

В. О. Казарян

О физиологической природе корреляции между главной и боковыми почками растений*

Наличие взаимоотношений между главной и боковыми почками растений издавна привлекало внимание исследователей. Даже самое поверхностное наблюдение показывает, что подавление в росте многочисленных боковых почек у любого побега или ветки растений в основном обусловлено наличием энергично растущей главной почки. Как только удаляется последняя, эти многочисленные спящие боковые почки трогаются в рост, переходя к образованию побегов. При этом один из них, как общее правило, побег самого верхнего яруса, занимая в морфологическом отношении доминирующее положение по сравнению с остальными нижележащими, в дальнейшем, в свою очередь, в той или иной степени подавляет рост остальных побегов. Согласно имеющимся данным современной физиологии корреляционные взаимоотношения, имеющие место между главной и боковыми почками, осуществляются гормонами роста (Лёб [17, 18, 19], Эппельман [12], Лайбах [16], Холодный [11], Тимман и Скуг [20, 21], Ферман [15], Максимов [8] и др.). По представлению Лёба, Тиммана и Скуга, Фермана, Максимова и др., главная почка растений вырабатывает гормональные вещества, которые, продвигаясь вниз по стеблю, поступают в боковые почки и подавляют их рост.

Лайбах же, противоположно этим представлениям, утверждает, что эти ростовые вещества (ауксин и др.), синтезирующиеся в главной почке, действуют на пазушные почки лишь косвенно. Это, по мнению Лайбаха [16], осуществляется тем, что ауксин, вызывая энергичный рост главного стебля, вместе с тем тормозит рост боковых почек.

Некоторое иное объяснение дает Ферман [15]. По его представлению синтез ауксина в клетках главной почки зависит от притока к ней его предшественника, т. е. проауксина, который, противоположно всем гормонам роста, движется в направлении снизу вверх. Превращение проауксина в ауксин в клетках главной почки приводит к усилению роста последней. Боковые же почки, не получая проауксина и, следовательно, не продуцируя ауксин, подавляются в росте.

Вент (1938) выдвигает другое объяснение причины подавления роста боковых почек, прибегая к помощи второго ростового вещества—каулокалина, который, по его мнению, продвигаясь по стеблю вверх и накапливаясь в области ниже растущего конуса нарастания, вызывает, с одной

* Доклад, прочитанный на сессии Отделения биологических наук АН Арм. ССР, 23.XI—53 г., посвященной десятилетию Академии.

стороны, рост стебля в длину, с другой—задержку в росте боковых почек. Как только верхушечная почка прекращает синтезировать ауксин, теперь уже в силу меньшего содержания этого гормона, изменяется направление передвижения каулокалина (сверху вниз), и боковые почки трогаются в рост. Таким образом, Вент вместо одного вещества допускает два, тем самым осложняя этот вопрос еще больше.

В процессах подавления боковых почек, кроме главного конуса нарастания, по данным Достала [14] и Урова [22], важную роль играют и листья, в пазухах которых находятся почки. Отрастание пазушных почек наступает после того, как удаляется соответствующий лист. В этом случае воздействие листа на пазушную почку, по представлениям этих авторов, опять-таки осуществляется гормонами роста.

Имеющиеся в физиологической литературе воззрения, касающиеся вопроса физиологической природы корреляции между почками различных ярусов, не исчерпываются. Не считая целесообразным подробно останавливаться на этих работах, мы лишь присоединяемся к мнению Холлодного [11], отмечающего, что тот факт, что существует так много гипотез и мнений, зачастую противоречащих друг другу, является лучшим свидетельством того, что вопрос корреляции нуждается в дальнейшей разработке на основе новых экспериментальных данных.

В настоящее время можно привести ряд фактов, противоречащих воззрению о гормональной природе корреляции. Ошибка этих воззрений прежде всего заключается не только в том, что они физиологическую природу корреляции в основном сводят к роли гормонов, но и, переоценивая их значение в процессах роста, в значительной мере недооценивают роли питательных веществ, без которых в действительности не может быть роста. Имеется не малое число веществ как органического, так и неорганического происхождения, которые в той или иной степени стимулируют рост и деление клеток, аналогично ауксину или гетероауксину. При этом все эти вещества, как общее правило, в малых дозах стимулируют процесс роста, а в больших дозах—подавляют последний. Это бесспорно свидетельствует о том, что они не являются гормонами роста, ибо в последнем случае увеличение количества этих веществ в том или ином органе должно было бы привести к усилению, повышению энергии роста этих органов, а не к подавлению процесса роста.

Торможение боковых почек, конечно, нельзя объяснить увеличением количества этих веществ, так как эксперименты Фермана показали, что в спящих боковых почках их количество гораздо меньше, чем в растущей верхушке. Кроме того, совершенно непонятно, каким образом главный конус нарастания проявляет энергичный рост, когда он, по представлению этих авторов, непрерывно синтезирует столь большое количество гормонов роста. Ведь такое количество гормонов должно в первую очередь подавлять рост самого конуса нарастания. Если боковые нижележащие почки в отдельности получают небольшое количество гормонов по сравнению с тем, что вырабатывается главной почкой, то казалось бы главная почка не должна вовсе расти, что уже не соответствует действительности. Трудно также представить себе, что клетки главного конуса нарастания

вырабатывают столь большое количество гормонов роста, в частности ауксина, приводящее к подавлению роста многочисленных почек, расположенных на нижних ярусах вегетативно развитой ветки.

Далее, как известно, при удалении верхушечного побега у любого растения один из главных побегов занимает доминирующее положение и подавляет в той или иной степени рост остальных побегов. В данном случае это очень трудно объяснить воздействием гормонов, вырабатываемых в верхушечной почке доминирующего побега и поступающих в морфологически менее развитый, чуть ниже расположенный побег, так как эти вещества движутся лишь в акропедальном направлении. Наконец, можно привести ряд экспериментов, проведенных как с кочерыжками капусты, так и с другими растениями, давшими результаты, коренным образом противоречащие воззрению сторонников гормональной теории корреляции.

