]. Поэтому в настоящем сообщении проблема ювенильности будет сведена к выяснению причин неспособности к половому размножению.



Рис.2. Ювенильная и взрослая форма плюща. Слева ювенильный побег, справа вверх ветка взрослого растения с плодами.

При исследовании биологических процессов важно выбрать соответствующие модели. Для проблемы ювенильности такой моделью оказался плющ (рис.2), поскольку его ювенильные растения внешне сильно отличаются от взрослых, прежде всего по форме листьев. У ювенильных растений листья вырезанные, похожие на листья клёна. У взрослых они овальные с ровным краем. Важный признак ювенильности – повышенная способность образовывать корни. У плюща это хорошо видно. Кстати, садоводы хорошо знают, что у садовых растений черенки, взятые с ювенильных растений, легко укореняются, в отличие от черенков взрослых растений; у ювенильных растений образуются сильно растущие побеги. В связи с этим в практике садоводства для ускорения перехода к зацветанию такие побеги вырезают (например, у яблони), так как на них не образуются цветы и, более того, они задерживают взросление всего растения. Если привить взрослую форму плюща на ювенильную, то у взрослой формы можно наблюдать возврат к образованию ювенильных листьев, корней, потерю способности цвести. Следовательно, у ювенильных растений плюща есть какой-то фактор, преодолевающий эффект прививки и подавляющий способность взрослых растений цвести, как бы возвращая развитие вспять [3].

Другим подходящим объектом для такого рода исследований оказался Дурнишник (*Xanthium strumarium*, Рис.3). Это сорняк, который, благодаря своей чёткой фотопериодической реакции, стал одним из объектов при исследовании биологических механизмов цветения. Фотопериодическая реакция - это способность растений зацветать в ответ на определённую длину светового дня (фотопериод). Световой день весной и осенью короче, чем в середине лета. У растений есть специальные механизмы, обеспечивающие

специфическую реакцию на фотопериод. У длиннопдневных сигналом для образования цветков служит удлиненный летний день, короткодневным для этого необходим укороченный весенний или осенний световой день. Дурнишник строго короткодневное растение.



Рис. 3. Внешний вид Дурнишника. Видны мужские цветки и плодики с колючками.

Он может оставаться в вегетативном состоянии как угодно долго и не цвести, если его выращивать в условиях длинного светового дня. Взрослые растения перейдут к цветению даже при одном укороченном световом дне. Но в юном возрасте, когда только развернулись семядоли, растения не зацветают и при 10 коротких днях. Тем не менее, уже первым двум листьям, следующим за семядолями, достаточно одного короткого дня, чтобы индуцировать образование зачатков цветков. Таким образом, если у плюща нужно сравнивать разные растения, ювенильные и взрослые, то у Дурнишника оба варианта находятся на одном растении и даже в одно и то же время. Это очень удобно для экспериментов: семядоли можно рассматривать как органы с ювенильными свойствами, а первую пару листьев - как взрослые органы. Разница в фотопериодической восприимчивости семядолей и листьев видна на рис.4.

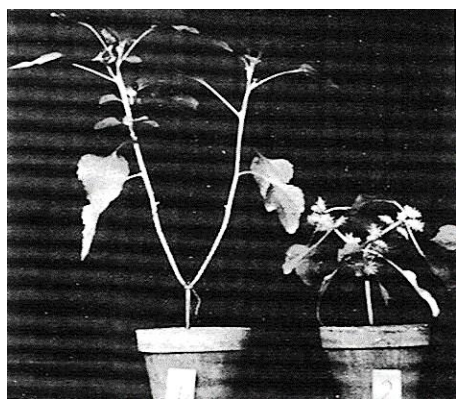


Рис 4.

На рис 4 представлено сравнение фотопериодической восприимчивости семядолей и листьев 1-й пары Дурнишника: 1. На время фотопериодической индукции в 5 коротких дней у растений оставляли только семядоли. Фотография сделана через 2 месяца. Растения в этом случае образуют только листья, не цветут. 2. Если на время фотопериодической индукции у растений оставляли только листья 1-й пары, то у них к тому же сроку образуются плодики [4].

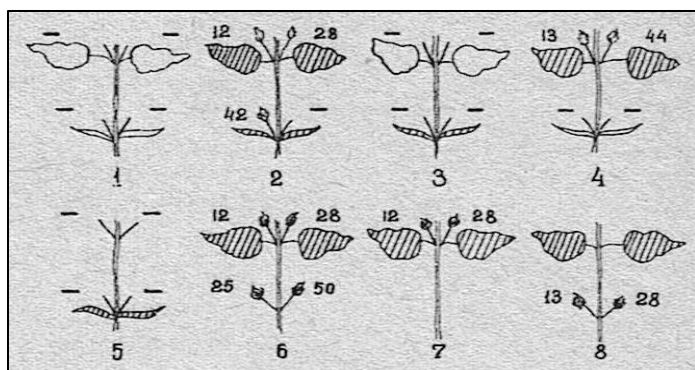


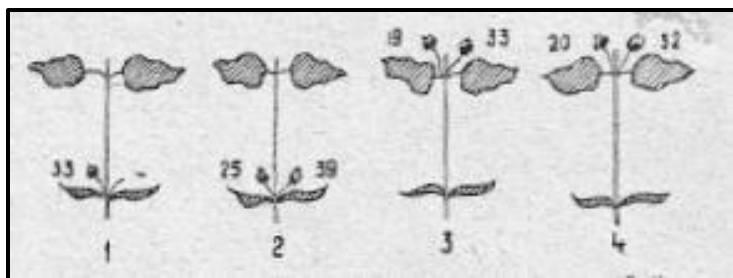
Рис.5. Ингибирование цветения семядолями

