

В. О. Казарян

О необратимости световой стадии развития растений

Всякий процесс развития органических форм как филогенетический, так и онтогенетический по своей природе является необратимым.

О необратимости эволюции впервые с достаточной ясностью было высказано Дарвиным в его классическом произведении „Происхождение видов“. „Нетрудно понять, почему вид, раз исчезнувший, никогда не может появиться снова, если бы даже снова повторились совершенно тождественные условия жизни—органические и неорганические. Если бы потомок какого-нибудь вида и мог (что, без сомнения, и случалось весьма нередко) приспособиться таким образом, чтобы быть в состоянии занять в экономике природы место другого вида и таким образом вытеснить его, все же обе формы—старая и новая—не были бы вполне тождественны, потому что обе они почти несомненно унаследовали бы от своих различных прародителей различные признаки, а организмы уже различные и изменялись бы различным образом“ (1935, стр. 441). В этих классических строках не только высказан принцип необратимости эволюции, но и с глубокой проникательностью раскрыты причины этой необратимости.

Повидимому, такая формулировка этого закона с ее глубоким объяснением не явилась достаточной для установления приоритета, ибо иначе закон необратимости эволюции в дальнейшем не приобрел бы общепризнанную известность, как закон Долло (1893). Вероятно, приоритет Долло был обусловлен тем, что он, наряду с формулировкой этого закона, подробно иллюстрировал его многочисленными фактами из области палеонтологии. По закону Долло, „организм не может вернуться даже частично к прежнему состоянию уже осуществленному в ряду его предков“. Эта закономерность процесса филогенетического развития является общей и для онтогенеза организмов и она блестящим образом нашла свое место в теории стадийного развития растений акад. Т. Д. Лысенко (1948).

Согласно теории стадийного развития растений „стадийные изменения, происходящие в растении или в отдельных его органах, необратимые, т. е. обратного хода не имеют“ (стр. 55). Акад. Т. Д. Лысенко это заключение обосновывает следующими фактами:

1. При искусственном прерывании течения стадии яровизации пройденная часть этого процесса не снимается. Эти же семена могут быть в дальнейшем дояровизированы в любое время, причем для полной яровизации семена требуют воздействия комплекса факторов столько дней, сколько растения их недополучили.

2. Пройдя стадию яровизации, семена не разъяровизируются как при длительной просушке, так и при воздействии на них повышенной температуры.

Для некоторых авторов эти факты о необратимости стадии развития казались недостаточно убедительными и они пытались подвергнуть ревизии теорию стадийного развития, опровергая необратимость стадий, что является одним из краеугольных положений теории стадийного развития растений.

Такие работы появились как по стадии яровизации, так и по световой стадии развития, и все они страдают как методологической, так и методической порочностью.

Попытки опровергнуть необратимость стадии яровизации были сделаны многими авторами, различными методами:

1. Действием рентгеновских лучей высокой дозы на яровизированные семена (Толмачев и Любименко, 1933).

2. Подсушиванием яровизированных семян (Васильев, 1934; Григори и Первис, 1938).

3. Действием повышенных температур на яровизированные семена (Ефейкин, 1937, 1939, 1941; Григори и Первис, 1936 а, 1936 б; Кнот, 1933; Томсон, 1933; Тетюрев, 1941).

4. Удлинением срока яровизации больше нормы для данного вида растений (Церлинг и Чепикова, 1934; Чепикова, 1935; Гаврилова, 1935).

5. Действие избыточного азотистого питания на яровизированные семена (Сабинин, 1937).

Подробно не разбирая эти опыты, мы только можем удовлетвориться остроумными экспериментами акад. А. А. Авакяна и М. Г. Ястреб (1949), на основе которых были выявлены методологические и методические ошибки одного из упорствующих сторонников „обратимости“ развития.

В этих опытах экспериментально было показано, что 40—45 дневная яровизация для многих озимых сортов не является достаточной для полного завершения стадии яровизации; высеянные в поле такие семена дружно колосятся потому, что весной относительно пониженная температура (от +5 до +15° Ц) способствует их дояровизации. Если такие семена до их посева подвергаются влиянию повышенной температуры (от +30 до +33° Ц), то в дальнейшем они не выколосятся, т. е. они в естественных условиях больше не дояровизируются. Это явление Авакян объясняет тем, что недояровизированные семена в эндосперме содержат все необходимые формы питательных веществ в готовом виде и при посеве в усло-

виях относительно пониженной температуры (от +5 до +15° Ц), завершают стадию яровизации в поле. Если такие семена до посева подвергаются влиянию повышенной температуры (от +30° до +33° Ц), то имеющиеся питательные вещества, необходимые для яровизации, превращаются в форму не пригодную для прохождения этой стадии. Таким образом, здесь имеет место обратимость не стадии яровизации, как думает Ефейкин, а обратимость веществ—влиянием повышенных температур.