В первом опыте у шести яровизированных кочерыжек капусты, несущих главные почки, производилось кольцевание на средней высоте стебля. При этом снималась кора вместе с флоэмной тканью узкой полосой (2—3 мм). Затем кольцевая щель заполнялась тестом агар-агара, являющимся лучшим проводником стимуляторов роста. При изготовлении агар-агарового теста в качестве антисептического вещества добавляли 0,1% фенола.

В таком состоянии все кочерыжки были высажены в большие глиняные вазоны и перенесены в условия теплой оранжереи. Спустя 5—10 дней у всех растений верхушечные почки начали энергично отрастать, переходя к стрелкованию. Чуть позже наблюдалось отрастание ряда боковых почек, расположенных непосредственно ниже кольцевого надреза. Через 20 дней все эти почки образовали небольшие розетки с 3—4 растущими листьями. Все остальные почки, расположенные выше кольцевого надреза, оставались спящими (рис. 1). При раскрытии кольцевого надреза мы не обнаружили как разложение последнего, так и отмирание клеток срезанной поверхности кольцевого надреза.

Следовательно, через этот тоненький слой агар-агара с легкостью могли бы передвигаться вниз из верхних почек стимуляторы роста и подавлять рост боковых почек, не говоря о том, что они адсорбируются растением и через кору стебля.



Рис 1 Отрастание спящих боковых почек, расположенных ниже кольцевого надреза, наполненного тестом агар-агара.

Отрастание боковых почек у всех подопытных растений свидетельствует не о том, что в растительном организме отсутствуют такие стимуляторы роста и что эти стимуляторы не могут продвигаться через небольшой слой агар-агара. Наличие таких стимуляторов роста в растениях давно доказано. Они, как показывает этот опыт, не играют важной роли в корреляции между почками различных ярусов. Если даже в некоторых случаях они имеют значение в этих процессах, то оно отнюдь не сводится к тому, что подавляет рост боковых почек непосредственным своим действием. Их значение в этих процессах, как нам кажется, сводится лишь к тому, что, стимулируя рост главной почки, они повышают адсорбционную способность клеток последней к питательным пластическим веществам. Вследствие этого усиливается отток питательных веществ от остальных органов и тканей к этим энергично растущим и делящимся клеткам, что приводит к исключению пробуждения и роста боковых почек.

В качестве другого факта, доказывающего, что подавление в росте или отрастание боковых почек растений не связано с влиянием каких-либо гормонов, можно привести следующие экспериментальные данные. Проведя декапитацию побегов у традесканции, мы погружали их срезанные концы в стеклянные пробирки, наполненные раствором глюкозы разной концентрации. При этом мы имели в виду изменить направление оттока пластических веществ в стебле в сторону от верхушки к основанию, в соответствии с градиентом концентрации, так как концентрация взятого нами раствора была значительно больше, чем концентрация клеточного сока стебля растений. Были взяты следующие варианты: контрольная группа, получившая дистиллированную воду, вторая группа — раствор 0,2 мол г глюкозы, третья группа — раствор 0,4 мол г глюкозы и четвертая группа — 0,9 мол г глюкозы.

Спустя несколько дней у всех побегов контрольной группы, получивших воду через срезанные концы, пазушные спящие почки листьев верхних ярусов пробуждались, переходя к верхушечному росту. На несколько дней позже стали отрастать аналогичные почки у побегов, получивших раствор глюкозы 0,2 и 0,4 мол г. Все остальные нижележащие пазушные почки продолжали оставаться спящими. Совершенно иное было поведение пазушных почек у побегов последней группы, получивших раствор глюкозы концентрации 0,9 мол г. У всех побегов этой группы пазушные спящие почки верхних ярусов до конца опыта оставались в состоянии покоя. Спустя 8—10 дней начали отрастать почки, расположенные в пазухах листьев нижних ярусов (III и IV, считая сверху). Верхушечные боковые спящие почки побегов этой группы вышли из состояния покоя лишь после того, как прекращалась подача глюкозы через верхние их срезы (рис. 2 и 3).

Аналогичные опыты были проведены с садовой гортензией и винкой (*Vinca minor*) и получены такие же данные. Эти опыты прежде всего показывают, что в процессе корреляции между почками стимуляторы роста не играют никакой роли, так как таковые не применялись нами. При даче воды или глюкозы весьма слабой концентрации, через срезанную поверхность стебля, мы наблюдали пробуждение боковых спящих почек лишь верхних ярусов. Это свидетельствует о том, что низкие кон-

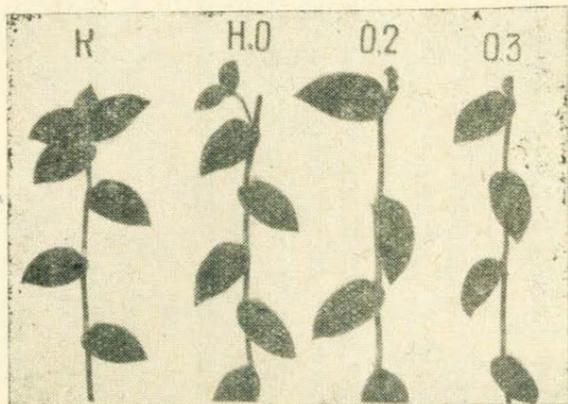


Рис. 2. Пробуждение пазушных верхушечных почек в силу дачи раствора глюкозы слабой концентрации, через верхние срезы стебля.