Заштрихованные семядоли и листья получили фотопериодическую индукцию в 5 коротких дней. Незаштрихованные находились в условиях постоянного длинного дня. Цифры у левых побегов – сроки наступления бутонизации, у правых – наступления цветения (дни от начала экспозиции)

Многочисленные эксперименты позволили выявить, что семядоли Дурнишника не только слабо восприимчивы к фотопериодической индукции, но и способны ингибировать начавшийся переход к цветению. На рис.5 [5], схематически показаны результаты одного из таких экспериментов. Здесь предполагается, что листья 1-й пары, с высокой восприимчивостью к фотопериодической индукции, являются источником гормона цветения. Существование гормона цветения было предсказано в конце 30-х годов прошлого века, но его реальная природа была выявлена в начале нынешнего 21-го века [6]. На фоне

действия листьев 1-й пары, вызывающего цветение, можно видеть противоположное им, ингибирующее, действие семядолей.

Так, наличие семядолей (2-й вариант) вызвало задержку образования бутонов семядольных побегов, по сравнению с листовыми побегами. Более того, эти бутоны остановились в развитии и не зацвели. Если семядоли были удалены (6-й вариант), то образование бутонов произошло раньше и они достигли цветения. Следовательно, удаление семядолей, т.е. устранение источника ингибирования, значительно ускоряет появление бутонов и позволяет им цвести. Если семядоли находились постоянно на длинном дне, то они задержали цветение даже у листовых побегов. Таким образом, у дурнишника, как и у плюща, ювенильность обусловлена каким-то веществом, способным подавлять цветение. Однако, эта способность снижается с возрастом ([7], рис.6.



В 1-м и 3-м вариантах растения получали фотопериодическую индукцию начиная с 5-ти дневного возраста, во 2-м и 4-м вариантах — начиная с 10-ти дневного возраста. [7]. Длительность световой экспозиции и цифры — как на рис. 5.

Рис.6. Влияние возраста семядолей и листьев на цветение их пазушных побегов.

Сравнение зацветания семядольных и листовых побегов 5-ти дневных (1,3) и 10-ти дневных (2,4) растений показало ускорение с возрастом бутонизации и цветения у семядольных побегов и отсутствие изменений скорости зацветания у листовых.

Другое проявление ингибиторного действия семядолей можно обнаружить при воздействии более продолжительной индукции (рис.7). В этом случае образуются зачатки цветков, однако позднее они израстают: у них появляются признаки возврата к вегетативному состоянию [4].

Такие же примеры можно привести и с другими растениями. Все они показывают, что ювенильное состояние активно поддерживается какими-то механизмами, противоположными по действию тем, которые вызывают переход к цветению.

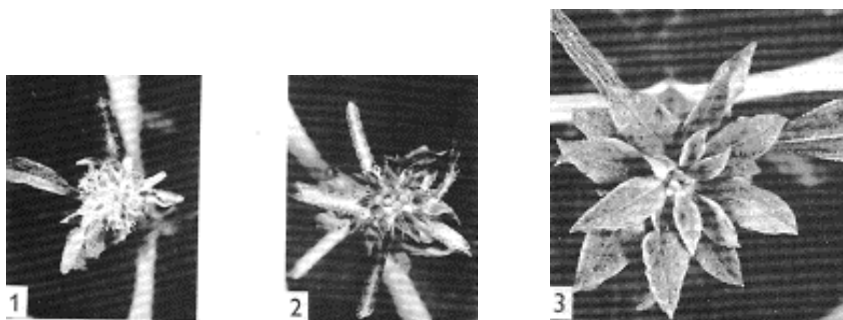


Рис.7. Израстание мужского соцветия дурнишника под влиянием семядолей. 1— нормальное соцветие. 2—слабое, 3—сильное израстание [4].

Природа ингибитора цветения

Какова же природа ингибитора цветения? Если ювенильное состояние, как, например, у плюща, сопровождается повышенной способностью образовывать корни, то вероятно тот внутренний фактор, который вызывает образование корней, может также обуславливать и неспособность ювенильных растений зацвести. За образование корней ответственна особая группа гормонов роста — «ауксины». Главный представитель ауксинов — индолилуксусная кислота (ИУК) — была первым гормоном растений, выделенным из них как

отдельное химическое вещество, а затем синтезированное (рис. 8). Ауксин (лат.) – «ростовое вещество».