Исключение разъяровизации действием повышенных температур на яровизированные семена Авакян и Ястреб доказывают следующим образом: после 80—85-дневной яровизации, семена озимых пшениц подвергались 10-дневному действию температуры от +30 до +33° Ц, затем высевая их в естественных условиях, авторы получили нормальное колосшение.

В тех случаях, когда семена подвергались 43-дневной яровизации и затем воспринимали 2 и 7-дневное действие температуры от +30 до +33° Ц, было получено колосшение лишь у одной части растений, другая же часть растений оставалась в фазе кущения.

Эти опыты с большой ясностью объясняют сущность опытов Ефейкина и тем самым показывают ошибочную интерпретацию им же его собственных опытов.

Нападки со стороны многочисленных авторов на одно из важных положений теории стадийного развития растений акад. Т. Д. Лысенко не ограничивались лишь стадией яровизации. Появились и многие работы по световой стадии развития, целью которых также являлось, показать обратимость этой стадии.

Все эти авторы оспаривали необратимость световой стадии развития, ссылаясь на тот общеизвестный факт, что когда изменяются условия внешней среды (преимущественно длина дня) до наступления полного цветения, т. е. полного завершения световой стадии развития, то этим у однолетних растений вызывается смена репродуктивной фазы развития вегетативной, т. е. переход цветущих растений вновь к вегетации.

Явление такого перехода цветущих растений к вегетативному росту известно издавна. Такие случаи были описаны еще Фехтингом (1893), Гебелем (1897), Майге (1900) и др. и подвергались более детальному исследованию в работах Клебса (1905, 1910). В этих работах Клебсу удалось многократно вызывать вегетативное возобновление генеративных побегов *Glechoma hederacea*, *Ajuga reptans*, *Veronica chaemedris*, *Myosotis palustris* и т. д. Эти данные впервые окончательно показали определяющую роль факторов внешней среды на ритмику развития растений и опровергли метафизические высказывания Пфеффера (1901) об автономности и независимости процессов развития растений от факторов внешней среды.

Наряду с такими интересными достижениями, Клебс на основании этих экспериментов приходит к совершенно неверному заклю-

чению о неустойчивости и обратимости вегетативной и репродуктивной фаз в жизненном цикле растений. Эти выводы, вытекающие из неправильного толкования полученных фактов, в дальнейшем служили основанием многочисленным авторам для опровержения явления необратимости процессов онтогенетического развития растений.

Факты возобновления вегетативного роста цветущего побега у однолетних растений в дальнейшем были подтверждены в работах Гарнера и Алларда (1920) у сои (сорт билокси), *Aster linarifolium* и *Ambrosia artemisifolia*.

Это достигалось путем изменения короткодневных фотопериодов у цветущих, типично короткодневных растений в сторону длиннодневных фотопериодов. Немного позже этими же авторами (1923) было получено аналогичное явление у *Cosmos bipinnatus*. Затем Шафнер (1926) получил такой же переход цветущих растений к вегетативному росту при перенесении конопли из естественных условий в условия влажной, теплой оранжереи и длинного дня. В дальнейшем такие опыты повторялись со стороны многочисленных авторов с многочисленными растениями различных видов. Как общее правило, это достигалось путем изменения светового режима типичных длиннодневных или короткодневных растений (нейтральные к длине дня растения как бы отклоняются от проявления такой смены фаз развития).

Вслед за этими работами появилась работа Любименко (1933), где автор на основании данных других исследователей, а также и своих собственных опытов, проведенных над короткодневной периллой (*Perilla osymoides*), развивает клевсовскую идею, доводя ее до окончательной формулировки—обратимость онтогенетических стадийных процессов под воздействием изменений факторов внешней среды (температуры, длины дня и т. д.).

В дальнейшем теоретическое истолкование этого факта со стороны многих авторов при получении аналогичного явления не подвергалось сомнению и принималось, как наилучший пример обратимости световой стадии развития. Так думают напр., Ботвиновский (1934), Чайлахян (1937), Вакулин (1937), Мурник (1937, 1939), Ермолаева (1940), Щеглова и Ермолаева (1940) и многие другие. Наконец, эта идея достигает своего наивысшего развития и „неопровергаемого“ состояния в работах Скрипчинского (1940, 1943), где автор сравнивает явление обратимости жизненных процессов с диалектическим законом „отрицания отрицания“.

Перечисляя вкратце основные работы по „обратимости“ световой стадии развития, мы считаем необходимым приступить к более детальному анализу этого явления, т. е. явления перехода цветущих однолетников к вегетативному росту, стараясь экспериментально выявить сущность этого явления.

Можно было бы удовлетвориться совершенно правильным ответным объяснением Авакяна (1936) о фактах, полученных Любименко

и другими авторами, но, повидимому, это было недостаточно для прекращения нападков на одно из основных положений теории стадийного развития растений акад. Т. Д. Лысенко—необратимость стадии развития.

Многочисленные факты перехода цветущих растений вновь к вегетативному росту были получены в большинстве случаев у периллы, кенафа, сои, рудбекии и др., которые сильно реагируют на изменения фотопериодического режима.