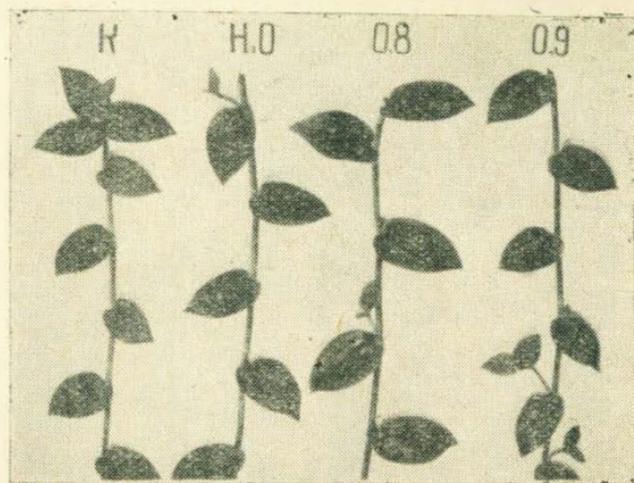


Рис. 3. Пробуждение пазушных нижележащих почек в силу дачи раствора глюкозы повышенной концентрации, через верхние срезы стебля.

центрации раствора глюкозы не приводят к изменению направления оттока пластических веществ, т. е. к изменению градиента концентрации в тканях нижних и верхних ярусов стебля. При применении же более повышенной концентрации (0,9 мол г и больше) изменяется направление как градиента концентрации, так и оттока пластических веществ от верхних ярусов к нижним. Но известно, что передвижение питательных веществ от нижних ярусов к верхним осуществляется в силу прогрессивного нарастания адсорбционной способности клеток и тканей стебля от нижних ярусов к верхним. Вследствие этого создается повышенная концентрация питательных веществ где-то в средних ярусах стебля. В результате пробуждаются и затем показывают верхушечный рост спящие почки, расположенные на этом ярусе стебля. Почки же, находящиеся как на верхних, так и на нижних ярусах, продолжают оставаться в состоянии покоя.

Таким образом, из всего этого вытекает, что пробуждение спящих почек и дальнейший их рост в основном обусловлены направлением оттока питательных пластических веществ и связанным с ним повышением концентрации в той или иной зоне стебля. В естественных условиях у растений такое явление имеет место в тех случаях, когда создается избыток питательных пластических веществ, поступающих от нижних ярусов растений в силу того, что главная почка не в состоянии полностью использовать их в процессе роста. Благодаря этому происходит перераспределение питательных веществ, что приводит к накоплению их в тканях нижних ярусов. Это уже стимулирует выведение из состояния покоя и переход к верхушечному росту спящих почек, расположенных в этой зоне стебля. В обратном случае, при потере адсорбционной способности клеток спящих боковых почек к питательным пластическим веществам, с одной стороны, и непрерывной адсорбции этих веществ, поступающих от нижних участков к главной почке, с другой, приводят к тому, что боковые почки продолжают оставаться в состоянии покоя.

Подавленное состояние боковых почек, как мы предполагали вначале, обусловлено тем, что их клетки находятся в состоянии покоя. И действительно, получив срезы из спящих почек, взятых от вегетирующих побегов многих как травянистых, так и древесных растений, мы провели наблюдения под микроскопом и установили, что у клеток этих почек плазма обособлена от оболочки, и не обнаруживаются плазмодесмы между ними, что впервые было описано Генкелем и Окниной [2, 3, 4] у клеток зародышей покоящихся семян и зимующих почек. Такое состояние клеток нами обнаружено у боковых почек однолетних вегетирующих побегов сирени, ясеня, маклюры и многих др. (рис. 4).

Исходя из данных Генкеля и Окниной о том, что покоящиеся клетки растений не набухают в воде, мы предполагали, что подавление роста боковых почек связано именно с потерей их адсорбционной способности к питательным пластическим веществам. Это предположение нами было доказано опытом, проведенным с боковыми почками кочерыжек капусты. Взятые нами почки, находившиеся как в состоянии покоя, так и в фазе бурного роста и бутонизации, по отдельным группам погружались в 19%

раствор гликокола в течение 30 минут, и затем определялось количество адсорбированного ими азота. Контрольные почки погружались в дистиллированную воду. Данные, выраженные в мг на 1 г сухого вещества, приводятся ниже:

1) спящие почки	— 7,80
2) пробуждающиеся почки	+15,10
3) растущие почки	+29,10
4) бутонизирующие почки	+38,22

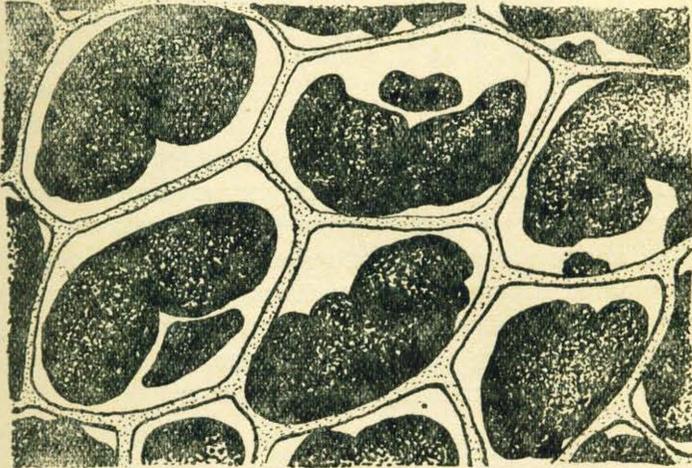


Рис. 4. Обособление плазмы от клеточной оболочки у спящей почки сирени.

Как показывают данные, адсорбционную способность к питательным пластическим веществам проявляют лишь те почки, которые не находятся в состоянии покоя. При этом, по мере наступления последующих фаз и стадии развития, у почек прогрессивно увеличивается эта способность. Кроме того, эти данные одновременно показывают, что клетки покоящихся почек не обладают свойством адсорбции веществ, а наоборот, они десорбируют имеющиеся у них азотистые вещества. Отсюда становится понятным, почему покоящиеся клетки продолжительное время не набухают в воде.