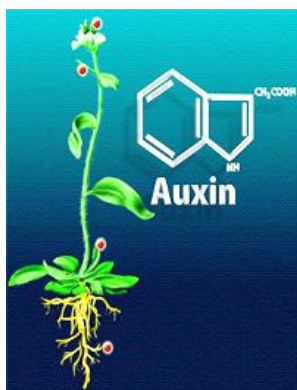


Рис.8. Индолил-уксусная кислота, ауксин. Места её образования в растении показаны красными точками.

Действительно, содержание ауксинов у ювенильных растений плюща оказалось значительно более высоким, по сравнению со взрослыми. Если взрослые растения плюща обработать ауксинами, то у них начнут образовываться корни и изменится форма листьев, т. е. произойдет возврат к ювенильному состоянию. Даже если в один сосуд поместить вместе ювенильные и взрослые растения плюща, то у взрослых образуются корни как и при обработке ауксинами. При этом их образование сопровождается возвратом к ювенильной форме листьев и задержкой зацветания [3]. Точно также, содержание ауксинов в семдолях дурнишника было выше, чем в листьях. Обработка раствором ИУК растений дурнишника также подавляет образование зачатков цветков [4]. Следовательно, у дурнишника, ауксин действует так же, как у плюща. Экспериментаторы на большом числе растений разных видов обнаружили, что обработка ауксинами еще не цветущих, но близких к этому растений, задерживает зацветание. Отсюда можно было бы

сделать вывод, что ауксины как раз и есть тот внутренний фактор, не позволяющий растениям цвести. Но этому противоречат данные, показавшие, что более поздняя обработка растений ауксинами, когда цветение уже началось, его, напротив, усиливает [8].

В этой связи необходимо отметить, что физиологические процессы растений регулируются несколькими гормонами роста. Сам рост – сложный процесс. Имеются разные типы роста, например : деление клеток и их растяжение, рост в длину или рост в ширину. Деление клеток контролируется, особой группой гормонов «цитоканинами» (рис.9). В семдолях дурнишника уровень цитоканинов так же как и ауксинов был выше, чем в листьях [4].

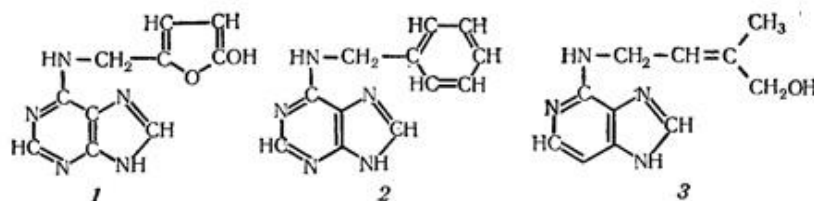


Рис.9. Цитоканины: кинетин (1), 6-бензиламинопурин (2), зеатин (3)

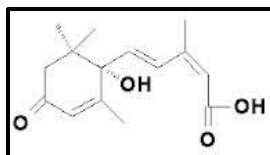


Рис.10. Абсцизовая кислота (АБК)

Нанесение цитоканинов на индуцированные к цветению растения подавляет цветение, так же как это делает ауксин.

Среди гормонов роста растений имеются не только регуляторы, активирующие разные стороны роста, но и задерживающие, подавляющие его; один из таких негативных гормонов роста – абсцизовая кислота (рис.10).

Впервые она была обнаружена как гормон, регулирующий опадение листьев осенью (abscission – англ. – опадение). АБК накапливается также при созревании семян. Это предохраняет их от преждевременного прорастания. Ее содержание увеличивается при засухе. Иногда она накапливается и в интенсивно растущих молодых листьях. Интересно, что при засухе молодые листья погибают последними, после того, как засыхают взрослые листья. АБК накапливается и при переходе к цветению. У некоторых растений обработка АБК может вызвать образование цветков.

В семдолях дурнишника удалось обнаружить лишь следы АБК (рис 11.16 [9]).