Приступая к анализу явления перехода цветущих растений вновь к вегетативному росту, в первую очередь необходимо выяснить—возможно ли вызвать такую смену фаз развития во всех фазах генеративного развития или эта смена осуществима лишь в определенных фазах развития?

Для решения этой задачи в вегетационном сезоне 1946 года нами был проведен опыт с краснолистной периллой.

Из многочисленных вегетирующих растений, посеянных в грядках, были отобраны 76 экземпляров с одинаковым вегетативным ростом и по одному растению пересаживались в большие глиняные вазоны с садовой почвой. Спустя три дня, когда все пересаженные растения приняли нормальное физиологическое состояние, они с 10. V были перенесены в условия 9-часового короткого дня, кроме контрольной группы, которая все время находилась в условиях естественного длинного дня. Через каждые два дня, одна группа растений (4 раст.) из условий короткого дня была перенесена в условия естественного длинного дня. При такой постановке опыта, каждая последующая группа растений получала короткий день на два дня больше, чем предыдущая группа. Все 18 групп растений после 36 дней были перенесены в условия естественного длинного дня. Наблюдения велись за сроками бутонизации, цветения и за наступлением смены фаз развития. Данные опыта приведены в табл. 1.

Данные приведенной таблицы показывают, что цветущие растения не всегда выявляют смену репродуктивной фазы развития вегетативной, что в этом исключительное значение имеет продолжительность действия условий существования световой стадии развития. При продолжительном действии условий существования световой стадии развития, т.е. при соответствующих фотопериодах, когда растения переходят к полному цветению и плодоношению, исключается возможность перехода этих растений вновь к вегетативному росту.

Вегетативный рост возобновляется быстрее у тех растений, которые образуют наименьшее количество цветов. Таким образом, мы по поведению подопытных растений можем отличить реакции трех типов:

1. Растения продолжают вегетативный рост вследствие сравнительно непродолжительного восприятия условий существования световой стадии развития, приводящих лишь к бутонизации. Растения

этой группы (от 1 до 10-й) хотя и переходят к световой стадии развития, но тем не менее не доводят ее до фазы цветения. С момента изменения условий существования световой стадии развития в сторону длиннодневных фотопериодов у растений 8, 9 и 10 групп, заложённые зачаточные бутоны продолжают свой нормальный вегетативный рост. Все структурные элементы бутонов превращаются в вегетативные органы (листья, их пазушные почки), повидимому, благодаря их неглубокой дифференциации до структурных элементов цветка. Можно было бы на основании такого превращения бутонов в вегетативные органы прийти к клебсовскому выводу о неустойчивости фаз развития, в данном случае неустойчивости фазы бутонизации.

Таблица 1

Изменение условий существования световой стадии развития различной продолжительности и скорость наступления смены фаз развития.

№ гр.	Количество короткодневных фотопериодов	Бутонизация в днях	Цветение в днях	Обильность цветения	Начало перехода вновь к вегетации в днях
8 ¹	16	40	—	—	—
9	18	36	—	—	—
10	20	30	—	—	—
11	22	26	47	—	—
12	24	24	44	един.	55
13	26	24	38	частич.	59
14	28	24	33	·	66
15	30	24	32	неполн.	75
16	32	24	32	полные	—
17	34	24	32	·	—
18	36	24	32	·	—

зации. Но сделать такой вывод будет совершенно несправедливо, ибо как мы увидим в дальнейшем, стадийные изменения, уже приобретенные растением на данной фазе развития, не исчезают. Эти растения, попадая вновь в условия существования световой стадии развития, значительно ускоряют прохождение световой стадии по сравнению с теми растениями, которые все время оставались в условиях естественного дня.

2. Этот тип реакции наблюдается у растений с 15-ой и последующих групп. Растения этих групп после полного цветения и плодоношения стадийно стареют и отмирают. Изменение условий существования световой стадии развития после полного цветения не приводит к возобновлению вегетативного роста. Это с нашей точки зрения является морфологическим показателем завершенности световой стадии развития, поскольку растения больше не нуждаются в условиях существования данной стадии развития. Вторым морфологическим показателем завершенности световой стадии развития растений

¹ Данные, относящиеся к 1—7 группам, не приводятся, т. к. они вовсе не переходили к бутонизации, и следовательно, не могли проявлять смену фаз.

является то, что удалением цветonoсных побегов также не удалось получить вегетативные побеги. Взамен удаленных побегов при несоответствующих условиях для световой стадии развития появились новые побеги, которые не образовали ни одного листа и с первого же дня появления перешли к цветению, а затем и плодоношению.