На основании этих данных мы высказали предположение, что при выведении из состояния покоя той или иной спящей почки сначала происходит десорбция ряда органических веществ из клеток почки что приводит к исчезновению липоидного слоя поверхности плазмы, а также к частичному снятию обособления плазмы, и, следовательно, к усилению контакта плазмы с клеточной оболочкой. После этих внутренних изменений начинается адсорбционная деятельность клеток. Наш опыт со спящими почками ясеня в этом отношении дал любопытные данные. Удаляя из однолетних побегов ясеня большее число одноярусных спящих почек, мы их сначала освободили от наружных чешуек, а затем, разделяя

на ряд групп, погружали в раствор гликокола различной концентрации, выдерживая там в течение 20 минут. Контрольные почки были погружены в дистиллированную воду

Таблица 1 (таблица 1).

Адсорбция или потеря азота покоящимися почками ясеня в мг на 1 г сухого вещества

Концентрация раствора в мол г	Адсорбция азота	Концентрация раствора в мол г	Адсорбция азота
0,01	-0,31	0,26	-0,38
0,05	-1,04	0,3	+0,28
0,10	-2,15	0,6	+4,67
0,14	-1,25	0,9	+6,53
0,18	-1,18	1,2	+7,12
0,22	-1,12	1,5	+8,40

Как видно из данных таблицы 1, клетки покоящихся почек показывают десорбцию азота в условиях раствора гликокола более слабой концентрации, в то время как в растворе значительно более повышенной концентрации (начиная с 0,3 мол г), наоборот, адсорбируют азот. Это обстоя-

тельство, повидному, является подтверждением того положения, что адсорбционная способность покоящихся клеток восстанавливается лишь путем десорбции определенных веществ из них, в том числе и азотистых веществ. Для иллюстрации этого положения мы вновь провели опыт со спящими боковыми почками вегетирующего ясеня. При этом концентрация гликокола не изменялась (0,5%), и, кроме того, почки по отдельным группам выдерживались в растворе в пределах от 30 минут до полутора часов. Данные этих анализов приводятся ниже:

Изменения количества азота в клетках почек ясеня в мг на 1 г сухого вещества

При 30 мин. выдержки в растворе	= 0,0
При 40 мин. " " "	= - 4,8
При 50 мин. " " "	= - 2,8
При 60 мин. " " "	= + 2,2
При 75 мин. " " "	= + 4,2
При 90 мин. " " "	= + 4,4

На основании приведенных данных мы вправе придти к выводу, что процесс выхода клеток с обособленной плазмой из состояния покоя протекает тремя последовательными фазами: 1-я фаза — десорбция веществ из клеток. Это—начальная фаза, при которой клетки десорбируют ряд веществ, находящихся на поверхностном слое плазмы, и которые, повидному, в период покоя препятствуют проникновению во внутрь плазмы растворимых питательных веществ. 2-я фаза — восстановление адсорбционной способности клеток. Эта фаза наступает после того, как полностью десорбируются препятствующие проникновению во внутрь плазмы вещества, чем разрушается липоидный слой плазмы. 3-я фаза — восстановление нормальной организации клеток. В этой фазе изменяется водопоглощающая способность плазмы в сторону усиления ее гидрофильности, восстанавливаются плазмодесмы и обменная связь между клетками.

Аналогичный опыт был поставлен с семенами фасоли, клетки зародышей которой (как и других семян) показывают обособление плазмы от клеточной оболочки. При этом мы получили такие же данные, как и в предыдущем опыте.

Для доказательства того, что выход из состояния покоя клеток наступает именно этим путем, может служить следующий опыт, проведенный со спящими боковыми почками вегетирующей сирени. Цель опыта заключалась в том, чтобы вывести их из состояния покоя путем погружения в раствор глюкозы повышенной концентрации. Удаляя верхушки однолетних побегов, а также две пары супротивных листьев, расположенных ниже верхушечного среза, мы оставляли на побегах пазушные почки удаленных листьев, а также листья нижних ярусов. Затем, очищая две верхушечные супротивные почки от наружных чешуй, мы их погружали в раствор глюкозы различной концентрации в течение 4 часов. В качестве контроля были взяты две группы побегов. У одной группы была произведена лишь декапитация, а у другой — верхушечные почки погружались в дистиллированную воду. Все верхушечные боковые спящие почки, после того как были вынуты из раствора гликокола, погружались в дистиллированную воду, где оставались в течение 3 часов. Дальнейшие наблюдения велись за ходом пробуждения и отрастания верхушечных почек.

Проведенные наблюдения показали, что пробуждение боковых почек раньше всего наступило у тех побегов, почки которых были погружены в одномолярный раствор глюкозы (крайний побег справа). Затем, через 13 дней, начали пробуждаться верхушечные почки, получившие 0,7 молярного раствора. У контрольных побегов стимулирование отрастания верхушечных почек имело место несравненно позже (рис. 5).

В другом аналогичном опыте у однолетних побегов сирени не удалялись наружные чешуи верхушечных почек, погруженных в раствор глюкозы, и вследствие этого не наблюдалось пробуждение последних.

Эти опыты подтверждают не только наши теоретические соображения, высказанные на основе предыдущих опытов, но и одновременно показывают, что при погружении покоящихся почек в раствор глюкозы высокой концентрации наступает пробуждение и дальнейший их рост в силу происходящей десорбции ряда веществ, в том числе и азотистых. При

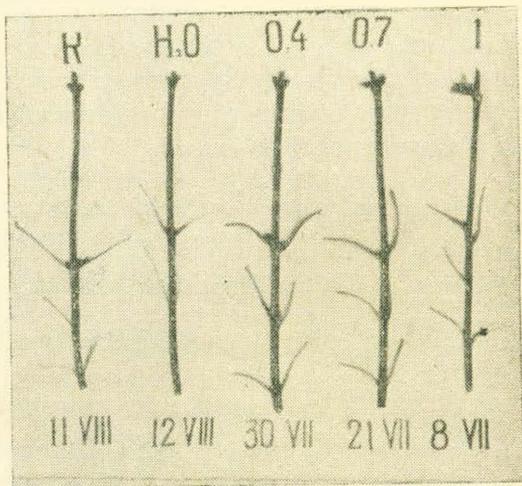


Рис. 5. Отрастание пазушных почек у вегетирующей сирени, вследствие погружения их в раствор глюкозы различной концентрации.