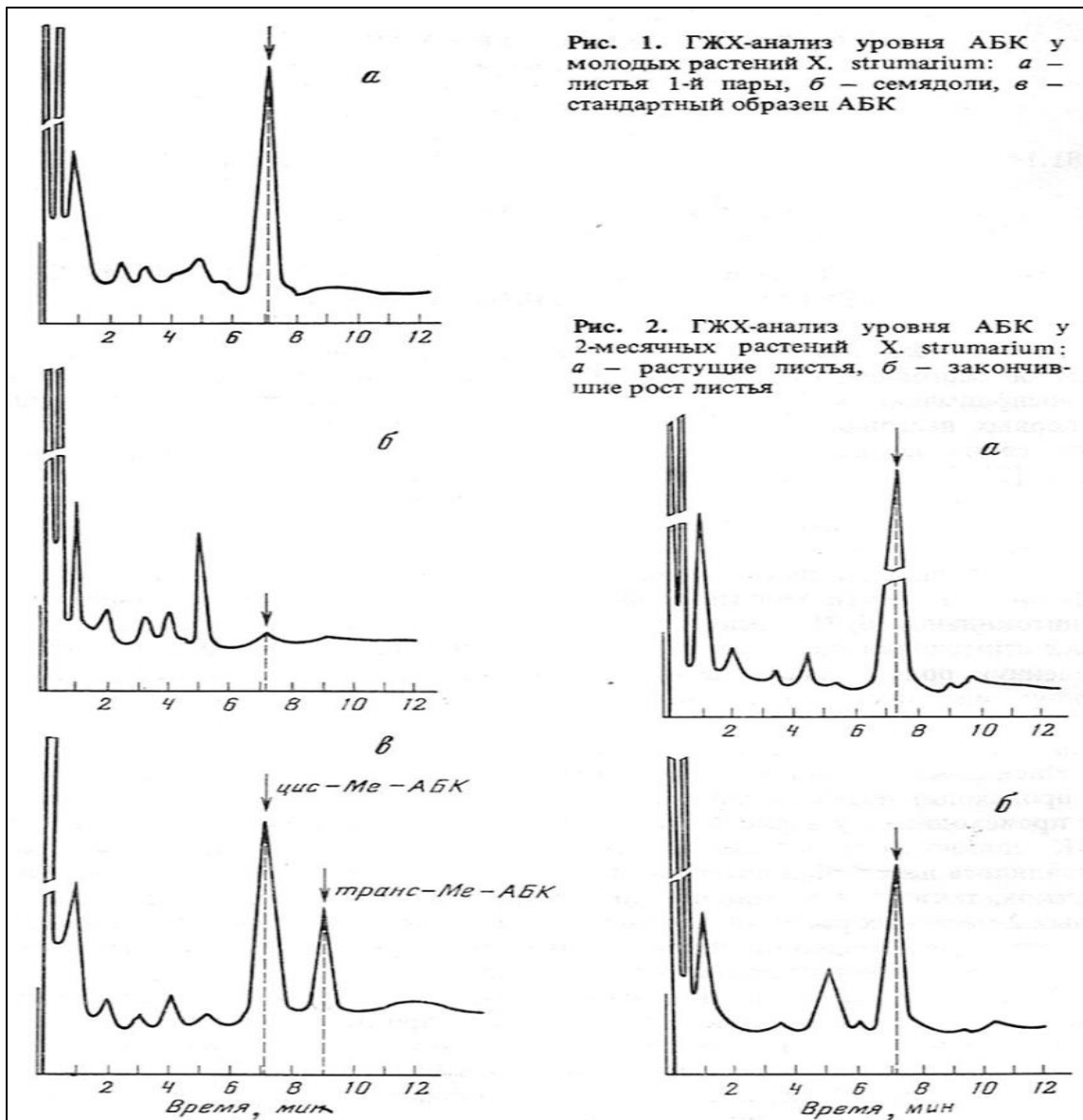


Рис. 1. ГЖХ-анализ уровня АБК у молодых растений *X. strumarium*: а – листья 1-й пары, б – семядоли, в – стандартный образец АБК

Рис. 2. ГЖХ-анализ уровня АБК у 2-месячных растений *X. strumarium*: а – растущие листья, б – закончившие рост листья

Рис.11. Анализ содержания АБК в семядолях и листьях дурнишника с помощью газо-жидкостной хроматографии. Место выхода АБК отмечено стрелкой. Слева сравнение семядолей и листьев 1-й пары, внизу – контроль, метчик АБК. Справа сравнение молодых листьев и листьев 1-й пары [9].

Напротив, в листьях её содержание было высоким (рис.11.1а). Однако самое высокое содержание АБК оказалось в молодых растущих листьях (рис.11.2а). Они, кстати, оказались и самыми чувствительными к индукции цветения коротким днём. Так что содержание АБК у дурнишника больше коррелирует не с задержкой роста, а с чувствительностью к фотопериодической индукции. Обработка семядолей АБК на фоне фотопериодической индукции позволила большему числу растений образовать зачатки соцветий. Все эти результаты показывают, что способность семядолей ингибировать переход к цветению опосредована высоким содержанием гормонов, усиливающих рост, и низким содержанием гормона, задерживающего рост. Таким образом, ювенильность растений находится под полигормональным контролем.

Гиббереллины

Особое место среди гормонов роста занимают гиббереллины [10]. Одна из специализаций гиббереллинов – усиление роста стебля. Растения с длиннодневной фотопериодической реакцией обычно до перехода к цветению образуют короткие, сближенные междоузлия. Заложение зачатков цветков и соцветий сопровождается усилением роста междоузлий, вызываемое гиббереллинами. В 50-е–80-е годы гиббереллины рассматривались как вероятный претендент на роль гормона цветения, особенно для длиннодневных растений [1]. Таким образом, низкий уровень гиббереллинов у длиннодневных растений может быть одной из причин ювенильности. Если это так, то обработка гиббереллинами должна вызывать образование цветков, что и подтверждено многими авторами на многих растениях. [1,8,11]

У растений с потребностью в яровизации ювенильное состояние также обусловлено недостаточным для зацветания уровнем гиббереллинов. Если гиббереллины дать извне, то растения будут цвести. Например у двулетней белены и моркови они заменяют и яровизацию, и длинный день [11].