3. Этот тип реакции наблюдается у растений 11, 12, 13 и 14-й групп, которые наряду с цветением вновь переходили к вегетативному росту. Такое поведение растений является доказательством незавершенности световой стадии развития. И в действительности: эти растения, воспринимая соответствующие условия существования световой стадии развития и переходя к данной стадии развития, начали цвести, но изменение световых условий в сторону несоответствующих не дали им возможность полностью завершить эту стадию. Согласно теории стадийного развития, показателем завершенности стадий развития является изменение требований растений к условиям среды. В нашем опыте изменение условий привело к исключению проявления морфологических показателей данной стадии развития. В этом и выявляется незавершенность световой стадии развития у подопытных растений 11, 12, 13 и 14-й групп. Таким образом, явление смены генеративной фазы развития вегетативной необходимо рассматривать как показатель незавершенности световой стадии развития, что было высказано нами еще в 1946 году и нашло свое подтверждение в работах Разумова (1948).

Поведение подопытных растений приводит нас к убеждению, что цветение еще не является доказательством того, что конус нарастания полностью прошел и завершил световую стадию развития. Появление ограниченного количества цветов на вершине главного стебля растений, выявляющих смену фаз развития, является показателем лишь того, что не все клетки данного конуса нарастания прошли световую стадию развития. Клетки, прошедшие световую стадию развития, дают начало цветам и семенам, в то время как другие клетки, не прошедшие или недозавершившие эту стадию развития, дают начало вегетативным органам.

Такого двойного направления морфологического проявления одного и того же конуса нарастания мы не наблюдаем у растений, находящихся в процессе прохождения стадии яровизации. Это с нашей точки зрения можно объяснить двумя обстоятельствами:

1. Клетки конуса нарастания, находясь в процессе прохождения стадии яровизации, сами воспринимают условия существования этой стадии, в то время как при прохождении световой стадии развития эта функция полностью переходит к листьям. Однако, листья растений в возрастном отношении резко отличаются друг от друга, а следовательно, они отличаются и по своей фотопериодической чувствительности, о чем было указано в работах Любименко и Щегловой (1927), Машкова (1939) и Казаряна (1949). Если одни, более взрослые листья, с первых же дней фотопериодического воздейст-

вия начинают фотопериодическую реакцию, то другие, более молодые листья начинают воспринимать эту реакцию гораздо позднее, и тем самым к точкам роста передаются питательные, пластические вещества различного качества.

Немаловажное значение имеет и величина площади листа в фотопериодической реакции растений, что было отмечено еще в работах Ермолаева (1938), Машкова (1940), Чайлахяна (1945), Самыгина (1948), Казаряна (1949) и других.

2. Клетки конуса нарастания при прохождении стадии яровизации проявляют сравнительно медленный рост и размножение, вследствие чего каждая клетка успевает претерпевать качественные изменения, свойственные данной стадии. При изменении условий существования стадии яровизации у растений, недозавершивших эту стадию развития, рост конуса нарастания заметно замедляется. А при световой стадии развития у растений периллы быстрый рост конуса нарастания продолжается вне зависимости как от степени завершенности данной стадии, так и от условий существования световой стадии развития.

Вышеуказанные два обстоятельства обуславливают появление стадийно разнокачественных клеток конуса нарастания и следовательно явление смены фаз развития, что и наблюдалось в нашем опыте у растений 11, 12, 13 и 14 групп, а также в многочисленных экспериментах Клебса, Гарнера и Алларда, Вальтера (1928), Любименко и многих других. Это, с нашей точки зрения, происходит следующим образом: вследствие вышеуказанных двух специфических обстоятельств прохождения световой стадии развития, все клетки конуса нарастания не одновременно завершают эту стадию. Ряд клеток, сравнительно быстрее завершая эту стадию, энергично размножаясь, дифференцируется в сторону образования репродуктивных органов и образует цветы. Другие недозавершившие световую стадию клетки еще продолжают претерпевать специфические изменения для стадийного скачка. Понятно, что изменение условий существования световой стадии развития в данной фазе должно привести, с одной стороны, к исключению дальнейшего образования репродуктивных органов, поскольку этим самым исключается полное завершение световой стадии клеток, недозавершивших эту стадию, и с другой — к возобновлению вегетативного роста, благодаря деятельности этих же самых еще недозавершивших световую стадию клеток.

С этой точки зрения становится понятным, что вегетативное израстание, т. е. смена генеративной фазы развития вегетативной, исключается лишь в тех случаях, когда все клетки конуса нарастания полностью завершают световую стадию развития.

Исходя из всего этого можно предполагать, что путем механического удаления менее готовых к фотопериодическому воздействию, т. е. молодых листьев, можно с одной стороны, ускорить полное прохождение растением световой стадии развития и, с другой —

исключить и в крайнем случае довести до минимума количество вариантов растений, выявляющих вторичный вегетативный рост после неполного цветения, путем изменения условий существования световой стадии развития.

Для выяснения этого вопроса в 1947 году был проведен аналогичный опыт с вегетирующим растением краснолистной периллой, лишь с той разницей, что на этот раз у каждого экземпляра подопытного растения удалялись все листья, кроме двух пар листьев 4-го и 5-го яруса.