этом выясняется, что более интенсивная десорбция этих веществ наблюдается в тех случаях, когда почки погружаются в раствор сравнительно повышенной концентрации (одномолярный). При слабой же концентрации ослабляется десорбция веществ, и в связи с этим значительно замедляется выход этих почек из состояния покоя. Следовательно, восстановление нормального состояния покоящихся клеток должно происходить более энергично в условиях крепких концентраций того или иного раствора органических веществ, если после этого почки погружаются в воду.

Для подтверждения данного положения мы провели опыт с зародышами канч, семена которой, как известно, прорастают очень медленно в любых условиях высева. Достаточно в этом отношении упомянуть, что его семена показывают признаки прорастания лишь спустя 2 и больше месяцев во влажном песке. Клетки зародышей семян канчи показывают типичное и полное обособление плазмы, и, в отличие от других видов растений, у клеток зародышей обособление плазмы наступает со всех сторон клеточной оболочки, что является ярким показателем состояния глубокого покоя.

В опытах с семенами канчи мы сначала изолировали зародыши от эндосперма и, приготовив растворы сахарозы различной концентрации, погружали в них зародыши по соответствующим группам. Зародыши в растворах оставались 4, 16, 32 и 64 часа, после чего переносились в чашки Петри, наполненные дистиллированной водой. Затем, приготовив из зародышей срезы, проводили наблюдение за состоянием клеток под микроскопом. При этом были замечены три различные состояния плазмы: а) полное обособление плазмы; б) частичное обособление и в) отсутствие обособления. В последнем случае имело место полное набухание плазмы, тесно примыкающей со всех сторон клеточной оболочки. Данные этих наблюдений приводятся в таблице 2.

Таблица 2

Выведение из состояния обособления плазмы клеток семян канчи путем погружения в раствор сахарозы различной концентрации

Продолжительность погружения зародышей в раствор	Состояние клеток зародышей при наблюдении			
	дистиллированная вода	одномолярный раствор	двумолярный раствор	трехмолярный раствор
4 часа	Полное обособление	Полное обособление	Полное обособление	Полное обособление
8 часов	" "	" "	" "	Частичное обособление
16 часов	" "	" "	" "	" "
32 часа	" "	" "	Частичное обособление	" "
64 часа	" "	Частичное обособление	" "	Отсутствие обособления

Данные, приведенные в таблице 2, могут явиться лишь доказательством того, что путем погружения клеток с обособленной плазмой в ра-

створ сахарозы крепкой концентрации можно вывести клетки из состояния покоя. При этом исчезновение обособленности плазмы в растворе повышенной концентрации наступает значительно энергичнее, чем в более слабом растворе. Дело в том, что в крепких растворах сахарозы значительно увеличивается разница между концентрациями наружного раствора и внутри клеточного сока, в силу чего усиливается десорбция веществ из клеток. Это, в свою очередь, приводит к ускорению восстановления адсорбционной способности клеток к питательным веществам и, следовательно, к ускорению исчезновения обособления плазмы от клеточной оболочки, т. е. выходу из состояния покоя. Аналогичное явление имеет место у клеток боковых спящих почек стебля растений при их декапитации.

По весьма интересным исследованиям акад. Курсанова и сотрудников [5, 6, 7] показано, что клетки и ткани стебля растений, начиная от самых нижних ярусов до верхушки, показывают прогрессивно нарастающую адсорбционную способность к питательным веществам, в результате чего происходит передвижение этих веществ по стеблю вверх, осуществляемое через флоэмную ткань. Эти интересные данные, с точки зрения рассматриваемого вопроса о выведении из состояния покоя и отрастания боковых спящих почек, являются несомненно важными, так как в значительной степени проливают свет на вышеуказанные явления.

При декапитации растений пробуждение и рост боковых спящих почек верхних ярусов происходит в силу накопления питательных пластических веществ в тканях данной зоны стебля, в которой расположены эти почки. В действительности, проведенные опыты и биохимические анализы с цветочным декоративным растением мелколепестника показали, что при удалении верхушки растения боковые спящие пазушные почки листьев пробуждаются лишь после накопления определенного количества питательных веществ в этих частях стебля. Опыт проводился следующим образом: у многочисленных растений мелколепестника, находящихся в фазе вегетативного роста, была произведена декапитация; одновременно были удалены два верхушечных листа, расположенных непосредственно ниже верхнего среза. Пазушные спящие почки удаленных листьев оставались неповрежденными. Не повреждались и все остальные нижележащие на растениях листья. Затем была удалена верхушечная часть стебля, несущая лишь спящие пазушные почки, и определялось количество различных форм азота и сахаров в них. Определение этих веществ в верхушечной части стебля у других групп растений производилось через два и больше дней после выхода из состояния покоя и дальнейшего роста верхушечных боковых почек. Данные этих анализов приводятся в таблице 3.