Наиболее поразительные результаты об участии гиббереллинов в регуляции перехода от ювенильного ко взрослому состоянию были получены на хвойных деревьях. Более 50 лет назад было обнаружено, что гиббереллины, которые впрыскивали с помощью шприца в древесину, способны вызвать раннее цветение у многих видов семейства Кипарисовых. Позднее значительный эффект был получен у разных видов сосны. Интересно, что с прекращением обработки гиббереллинами, хвойные деревья возвращаются к ювенильному состоянию [12,13]. Следовательно, у них есть некоторый внутренний фактор поддержания ювенильного состояния, природа которого неизвестна, который возвращает деревья в ювенильное состояние после прекращения действия гиббереллинов. Эта способность возвращать в ювенильное состояние используется в лесоводстве: перспективность хвойных деревьев обнаруживается поздно, когда они становятся взрослыми. Однако черенки со взрослых деревьев плохо укореняются и не годятся для размножения. Поэтому для укоренения их надо сначала омолодить, вернуть в ювенильное состояние. С этой целью верхушки взрослых деревьев последовательно перепрививают несколько раз на ювенильные проростки [14].

Генетика ювенильности

Примерно с середины 70-х годов в биологии начинается новая эра. Генетика позволила найти более прямой путь к механизмам биологических процессов. Для проблемы ювенильности эта новая эра началась с исследований Австралийского исследователя Марфета [15]. Он обнаружил у позднеспелых сортов гороха, с удлиненным ювенильным периодом, специальные гены, обуславливающие задержку перехода к цветению и ответственные за продуцирование ингибиторов цветения. Поздние сорта характеризуются активным, доминантным состоянием генов ювенильности. Такие растения становятся фотопериодически чувствительными. В условиях благоприятного для цветения длинного дня уровень ингибиторов снижается и цветы закладываются после образования 15-17 листьев. В условиях короткого дня цветы образуются после 20 и более листьев.

Напротив, у ранних, скороспелых сортов эти гены несут в себе мутации, делающие их рецессивными (не проявляющими своё действие) и, следовательно, неспособными продуцировать ингибиторы цветения. Такие растения зацветают после образования 5-6-ти листьев независимо от фотопериодических условий. Марфет прививал почки скороспелых растений на проростки позднеспелых. Цветение у ранних привоев на позднеспелых подвоях значительно задерживалось по сравнению с контрольными прививками.

Впоследствии Марфет стал первым, кто выявил у гороха серию генов, ответственных за позднее цветение. Работая с более чем сотней разных сортов гороха, он выделил чистые

линии, содержащие ген Sn, который у позднеспелых сортов ответственен за образование некоего ингибитора цветения. Его уровень снижается с возрастом и зависит от фотопериодических условий. Он снижается в условиях длинного дня и повышается в условиях короткого дня. Другой ген, Lf, ответственен за чувствительность точки роста к этому ингибитору. Еще один ген, Hr, поддерживает уровень ингибитора высоким и не позволяет ему снижаться с возрастом. Если эти 3 гена представлены доминантной, активной формой (Sn, Lf, Hr) то получается ультра-позднеспелая линия. Более того, в условиях короткого дня она может оставаться вегетативной как угодно долго. Там же, где эти гены были не активны, рецессивны, (sn, lf, hr) получались раннеспелые растения с очень коротким ювенильным периодом.

Очень важными для данного направления исследований оказались результаты, полученные на любимом объекте генетиков – Арабидопсисе. К настоящему времени его геном полностью расшифрован. Это позволяет найти гомологи нужных генов у других растений и выяснить механизм их действия. Ген LF гороха оказался гомологом найденного у арабидопсиса гена Terminal Flower 1 (ТФЛ1). У арабидопсиса он также задерживает переход к цветению, обуславливая позднеспелость у имеющих этот ген растений.

В регуляции ювенильности принимают участие не только негативные регуляторы цветения, но и позитивные, которые ускоряют зацветание. В связи с этим интересны данные об открытии гормона цветения [6]. Им оказался белок ФТ1, способный передвигаться по сосудистым путям растений и даже через место прививки. Более того, он оказался универсальным индуктором цветения для всех растений. Однако активность гена ФТ1 оказалась очень низкой у растений с длительным ювенильным периодом, особенно у деревьев. Введение в них генетическими методами гена ФТ1 значительно сокращало их ювенильный период и приводило к раннему цветению и плодоношению. Напротив, мутации, дезактивирующие, повреждающие ген ФТ1, отдаляли зацветание, увеличивали длительность ювенильного периода. Таким образом, недостаток гормона цветения ФТ1 является другой причиной ювенильности.

Таким же универсальным оказался и ген (белок) с противоположным действием - ТФЛ1, ингибирующий цветение у Арабидопсиса. Он был выделен из многих растений, в частности, однолетних с относительно коротким ювенильным периодом, как уже упоминавшийся горох, арабидопсис, и других, а также из многолетних древесных растений с очень длительным ювенильным периодом: яблони, цитрусовые деревья и др. Мутации, делающие этот белок не активным, значительно сокращали длительность ювенильного периода.