Для этого опыта было взято 10 групп растений, в каждой группе по 3 вазона с одним растением. До начала опыта все растения находились в условиях естественного длинного дня (до достижения 60-дневного возраста). После вышеуказанной формовки, т. е. после того, как на каждом растении были оставлены лишь по 4 супротивных листа 4-го и 5-го яруса и главная точка роста, все растения с 25. V были перенесены в условия 10-часового короткого дня. Затем спустя 10 дней, через каждые 2 дня одна группа растений из условий короткого дня переносилась в условия естественного длинного дня. Таким образом, каждая последующая группа получала короткий день на 2 дня больше предыдущей, после чего они все время находились в условиях естественного длинного дня. В течение опыта велись непрерывные наблюдения за появлением и удалением всех появляющихся молодых листьев и пазушных побегов. Кроме того, были учтены сроки наступления цветения и смены фаз, данные которых приводятся в таблице 2.

Таблица 2

Изменение условий существования световой стадии развития различной продолжительности и наступление смены фаз развития у периллы.

№ группы	Колич. короткодн. фотопериодов	Цветение в днях	Наступление смены фаз
1	10	—	—
2	12	—	—
3	14	—	—
4	16	36	+
5	18	31	*
6	20	28	—
7	22	25	—
8	24	24	—
9	26	24	—
10	28	24	—

* У этой группы растений после полного цветения имела место временная вспышка вегетативного проявления, вследствие чего на верхушках цветочного стебля появилось несколько недоразвитых листьев, а затем вновь наступало цветение, после чего растения стадийно старели и отмирали.

Приведенные данные табл. 2 подтвердили наше предположение о зависимости стадийно различных клеток конуса нарастания от питающих эти клетки листьев, разночувствительных к фотопериодической реакции, вследствие чего затягивается прохождение световой стадии развития и создаются условия для наступления вегетативного роста этого цветущего конуса нарастания. В этом же опыте, примерно одновозрастные и следовательно одинаково воспринимающие условия существования световой стадии развития две пары листьев, ускоряя прохождение соответствующего конуса нарастания световой стадии развития, тем самым исключали возможность смены генеративной фазы развития вегетативной у многих групп растений. Смена фаз развития имела место лишь у растений 4-ой группы, получившей 26-дневное фотопериодическое последствие. Растения этой группы выявили смену фаз развития потому, что продолжительность условий существования световой стадии развития не была достаточной для полного охвата и завершения этой стадии развития всеми клетками конуса нарастания. Такая, сравнительно слабо выраженная стадийная разнокачественность клеток конуса нарастания, вследствие чего имела место смена фаз развития, повидимому, обусловливалась неравноценностью как этих двух пар листьев, так и отдельных их частей (верхняя, нижняя и т. д.).

Неравноценность отдельных частей одного и того же листа в прохождении конусом нарастания световой стадии развития показана в одной из наших работ (1949). В этих опытах экспериментально показано, что в процессе прохождения световой стадии развития нижние (базальные) и верхние (апикальные) половины листа проявляют различную активность, причем физиологическая активность нижней половины гораздо больше, чем верхней. Такая активность нижней половины листа с нашей точки зрения обусловлена, с одной стороны, их возрастом, с другой стороны—их близким расположением к листовому черенку, что обеспечивает более быстрый обмен веществ.

Теоретический анализ этих опытов приводит к раскрытию физиологической сущности явления смены генеративной фазы развития вегетативной и одновременно выявляет ошибку всех тех исследователей, которые явление смены фаз рассматривают как обратимость световой стадии развития.

Были и другие попытки анализа явления перехода цветущих растений вновь к вегетативному росту. Так например, Чайлахян (1937), это явление объясняет регенерацией новых точек роста из клеток, образование которых совпадает со временем прекращения „выработки гормона цветения—флоригена“.

Такое объяснение фактически не приводит к пониманию сущности этого явления. Как известно, явление перехода цветущих растений к вегетативному росту наблюдается у многочисленных растений, регенерационная способность которых выражена очень слабо.

Кроме того вегетативное израстание этих растений было получено лишь изменением светового режима, без хирургического вмешательства, т. е. без удаления цветочных побегов, приводящих к регенерации этих утерятых частей. Следовательно понятно, что объяснять явление вегетативного израстания цветущих растений лишь регенерацией будет не верно. Более чем не правильно это связывать с каким-то гипотетическим гормоном цветения, который и не существует и не может существовать в растениях.

Сравнительно позже аналогичное объяснение было дано Ждановой (1948), повидимому с целью подтверждения объяснения Чайлахяна. Автору удалось повторным удалением цветочных пазушных побегов краснолистной периллы, получивших 32 короткодневных фотопериода, вызвать образование вегетативных побегов.

Появление таких вегетирующих побегов по мнению автора связано с обеднением, а затем и полным израсходованием гормона цветения листьев, подвергшихся фотопериодическому воздействию.