Данные таблицы 3 показывают, что пробуждение боковых верхушечных почек у декапитированных растений связано в основном с накоплением питательных пластических веществ в тканях, окружающих почки. При этом количество веществ постепенно увеличивается по мере пробуждения верхушечных спящих почек. Как только эти последние начинают пробуждаться, переходя к формированию молодых листьев (последний вариант в таблице), количество веществ в стеблевых участках, носящих эти почки, уже постепенно уменьшается в силу того, что растущие почки

Таблица 3

Количественное изменение сахаров и азота в верхушечных ярусах стебля декапитированных растений по мере отрастания спящих боковых почек, расположенных на этих ярусах стебля

Дата определения	Состояние почек	Количество сахара в мг на 1 г сухого вещества					Количество азота в мг на 1 г сухого вещества		
		редуцирующие	дисахариды и растворимые полисахариды	сумма растворимых сахаров	нерастворимые полисахариды	сумма сахаров	небелковый	белковый	общий
6/V	В покое	68,75	64,73	133,75	106,75	240,23	16,17	16,50	32,67
8/V	В покое	79,09	29,55	108,64	170,66	279,30	17,55	16,10	33,65
11/V	В покое	58,98	51,84	110,82	181,25	292,07	17,11	19,32	36,43
14/V	Начало пробуждения	122,86	39,94	162,80	261,12	423,92	16,51	20,46	36,97
18/V	Начало роста	295,76	5,04	380,0	207,00	507,80	17,34	22,79	40,13
25/V	Интенсивный рост	248,50	22,84	271,34	79,74	351,08	16,63	20,01	36,64

проявляют готовность использовать питательные пластические вещества, полностью, поступающие от нижних ярусов растений.

Таким образом, при декапитации растений, вследствие оттока питательных пластических веществ от нижних ярусов растений, повышается концентрация питательных пластических веществ, в частности растворимых сахаров, в тканях верхних ярусов стебля. В силу этого происходит обменная реакция между клетками спящих почек и питательными веществами. Она в конце концов приводит сначала к снятию обособления плазмы, а затем к пробуждению и отрастанию покоящихся почек. У таких декапитированных растений в первую очередь пробуждаются почки самого верхнего яруса, затем почки более нижних ярусов. Однако, после того, как пробудившиеся верхушечные почки переходят к энергичному росту, дальнейшее отрастание почек нижних ярусов приостанавливается, так как теперь уже верхушечные почки проявляют готовность полностью адсорбировать и расходовать питательные вещества, поступающие от нижних ярусов. При этом число отрастающих боковых почек изменяется в зависимости от количества переходящих с нижних ярусов веществ. При обильном поступлении пробуждается гораздо большее число покоящихся почек. Лишь этим можно объяснить то обстоятельство, что у древесно-кустарниковых форм весной пробуждается и переходит к верхушечному росту наибольшее число покоящихся почек. По мере наступления весенних благоприятных для вегетации теплых дней огромное количество запасных питательных веществ, находящихся в запасящихся органах растений, редуцируется и переходит в подвижную форму. Основная масса их поступает к побегам, на которых расположены многочисленные пазушные почки. Все они вместе с главными почками выходят из состояния

покоя, и, в силу того, что главные почки не в состоянии адсорбировать даже долю того, что поступает от запасающихся органов и частей, то все эти пробуждающиеся почки переходят к энергичному росту. Вот почему в период весеннего роста нарушается корреляция между перезимовавшими главной и боковыми почками, так строго и непрерывно проявляющаяся у вновь появляющихся почек.

Все эти данные дают нам основание перейти к обсуждению некоторых не менее важных вопросов, связанных с явлением усиления ветвления растений после определенного возраста или же искусственного вмешательства, которые, к сожалению, до последнего времени мало занимают внимание физиологов и растениеводов.

Как известно из практики лесоводства, плодоводства и растениеводства, обильное ветвление растения имеет место в двух случаях:

1. При искусственном вмешательстве, т. е. формовке, удалении стадийных старых и одряхлевших частей или же жировых побегов и т. д. Во всех этих случаях удаление той или иной части или побега растения приводит к стимуляции отрастания большего количества спящих почек, а также к появлению адвентивных почек, переходящих в побеги. Если удаляется более или менее возрастно старый и толстый побег, то среди вновь появляющихся молодых побегов число последних, образующихся от адвентивных почек, обычно бывает гораздо больше, чем побегов, формирующихся от пазушных почек. В нормальных же условиях такие побеги от адвентивных почек не образуются. Таким образом, искусственное вмешательство приводит к стимулированию появления многочисленных адвентивных почек, которые намного усиливают процесс ветвления. На этом явлении основана формовка кустарниковых растений с целью создания высокодекоративных форм растений или же бордюров разных видов. Достаточно лишь упомянуть, что при двух-трехкратной стрижке молодого экземпляра кустарника число появляющихся побегов увеличивается в несколько десятков раз.

2. Побегообразование значительно усиливается и по мере стадийного развития растения. При этом данный процесс в основном обуславливается старением главных почек у верхушечных побегов, что приводит к потере их адсорбционной способности к питательным пластическим веществам. Из огромной массы питательных пластических веществ синтезированными листьями лишь часть используется этими главными почками. Остальная часть веществ расходуется боковыми спящими почками, которые, отрастая, превращаются в побеги. Наблюдения, проведенные над многочисленными лесными и парковыми декоративными деревьями, показывают, что по мере уменьшения годового прироста побегов усиливается и процесс ветвления. Уменьшение годового прироста побегов в сущности является процессом старения главных конусов нарастания, т. е. потерей их адсорбционной способности к питательным пластическим веществам.

С этим обстоятельством связано и образование прижизненной поросли у слишком возрастно старых деревьев.

Кущение кустарниковых форм также усиливается по мере старения главных стеблей, сформировавшихся раньше всех. В стадийном

отношении единственный молодой ярус у кустарников — это узел кущения, т. е. корневая шейка. При старении главных стеблей, в силу ослабления адсорбционной способности их главных конусов нарастания, возникают новые, более молодые в стадийном отношении, почки от корневой шейки, которые энергично растут и за короткий срок дают мощные стебли, равные главным.

Таким образом, усиление процесса ветвления, а также образование послесевых побегов при возрастном старении растений, в основном нужно рассматривать, как потерю адсорбционной способности к питательным веществам клеток конусов нарастания. В результате частично изменяется направление оттока питательных веществ с верхних ярусов вниз, приводящее, с одной стороны, к стимулированию боковых почек нижних ярусов, а с другой — к образованию адвентивных почек, дающих прижизненно поросль.