Таким образом, длительность ювенильного периода у растений обуславливается соотношением двух активных и противоположных групп факторов: положительного по отношению к цветению и отрицательного. Следует учесть, что гены ФТ1 и ТФЛ1 и их белки обуславливают вилку – вегетативный или репродуктивный, половой путь развития. Оба эти белка, как короли, сопровождаются свитой других регуляторов, играющих важную роль в реализации выбранной программы развития. Среди них находятся и гормоны роста. Следует также отметить, что сами белки генов ФТ1 и ТФЛ1 относятся к «факторам транскрипции» (transcription factors). Что это такое? Большинство генов кодируют белки, выполняющие разные биохимические функции. Это ферменты, мембранные белки и др. Функция же «факторов транскрипции» совершенно другая – они включают, активируют считывание генов. В процессе считывания гена (transcription) принимают участие многие белки и сам ген довольно сложно устроен. Мы выделим лишь то, что связано с действием факторов транскрипции. Ген, грубо говоря, можно разделить на две основные части, как показано на рис. 12.

Во-первых, это сама программа для синтеза определенного белка, записанная в ДНК. Она называется «открытая рамка считывания», ОРС (open reading frame- англ.). ОРС считывается ферментом РНК-полимеразой и затем воспроизводится в виде мессенджер

РНК (mRNA). Она после структурных изменений (splicing) переписывается (процесс называется транскрипция – transcription) в конечный белок.

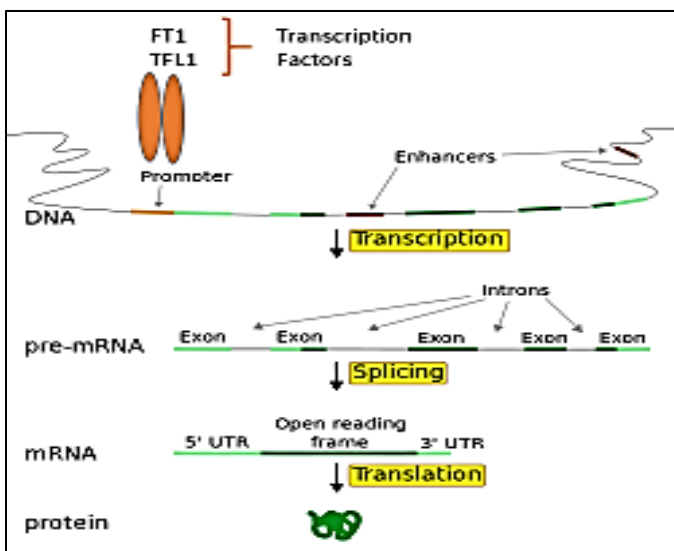


Рис 12. Схема строения гена

Другая часть гена – регуляторная. Это «промотор». Пространственно он предшествует ОРС. Именно его должны обнаружить особые белки - факторы транскрипции. Они должны сесть на промотор, обозначить место для посадки РНК-полимеразы и запустить ее работу.[16]. Считается, что гены ФТ1 и ТФЛ1, регулирующие ювенильность, не только факторы транскрипции, но и гены-интеграторы. На них сходятся регуляторные цепочки других процессов, участвующих в регуляции возраста, в частности ювенильности.

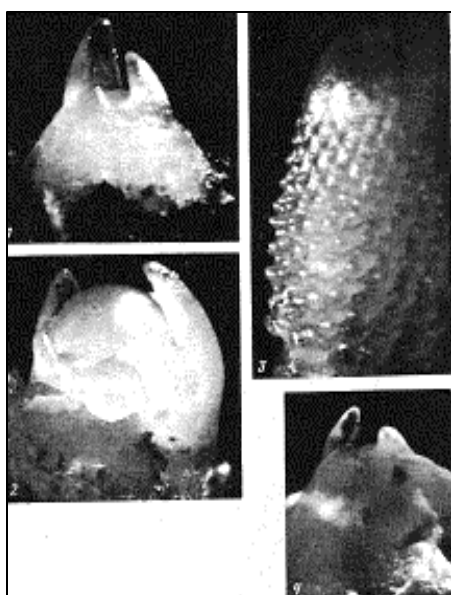


Рис.13.

На рис. 13 показан внешний вид апексов в верхушечной почке растений длиннодневного растения рудбекии. [17]. Слева сверху вегетативный апекс с тремя зачатками листьев. Слева внизу апекс увеличивается, становится выпуклым. Это начало образования соцветия. Справа сверху следующая фаза: на разросшемся соцветии появляются многочисленные бугорки – зачатки отдельных цветков. Справа внизу апекс растений получивших недостаточную фотопериодическую индукцию.

Апикальная меристема

У растений инициация и рост органов, листьев и цветков, происходит в специализированных местах – в точках роста или, как их называют биологи, апикальных меристемах, апексах. (рис 13).