Не останавливаясь подробно на сущности этих опытов, нам представляется необходимым привести следующие замечания:

1. Объяснение явления вегетативного израстания цветущих растений с точки зрения гормональной теории, является игнорированием теории стадийного развития растений, а также неправильным подходом к этому явлению.

2. Жданова в начале работы справедливо замечает, что явление вегетативного израстания—это есть превращение плодовых побегов в вегетативные. Однако, стараясь экспериментально получить такое явление, она удаляет плодовой побег и тем самым направляет отток пластических веществ из листьев к вновь образующимся точкам роста, которые затем вырастая превращаются в вегетативные побеги.

Это с нашей точки зрения не является вегетативным израстанием, а лишь удалением стадийно старых побегов и стимулированием появления новых побегов, после изменения светового режима в сторону несоответствующих фотопериодов.

В этих опытах контрольные растения, получившие столько же короткодневных фотопериодов, но не подвергшиеся удалению цветочных побегов нормально плодоносили и отмирали, т. е. не проявляли вегетативного израстания. А при 16-дневном фотопериодическом воздействии, вегетативное израстание наблюдалось вследствие неполного завершения световой стадии развития всеми клетками конуса нарастания.

3. Жданова удаление цветочных побегов (у периллы) и цветочного стебля считает дефлорацией, в то время как между этими двумя операциями существует не только количественная, но и качественная разница. При дефлорации мы имеем дело лишь с удалением цветов, в то время как в этих опытах были удалены цветочные побеги у периллы и все стебли с уровня почвы у рудбекии.

При такой операции, разумеется, удалялись все части, старые в стадийном отношении, в которых были закреплены и зафиксированы стадийные изменения, свойственные световой стадии развития. При такой операции и изменении светового режима в сторону несоответствующих для световой стадии развития условий понятно, что создаются условия для вторичного возобновления вегетативного роста. В сущности такой переход цветущих растений к вегетативному росту не является ни вегетативным израстанием, ни обратимостью световой стадии развития, как об этом убежденно пишет автор.

Таким образом, попытка Ждановой анализировать явление вегетативного израстания у растений, является столь же неудачной, как и все попытки, сделанные многочисленными авторами, которые в этом явлении видели лишь обратимость световой стадии развития.

Теоретически будет совершенно ошибочным допустить, что ткани и клетки вегетативных органов (листья, побеги с вегетирующими конусами роста), появляющиеся на вершине цветочного стебля при вегетативном израстании, в стадийном отношении являются менее развитыми, чем ткани и клетки нижнего стеблевого участка, на котором был образован ряд цветов. Согласно теории стадийного развития растений, стадийные изменения от одной клетки к другой передаются лишь путем деления и, следовательно, все клетки верхних стеблевых участков приобретают все те стадийные свойства, которые были зафиксированы в нижних клетках. Кроме того, вновь образующиеся клетки на конусе нарастания в свою очередь подвергаются действию внешней среды как непосредственно, так и через соответствующие питающие их листья, и это так же сказывается на их стадийном старении.

Это теоретическое положение нами было подтверждено экспериментальным путем в вегетационном сезоне 1947 г., на короткодневной краснолистной перилле, способной как проявлять смену фаз развития при изменении фотопериодического режима, так и легко и быстро размножаться путем черенкования.

Опыт был проведен следующим образом: из многочисленных вегетативно развивающихся растений периллы, находящихся на грядках в открытом грунту, были отобраны 10 растений одинакового вегетативного роста и развития и перенесены в большие глиняные вазоны с садовой почвой.

Спустя 5 дней, т. е. 20.V, они все были перенесены в условия 10-часового короткого дня до появления заметных бутонов. После появления бутонов у всех растений были удалены все существующие пазушные побеги и оставлены листья первого порядка, с целью получения вегетативного израстания. В условиях естественного длинного дня все растения сначала образовали ограниченное количество цветов на пазухах листьев (от 4 до 7 пар супротивных листьев), и затем главный побег, не замедляясь в вегетативном росте, продолжал образовывать новые и новые молодые листья. Таким образом мы

получили типично вегетативно израстающие растения, имеющие 3 яруса в отношении фаз развития: 1—нижний вегетативный ярус. 2—средний генеративный ярус и 3—верхний вегетативный ярус.