Новые представления о природе корреляции дают возможность выяснить не только закономерности ветвления растений, но и разработать новые способы выращивания некоторых ценных сельскохозяйственных культур, как, например, корневое выращивание кочанной капусты [4, 5].

Корреляционные взаимоотношения наблюдаются и между различными почками у корнеплодных двулетников, хотя почки возобновления у них сосредоточены в одном очаге — на головке корнеплода. В силу этого у перезимовавших корней яровизируются лишь главные почки, расположенные в центре листовой розетки, а боковые почки продолжают оставаться в состоянии покоя. Стадийная разнокачественность, проявляющаяся между различными почками у корнеплодов сахарной свеклы второго и последующих годов жизни, описываемая Синягиным и Морозовой [10], обусловлена именно этими корреляционными связями между главной и боковыми почками.

Исходя из данных, полученных в опытах с кочанной капустой, мы в вегетационном сезоне 1953 г. провели ряд идентичных экспериментов с сахарной, кормовой и столовой свеклами, с целью разработки способа вегетативного размножения.

В первом опыте в качестве посадочного материала были использованы весьма небольшие корнеплоды, весом от 5 до 20 г, обычно неиспользуемые в сахарном производстве. У таких мелких корнеплодов удалялись главные почки, путем конусообразного вырезывания головки корней (рис. 6). Периферийные многочисленные спящие почки, расположенные по краям головки, оставались неповрежденными. Высаживая такие корни в грунт, мы наблюдали энергичное отрастание периферийных спящих почек, которые формировали листовые розетки. У некоторых растений были получены 6 и больше листовых розеток, состоящих из совершенно нормальных листьев, аналогично листьям первого года жизни. При этом ни у одной розетки не образовалось цветочных стеблей, но, в отличие от типичных цветочных, они формировали лишь листья, с более мелкими пластинками (рис.). Этот факт, по всей вероятности, свидетельствует о том, что почки, от которых отрастали верхушечные стебли, будучи расположен-

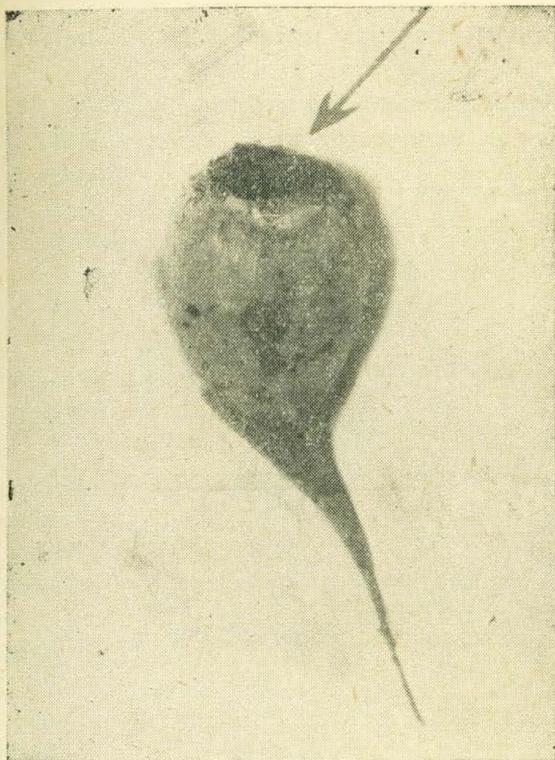


Рис. 6 Мелкие корнеплоды столовой свеклы с удаленными главными почками, перед высадкой в грунт

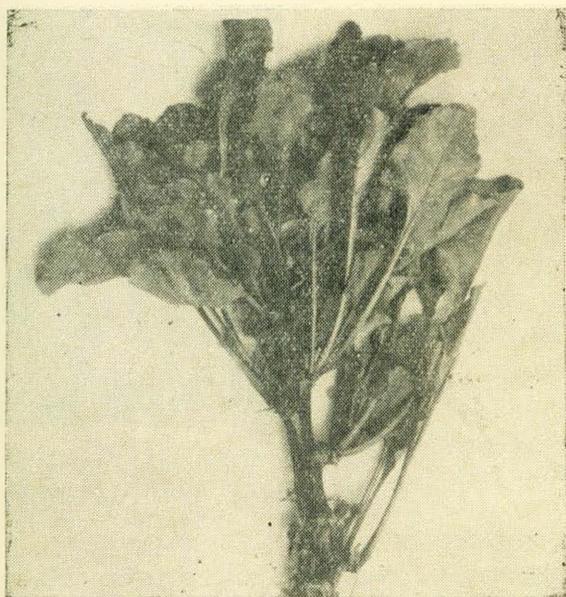


Рис. 7. Вегетирующий стебель с многочисленными листьями.



ными ближе к главным (центральному) почкам, были яровизированы не полностью.

Все подопытные растения без исключения, образовавшиеся от таких мелких корнеплодов, за вегетационный период образовали корнеплоды



Рис. 8. Крупный (12 кг) корнеплод с многочисленными листовыми розетками.

необычной величины, достигающие до 12 и более кг (рис. 8). Вес самых маленьких корней доходил до 5—6 кг.

В другом опыте в качестве посадочного материала использовали мелкие куски корнеплодов, носящих неярковизированные спящие периферийные почки, взятых от головки корнеплодов. С этой целью срезывались головки корнеплодов, толщиной в 1 см. Затем с помощью пробочного сверла уда-

ляли главные (центральные) почки на срезаемых головках, с таким расчетом, чтобы все периферийные почки остались неповрежденными (рис. 9). После этого головки разрезали на мелкие куски, на каждом из которых был расположен ряд едва заметных спящих почек. Эти небольшие куски были высажены в глиняные вазоны с садовой почвой, где оставались до формирования листовых розеток и корней (рис. 10). В этой же фазе вегетативного развития они были пересажены в грядки.