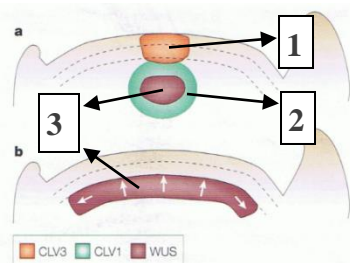


Рис.14.

На гистологическом срезе выявляются специализированные клетки апекса (рис 14) Так на срезе апекса арабидопсиса можно выделить участки ствольных клеток, которые дают начало клеткам с разной специализацией. В них активированы гены, ответственные за эту специализацию. У ювенильных растений апекс маленький и ему надо дорасти до определенного размера, чтобы среди его клеток произошло разделение по функциям.

На рис.14 представлена схема гистологического среза вегетативного апекса арабидопсиса. Обозначены гены, регулирующие его активность. На верхнем срезе - активность генов ствольных клеток. Обозначения: ген CLA1 - 1, CLA3 - 2, WUSH - 3. На нижнем срезе – активность WUSH у растений с рецессивными мутациями у генов cla1 и cla3 [18].

Таким образом, структурная неготовность апекса и мутации генов стволовых клеток апекса также могут быть одной из причин ювенильности.

Ювенильность у насекомых

Четкая ювенильная фаза имеется у насекомых. Они проходят через несколько внешне резко различающихся фаз (рис 15).

Жизненный цикл жесткокрылых

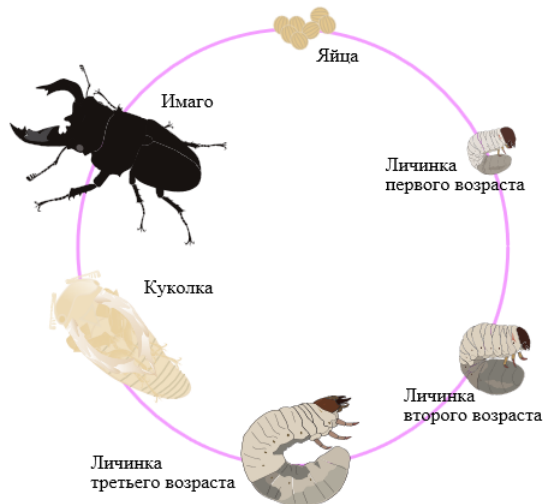


Рис.15. Жизненный цикл жесткокрылых насекомых [19]

экдизона обеспечивает нормальное развитие насекомого. Получается, что, в принципе, регуляция происходит по такой же схеме как и у растений: на базе двух противоположно действующих факторов [20].



Рис.16. Внешний вид вилочковой железы [22]

Так, в одном эксперименте старой собаке пересадили молодой тимус, а молодой – старый. В результате первое животное быстро пошло на поправку, стало больше есть, активнее себя вести и вообще выглядело на пару лет моложе. Второе быстро старело, дряхлело.

Неотения



Рис.17. Аксолотль [23]

Хочется остановиться еще на другой близкой проблеме. Физиологическим, биохимическим, генетическим механизмам должно соответствовать какое-то определенное внешнее выражение: форма листьев, личинки и т. д. Но это соответствие иногда нарушается. Некоторые растения зацветают, когда у них еще есть ювенильные листья. Другой пример. У одного из видов земноводных – мексиканской саламандры, ювенильная личинка приобрела способность к половому размножению (рис.17). Это аксолотль, животное хорошо известно медикам.

Достижение половозрелости при ювенильных внешних признаках называется «Неотения» [24].

Есть основания предположить, что и человек является неотенической формой каких-то обезьяньих предков. Ничего удивительного. Наши ближайшие обезьяньи родственники, приматы, отличаются удлинённым периодом детства. Вероятно у человека этот период не только ещё более удлинился, но и наложился на взрослый период жизни. Сравним детеныша шимпанзе со взрослой особью (рис. 18). Тело детеныша голое, имеет редкий волосяной покров. Кости черепа тонкие. Большой размер головы относительно тела. Отсутствие характерных для взрослого животного надбровных дуг и затылочного гребня – лицо у детеныша ещё не развилось. Оно не выступает вперёд, плоское. Челюсти и зубы небольшие. Мозговой ствол соединяется с головным мозгом через отверстие, расположенное под средней частью черепа. При ходьбе на двух ногах череп находится в равновесии над спинным хребтом. Именно этими чертами отличается взрослый человек от взрослого шимпанзе. Анализ ДНК показал, что разделение видов человека и шимпанзе произошло около 5 млн лет назад.