Все растения затем подвергались черенкованию так, что из каждого были получены по три черенка, охватывающие соответственные ярусы с тремя или четырьмя супротивными листьями. Всего было получено 60 черенков, из которых 20 были нижнего вегетативного яруса с удаленными пазушными побегами, 20—среднего генеративного яруса с удаленными цветами и 20 верхнего вегетативного яруса, так же с удаленными мелкими пазушными побегами и главным конусом нарастания. Все черенки по отдельным группам 14.VII были высажены во влажный песок, выставленный во влажную микротеплицу до их укоренения. Растения в таком виде находились в условиях естественного света, а с наступлением темноты до 10 часов вечера им давался дополнительный электрический свет, с целью создания длинного дня, для предотвращения наступления цветения. При этих условиях, черенки верхнего и среднего ярусов в преобладающем большинстве через 8—10 дней нормально укоренились, черенки же нижнего яруса вследствие наступившего листопада не укоренились и отмерли. 24.VII все черенкованные растения I и II групп (I гр. черенки среднего яруса, а II гр.—верхнего яруса), были перенесены в условия естественного короткого дня, вместе с контрольными растениями и оставлены до наступления цветения и плодоношения. Учитывая сроки наступления цветения подопытных растений по группам, мы наблюдали интересное явление, подтверждающее вышесказанное нами предположение. Массовое цветение сначала (на 3—4 дня раньше) наступало у растений II группы, а затем у растений I группы. Таким образом, растения, черенкованные из среднего генеративного яруса, которые, казалось бы, в стадийном отношении являются более старыми, цвели позже, чем черенки, взятые из верхнего вегетативно израстающего яруса. Результаты этого опыта наглядно показывают, что при вегетативном израстании не происходит явления обратимости или снятия световой стадии развития, ибо растение, полученное путем черенкования из таких израстающих частей, в равных благоприятных условиях для прохождения световой стадии развития, переходит к цветению гораздо раньше, чем растения черенкованные из непосредственно нижнего, генеративного яруса. Таким образом, мы в данном случае также замечаем справедливость того положения теории стадийного развития растений, согласно которому стадийные изменения происходят в конусе нарастания и передаются другим клеткам только путем деления, а следовательно в стадийном отношении самыми старыми являются почки конуса нарастания или клетки самого верхнего яруса, даже если в морфологическом отношении части этого яруса находятся в вегетативной фазе развития, а части нижнего яруса—в генеративной. Этот опыт одновременно выявляет физиологическую

сущность смены генеративной фазы развития вегетативной и вновь подтверждает наше уже приведенное объяснение сути этого явления. Для нас теперь становится ясным кажущееся противоречие между стадийной разнокачественностью и морфологическим несоответствием черенков верхнего и нижнего яруса. Черенки нижнего яруса с генеративными органами являются стадийно более молодыми, чем вегетирующие черенки верхнего яруса. Причины этого совершенно понятны. Как мы уже отмечали выше, черенки нижнего яруса, несущие генеративные органы, не могли своевременно полностью пройти и завершить световую стадию развития, вследствие непродолжительного воздействия условий существования световой стадии развития. Благодаря этому, отдельные клетки конуса нарастания, проходя и завершая эту стадию, развивались в сторону образования генеративных органов и из-за явления локализации стадийных процессов и передачи этих изменений лишь путем деления клеток, эти группы клеток образовали цветущий маленький пазушный побег, без воздействия на другие соседние клетки конуса нарастания. Другие стадийные менее развитые клетки конуса нарастания продолжали развиваться вегетативным путем и образовывали новые и новые вегетирующие клетки, вследствие преждевременного изменения условий существования световой стадии развития. Все это приводит к ограниченному цветообразованию на определенном ярусе растений и дальнейшему вегетативному росту главного побега. Следовательно, хотя главный побег в определенном ярусе несет генеративные органы, но тем не менее меристематические клетки этого яруса остаются стадийно более молодыми, чем аналогичные клетки верхнего яруса.

Таким образом, явление смены генеративной фазы развития вегетативной нужно рассматривать как незавершенность световой стадии развития со стороны всех клеток конуса нарастания, так как в противном случае растение полностью переходило бы к цветению. Следовательно, морфологическим показателем завершенности световой стадии развития нужно считать, во-первых, полное цветение растений и исключение наступления смены генеративной фазы развития при любых условиях светового дня, и, во-вторых, завершение роста главного конуса нарастания цветочного побега.

ЛИТЕРАТУРА

1. А. А. Авакян. В. Н. Любименко—К теории искусственного регулирования длины вегетационного периода у высших растений (рецензия). Журн. Яровизации, № 4, 1936.
2. А. А. Авакян и М. Г. Ястреб—О необратимости стадийных процессов. Агробиология, № 6, 1949.
3. В. В. Ботвиновский—О фотопериодической реакции у *Perilla osymoides*. Бот. Журн., т. 19, 1, 1934.
4. П. М. Васильев—Доклады на I конференции молодых ученых в г. Саратове, 1944.