Наблюдения, проведенные за ходом вегетативного развития и образования корнеплодов, показали, что от каждого такого укорененного куска головок корнеплодов появлялись по три и больше листовых розеток, которые, в свою очередь, формировали соответствующие корнеплоды, связанные друг с другом. В конце вегетации от таких растений были получены корнеплоды также крупных размеров, достигающие в среднем 8—9 кг, как и в первом опыте.

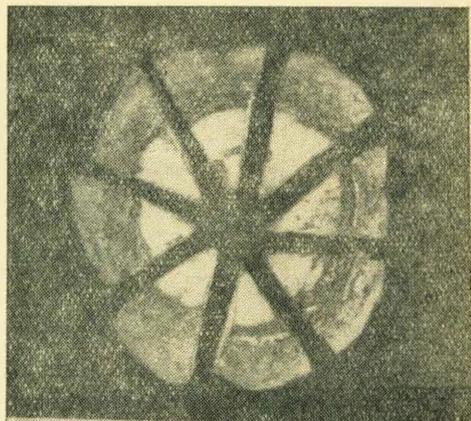


Рис. 9. Разрезанные куски удаленной головки корнеплода, носящие лишь периферийные спящие почки.

Причины формирования крупных по размеру корнеплодов в основном заключаются в следующем: 1. Высаженные в грунт такие мелкие куски, взятые от головки корнеплодов, или же небольшие корнеплоды, лишь со спящими почками, содержат несравненно большее количество питательных веществ, чем семена. Растения, формирующиеся от таких 4—5-граммовых кусков корнеплода, гораздо раньше доходят до фазы образования новых корнеплодов, а следовательно, и удлиняется период вегетации. Это приводит к поднятию общей урожайности.

2. Как общее правило, на каждом таком растении формируется 3 и больше листовых розеток с многочисленными крупными листьями, которые обеспечивают накопление большого количества фотосинтетических продуктов в корнеплодах.

3. Как известно, энергия вегетативного роста растения зависит не только от факторов внешней среды, но и от степени онтогенетической продвинутости самого растения. Так, например, неярковизированные растения показывают сравнительно слабее рост, чем ярковизированные или недоярковизированные. С этой точки зрения, клетки высаженных нами кусков, взятые от головки корнеплодов в отношении прохождения стадии ярковизации являлись более продвинутыми, чем неярковизированные семена. В результате рост растений от таких кусков головок корнеплодов протекает более энергично, что в конечном счете приводит к увеличению их общей урожайности.

Предлагаемый нами способ корневого выращивания, при разработке отдельных его деталей и агротехники, несомненно может иметь большое практическое значение как для сахарной промышленности, так и для получения повышенного урожая сахарной, кормовой и столовой свеклы и других корнеплодов.



Рис. 10. Отрастание неярковизированной периферийной почки на куске корнеплода, взятого из головки.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Генкель П. А. и Окнина Е. З. О состоянии покоя у растений. ДАН СССР, т. 52, 3, 1948.
2. Генкель П. А. и Окнина Е. З. Состояние покоя у растений как процесс обособления протоплазмы. Тр. ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, т. VI, вып. 1, 1948а.
3. Генкель П. А. и Окнина Е. З. Изучение глубины покоя у древесных пород для диагностики их морозоустойчивости. Изд. АН СССР, 1952.
4. Казарян В. О. О возможности получения повторного урожая капусты. Известия АН Арм. ССР (сер. биол. и сельхоз. наук), т. 5, 7, 1952.
5. Курсанов А., Крюкова Н., Седенко Д. Адсорбция органических веществ и ее связь с дыханием у растений. „Биохимия“, т. 13, вып. 5, 1948.
6. Курсанов А. и Запрометов М. Адсорбирующая способность протоплазмы как фактор, определяющий передвижение азотистых веществ у растений. ДАН СССР, т. XIX, 1, 1949.
7. Курсанов А. А. Движение органических веществ в растениях. „Бот. журнал“, т. 37, 5, 1952.
8. Максимов Н. А. Краткий курс физиологии растений. Сельхозгиз, 1948.
9. Максимов Н. А. и Можяева Л. В. Возрастные изменения коллоидно-химических свойств протоплазмы растительных клеток. ДАН СССР, 17, 5, 1944.
10. Синягин И. И. и Морозова Н. П. Некоторые особенности развития сахарной свеклы на третьем году жизни. ДАН СССР, т. XVI, 3, 1943.
11. Холодный Н. Г. Фитогормоны (очерки по физиологии гормональных явлений в растительном организме), 1939.
12. Appelman C. O. Special growth-promoting substances and correlation. Science, 48, 1918.
13. Borthwick H. A. and Parker M. W. Effectiveness of photoperiodic treatments of plants of different ages. Bot. Gaz., 100, 1938.
14. Dostal R. Über die wachstumsregulierende Wirkung des Laubblattes. Acta, Soc. Bot. Moraviae, 3, 1926.
- ♥ 15. Ferman I. H. The role of auxin in the correlative inhibition of the development of lateral buds and shoots. Rec. trav. bot. neerl., 35, 1938.
16. Laibach F. Wuchsstoffversuche mit lebenden Orchideenpollinien. Ber. d. deut. bot. Ges., 51, 1933.
17. Loeb S. Influence of the leaf upon root formation and geotropic curvature in the stem of Bryophyllum calycinum and the possibility of a hormone theory of these processes. Bot. Gaz., 63, 1917.
18. Loeb S. Forced movements, tropisms and animal conduct. Philadelphia, 1918.
19. Loeb S. Regeneration from a physicochemical viewpoint. New York, 1924.
20. Thimann K. and Skoog F. Studies on the growth hormone of plants. III. The inhibiting action of the growth substance on bud development. Proc. Nat. Acad. Sci., 19, 1933.
21. Thimann K. and Skoog F. On the inhibition of bud development and other functions of growth substance in Vicia Faba. Proc. Roy. Soc., 114, 1934.
22. Uhrova A. Ueber die hormonale Natur der Hemmungswirkung der Blätter bei Bryophyllum crenatum. Planta, 22, 1934.