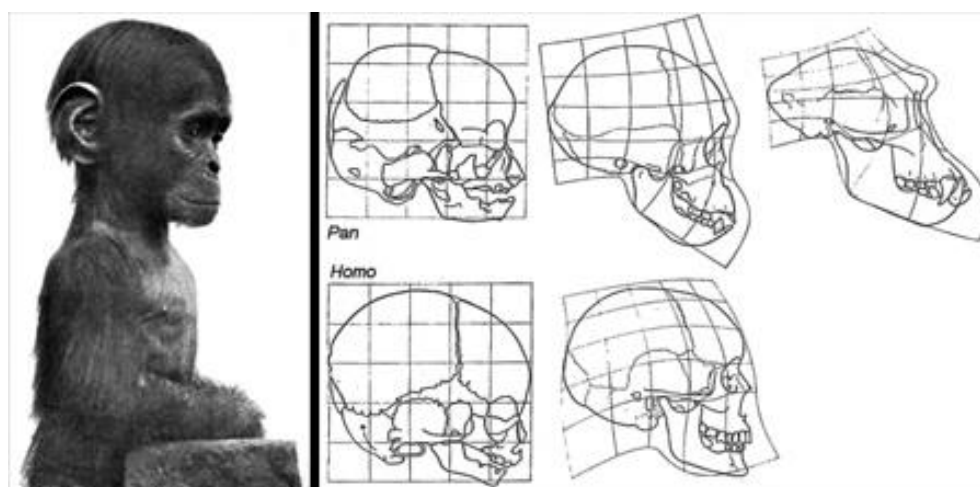


Рис.18. Сравнение шимпанзе и человека. Слева: детеныш шимпанзе. Справа: верхний ряд – череп детеныша и взрослого шимпанзе, нижний ряд – череп ребенка и взрослого человека [25].

В течение всей жизни человек проявляет психическую активность, свойственную шимпанзе лишь в детском возрасте: стремление к развлечениям, игривость, неохладающее любопытство, созерцательность. Наверное, эти свойства, наряду с другими, были настолько важны, что были отобраны эволюцией.

Заключение

В статье кратко обрисованы разные стороны проблемы ювенильности. Главные свойства ювенильных организмов это повышенная способность к росту и запрет на половое размножение. Хотя точные механизмы этого запрета неизвестны, показано, что они регулируются на гормональном и генном уровнях.

Источники

1. Чайлахян М. Х. Регуляция цветения высших растений. М.: Наука. 1988. 558с.
2. Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения. М.: Сельхозгиз. 1940. 134с.
3. Чайлахян М. Х., Подольный В. З., Баврина Т. В. Физиологические особенности ювенильных растений и регуляция ювенильного состояния. Успехи Совр. Биологии. 1974. 77. 106–116.

4. Podolny V. Z., Jozefuzova Z., Machahkova I., Krekule J., Chajlachian M. Ch. Phytohormone signals in the juvenility-mediated control of flowering in *Xanthium strumarium*. Proceeding of Colloquia Signals in Plant Development of 14th Biochemical Congress. Prague, Czechoslovakia. 1988. 119–127.
5. Подольный В. З., Чайлахян М. Х. Ингибция цветения семядолями дурнишника. Физиология растений. 1970. 17. 502–507.
6. Подольный В. З. Переход к цветению: от экспериментальной ботаники до молекулярной биологии. Второе дыхание. 2012 Вып. 28. 15–25.
7. Чайлахян М. Х., Подольный В. З. О роли семядолей в развитии короткодневных растений. Докл. АН СССР. 1968. 182. 726–729.
8. Bernier G., Kinet J-M, Sachs R. M. The Physiology of flowering. CRC press Inc. Boca Raton, Florida. 1981.
9. Подольный В. З., Хмельницкая И. Ф., Веренчиков С. П., Чайлахян М. Х. Уровень абсцизовой кислоты в семядолях и листьях первой пары *Xanthium strumarium*. Докл. АН СССР. 1987. 294. 2. 253–256.
10. Подольный В. З. Гены «зеленой революции» и гормоны роста гиббереллины. Второе дыхание. 2013. Вып. 29. 89–93.
11. Lang A. Physiology of flower initiation. Encyclopedia of plant physiology. Ed. W. Ruhland. Springer. 1965. 15. 489–504.
12. Подольный В. З., Чайлахян М. Х. Слабая способность к синтезу гормонов цветения, как одна из причин ювенильности. Успехи совр. биол. 1991. 3. 2.
13. Greenwood M. S. Juvenility and maturation in conifers: current concepts. Tree Physiology. 1995. 15. 433–438.
14. Huang I., Suwenzha L., Huang B., Murashige T., Madhi E., Gundy R. Rejuvenation of *Sequoia sempervivens* by repeating grafting of shoot tips onto juvenile rootstocks in vitro. Plant Physiology. 1992. 98. 166–173.
15. Marfet I. C. The flowering genes Lf, E, Sn, Hr in *Pisum*: their relationship with other genes and their description and type lines. Pisum Newsletter. 1978. 10. 48–52.
16. Benjamin Lewin. Genes Five. 1994. Oxford University Press. 1272 p.
17. Подольный В. З., Четвериков А. Г. Влияние фотопериодической индукции и гиббереллина на рост молодых листьев рудбекии и формирование их фотосинтетического аппарата. Физиология растений. 1986. 33. 896–900.
18. Clark S. Cell signaling at the shoot meristem. Nature. 2001. 2. 276–284.
19. <https://ru.wikipedia.org/жесткокрылые#DO.96>.
20. https://ru.wikipedia.org/wiki/Ювенильный_гормон.
21. <https://ru.wikipedia.org/wiki/Тимус>.
22. <https://www.google.com/search?q.Тимус>.