5. Д. Я. Вакулин—Реакция обратимости у *Perilla osuroides* в естественных условиях. ДАН СССР, т. XV, № 5, 1937.
6. М. Ф. Гаврилова—Об обратимости яровизационного процесса. ДАН СССР, т. 1, 1935.
7. Ч. Дарвин—Происхождение видов. 1935.
8. А. К. Ефейкин—Действие повышенной температуры на яровизированную пшеницу. ДАН СССР, т. XXV, № 4, 1949.
9. А. К. Ефейкин—Опыт выращивания южного вырожденного картофеля в условиях средней полосы СССР. ДАН СССР, т. XXIV, № 8, 1939.
10. А. К. Ефейкин—О разъяровизации яровизированной озимой пшеницы. ДАН СССР, т. XXX, № 7, 1941.
11. Е. Я. Ермолаева—О роли листьев и почек в фотопериодической реакции растений. Сов. бот. № 1, 1938.
12. Б. Я. Ермолаева и О. А. Щеглова—К вопросу о влиянии внешней среды на развитие генеративных органов растений. Сов. бот. № 5—6, 1940.
13. Л. П. Жданова—К анализу явления вегетативного израстания. ДАН СССР, т. LX, № 8, 1948.
14. В. О. Казарян—Значение интенсивности света в световой стадии развития растений. Тр. Бот. ин-та АН Арм. ССР, т. VI, 1949.
15. Г. Клебс—Произвольные изменения растительных форм. Перевод с предисловием и примечанием К. А. Тимирязева, 1908.
16. Т. Д. Лысенко—Агроботаника, 1948.
17. В. Н. Любименко—К теории искусственного регулирования длины вегетационного периода у высших растений. Сов. бот. № 6, 1933.
18. В. Н. Любименко и О. А. Щеглова—О фотопериодической адаптации растений. Журн. русск. бот. общества, т. 12, 1927.
19. Б. С. Мошков—О передаче фотопериодической реакции листьев точками роста. ДАН СССР, т. XXIV, № 5, 1939.
20. Б. С. Мошков—О критических и оптимальных фотопериодах. Сов. бот. № 4, 1940.
21. В. И. Разумов—Из наших послевоенных работ в области физиологии растений. Агроботаника, № 3, 1948.
22. Д. А. Сабинин—Влияние минерального питания на качество урожая яровой пшеницы. Тр. Моск. дома ученых, вып. 1, 1937.
23. Г. А. Самыгин—О зависимости фотопериодической реакции от числа листьев на растениях. ДАН СССР, т. 2, VIII, № 1, 1947.
24. В. В. Скрипчинский—Индивидуальное развитие и стабильность однолетних растений. Усп. сов. биологии, т. XIII, 3(6), 1940.
25. В. В. Скрипчинский—Физиологическая сущность световой стадии развития. Усп. сов. биологии, т. XVI, вып. 2, 1943.
26. В. А. Тетюрев—О предельно коротком действии повышенной температуры, нарушающей развитие яровизированной озимой пшеницы. ДАН СССР, т. XXX, № 2, 1941.
27. В. В. Церлинг и А. А. Чепикова—О роли варьирования напряженности факторов яровизации. ДАН СССР, т. III, № 6, 1934.
28. М. Х. Чайлахян—Гормональная теория развития растений. 1937.
29. М. Х. Чайлахян—Фотопериодизм отдельных частей половинок листа. ДАН СССР, т. XCVII, № 3, 1945.
30. А. Р. Чепикова—Яровизация кормовых трав. Семеноводство, № 6, 1935.
31. L. Dollo—Bull. Soc. Belg. Geol., 7; 1893.
32. W. W. Garner and H. A. Allard—Journ. Agr. Res. 18, 1920.
33. W. W. Garner and H. A. Allard—Journ. Agr. Res. 23, 1923.
34. E. G. Gregory and O. W. Purvis—Ann. Bot. II, 1938.
35. E. G. Gregory and O. W. Purvis—Nature, 138, 1936.
36. E. G. Gregory and O. W. Purvis—Nature, 140, 1937.
37. G. Klebs—Proc. Roy. Soc., London B. 89, 1910.

38. S. E. Knott—Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 31, 1933.
 39. A. E. Murneek—Missouri Agr. Exp. Sta. Res. Bull., 268, 1937.
 40. A. E. Murneek—Growth, 31, 3, 1939.
 41. A. C. Thompson—Proc. Amer. Soc., V. 30, 1933.
 42. S. H. Schaffner—Ecology, VII, 3, 1926.

Վ. Լ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ

ԼՈՒՍԱՅԻՆ ՍՏԱԴԻԱՅԻ ԱՆՀԵՏԱԴԱՐՁՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ու մ

Հեղինակը, գրականություն մեջ եղած տվյալների վերլուծման և իր սեփական փորձերի հիման վրա, ցույց է տալիս, որ բույսերի զարգացման լուսային ստադիան ունի անհետադարձ բնույթ:

Ծաղկող միամյա բույսերի զարգացման փուլերի հաջորդականությունը, այսինքն ծաղկող բույսերի կրկնակի վեգետացիան, ըստ հեղինակի, հանդիսանում է աճման կոնի ոչ բոլոր բջիջների լուսային ստադիային հատուկ զարգացման պրոցեսների ավարտման արդյունք:

Հեղինակը լուսային ստադիայի լրիվ ավարտման մորֆոլոգիական հատկություններն է համարում՝ զարգացման փուլերի հետադարձության բացառումը լուսային ռեժիմի փոփոխելու ժամանակ և աճման կոնի ավարտումը ծաղկային բողբոջով: