

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

М. Х. Чайлахян

О характере фотопериодической реакции побегов  
при дифференцированном воздействии на отдельные  
части—половинки листа

Явление фотопериодизма в силу того огромного значения, которое оно имеет для роста и развития растений, стало предметом внимания и изысканий многих исследователей [9]. Одним из наиболее интересных фактов, подводящих нас к познанию механизма фотопериодизма, явилось установление того, что органом, воспринимающим фотопериодическое воздействие, является лист; судьба побегов, сидящих в пазухах листьев, зависит от тех процессов, которые протекают в листьях [1, 3, 4]. Распознаванию роли листьев способствовала такая постановка опытов, в которых для листьев отдельно, и для верхушечных почек побегов отдельно, создавался дифференцированный световой режим. Дальнейшее углубление анализа механизма фотопериодической реакции привело к тому, что в ряде исследований специальному световому режиму (воздействию короткого или длинного дня) подвергалась не вся масса листьев одного растения, а отдельно взятые листья, и это помогло вскрыть ряд новых закономерностей в отношениях между листом и побегом [2, 5, 6, 10]. Эти отношения вскрыты и в наших работах [7, 8], где на растениях периллы оставлялось по два супротивно сидящих листа с их пазушными побегами, а все остальные листья и побеги удалялись. В зависимости от того, подвергался ли лист действию коротких или длинных фотопериодов, побег быстро заканчивал рост, переходил к цветению и плодоношению, или, напротив, неопределенно долго находился в фазе вегетативного роста, не давая бутонов и цветов.

Но и в этих последних исследованиях опыты ставились таким образом, что влиянию того или иного светового режима или темноты подвергалась листовая пластинка растения целиком.

Для выяснения вопроса о сравнительной способности к восприятию фотопериодического воздействия отдельных частей листовой пластинки необходимо было создать дифференцированный световой режим в пределах одной и той же листовой пластинки. В нашем опыте с хризантемой (*Chrysanthemum indicum*) сорта «Мария Белая», проведенном еще в 1936 году, было доказано, что удаление верхушечных половинок листьев ослабляет воздействие короткого дня, так как побеги на таких растениях значительно отставали в цветении от побегов на тех растениях, где листья

не подвергались операции [5]. Однако это отставание было целиком связано с уменьшением общей листовой поверхности, воспринимающей фотопериодическое воздействие искусственно укороченного дня, а, следовательно, со снижением общего количества образующихся продуктов обмена, необходимых для цветения и ослаблением их оттока в точки роста побегов.

В настоящих опытах хирургического воздействия на листья не производилось, а дифференцированный световой режим создавался для отдельных частей неповрежденной листовой пластинки. Опыты проводились в лаборатории и теплице кафедры физиологии и анатомии растений Ереванского государственного университета в 1942 году, при участии ассистента С. В. Меликян и лаборанта С. Асатрян. В качестве объекта исследования была взята краснolistная перилла (*Perilla pampkinensis*). С ранней весны 1942 года в ящиках была заготовлена рассада, а 25.V рассада была пересажена в глиняные 4-вершковыe газоны по одному растению в каждый вазон.

Спустя примерно полтора месяца, 13.VII, все взятые в опыт растения были подвергнуты формовке по методу, ранее разработанному нами [7]: на главном стебле каждого растения срезалась верхушка и удалялись все листья и побеги, кроме двух супротивно расположенных листьев и двух побегов, сидящих в пазухах этих листьев. Левые лист и побег, оставлялись в качестве контроля на длинном естественном дне, а правые лист и побег являлись опытными.

Схема 1-го опыта состояла из следующих вариантов: 1) контроль — лист целиком на длинном естественном дне (Д), 2) лист целиком на искусственном укороченном 9-часовом дне (К), 3) одна продольная половина листа на длинном дне, другая на коротком дне (Д/К) 4) одна половина листа — основание на коротком дне, другая половина листа — верхушка на естественном длинном дне (Д/К), 5) основание на длинном дне, верхушка на коротком дне (К/Д). Каждый вариант был взят в 2-кратной повторности.

Искусственно укороченный 9-часовой день для целиком взятой листовой пластинки и для ее отдельных половинок создавался при помощи матерчатых футляров из темносиней материи, в которые для усиления светонепроницаемости вставлялись еще футляры из плотной темной бумаги. Этими футлярами листья или их отдельные половины покрывались с 5 часов вечера до 8 часов утра следующего дня. Вся схема опыта, кроме контроля на длинном дне, представлена на рис. 1.

Дифференцированное воздействие коротким днем было начато 14.VII и продолжалось до конца августа, когда опыт был закончен. В течение этого времени все вновь образующиеся молодые побеги и листья срезались один раз в 3—5 дней с таким расчетом, чтобы пазушные побеги все время находились только под влиянием своих листьев. Благодаря этому начертанная на рис. 1 схема все время поддерживалась на растениях в живом виде.

В течение опытного периода все контрольные левые побеги (не по-

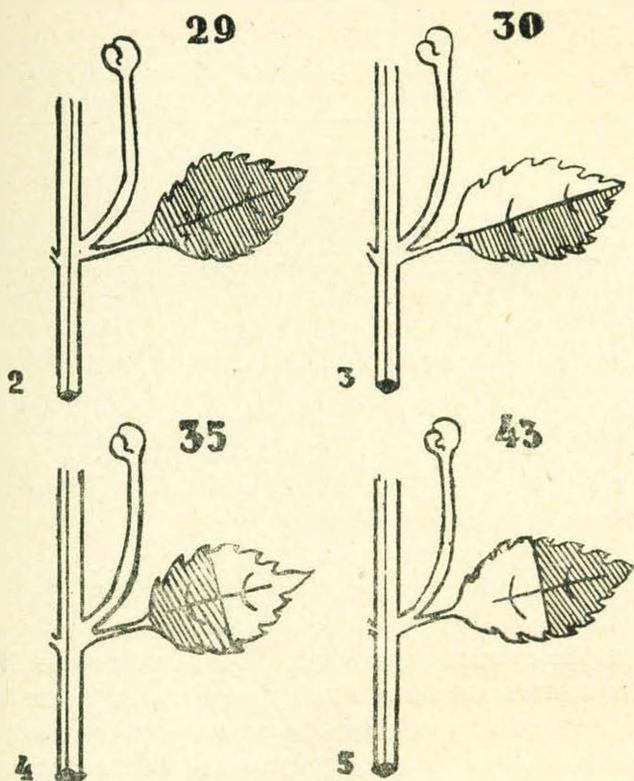


Рис. 1. Схема 1-го опыта: 1. Лист целиком на длинном дне, 2. Лист целиком на коротком дне. 3. Одна продольная половинка на естественном длинном дне, а другая на коротком дне. 4. Одна половинка листа — основание на коротком дне, другая половинка — верхушка на естественном длинном дне. 5. Основание листа на естественном длинном дне, верхушка на коротком дне. Цифры обозначают число дней от начала опыта до бутонизации побега.

казанные на схеме), находившиеся в пазухах листьев, получавших естественный день, оставались в фазе вегетативного роста и к заложению бутонов и цветочных зачатков не перешли. Это показывает, что продолжительность светового дня в июле и августе на широте города Еревана достаточно велика и не вызывает репродуктивного развития у такого короткодневного растения, как перилла. В фазе вегетативного роста оставались и правые контрольные побеги, листья которых находились на естественном дне.

Все же побеги, которые находились в пазухах листьев, целиком или отдельными половинками подвергавшихся действию короткого дня, с течением времени начали бутонизировать и цвести. Сроки бутонизации и цветения побегов в отдельных вариантах опыта представлены в табл. 1; в схеме на рис. 1 приведены цифры, обозначающие число дней от начала опыта до бутонизации побега в каждом варианте.

Данные таблицы показывают, что цветение побегов при покрывании одной из продольных половинок листа (Д/К) наступило почти одновременно с побегами, где листья покрывались целиком (К).

Таблица 1

Развитие побегов периллы в зависимости от воздействия коротким днем на отдельные части листовой пластинки

№ вари-антов	Варианты опыта	Дата бутонизации	Дата цветения	Примечания
1	Контроль, длинный естественный день (Д) . . . . .	нет	нет	По каждому варианту оба растения дали совпадающие данные по темпам развития побегов
2	Короткий 9-часовой день (К) . .	30.VII	12.VIII	
3	Одна продольная половина листа на длинном, другая на коротком дне (Д/К) . . . . .	5.VIII	13.VIII	
4	Основание листа на коротком, верхушка на длинном дне (Д/л) . .	2.VIII	18.VIII	
5	Основание листа на длинном, верхушка на коротком дне (К/Д) . .	12.VIII	26.VIII	

Однако характер появления цветов в первом случае был довольно своеобразный: цветы появлялись в первую очередь на тех побегах 2-го порядка, которые находились на стороне основного побега, соответствующей покрываемой стороне листа; на другой стороне побега 2-го порядка в бутонизации и цветении были задержаны. Это указывает на строго линейный характер передвижения фотопериодического стимула, или точнее продуктов обмена, необходимых для цветения.

В других вариантах цветение наступило позднее, причем здесь наметилось резкое различие между вариантами Д/К и К/Д там, где воздействие коротким днем производилось на основании листовой пластинки, цветение побегов наступило 18.VIII, где же короткому дню подвергалась верхушка листа, цветение началось 26.VIII. Это различие в степени развития побегов показано на рис. 2 и 3, где 16.VIII сфотографированы растения трех наиболее интересных вариантов.

На рис. 2 слева, в варианте Д/К, правый опытный побег цветет; заметен побег 2-го порядка, наиболее интенсивно цветущий с той стороны побега, которой соответствует прикрываемая продольная половина листа; в середине, в варианте Д/К правый побег цветет; на растении справа в варианте К/Д опытный побег не цветет, а лишь приступил к бутонизации. На рис. 3 представлены два опытных варианта справа из рис. 2 в увеличенном виде.

Цифровые данные таблицы, а также представленные фотоснимки весьма отчетливо демонстрируют неравноценность отдельных частей — половинок пластинки — в восприятии фотопериодического воздействия.

Встает вопрос, чем обуславливается эта неравноценность? Здесь можно было бы сделать два предположения: первое, — что ткани различных участков — половинок листа — имеют специфические черты в процессе восприятия фотопериодического воздействия, и, второе, — что установлен-



Рис. 2. Развитие побегов периллы в зависимости от воздействия коротким днем на отдельные половинки листа. Растение слева, на коротком дне продольная половина листа — побег цветет; в середине, на коротком дне основание листа — побег цветет; справа, на коротком дне верхушка листа — побег вегетирует. Левые побеги и листья находились на естественном длинном дне (фото 16.VIII. 1942).

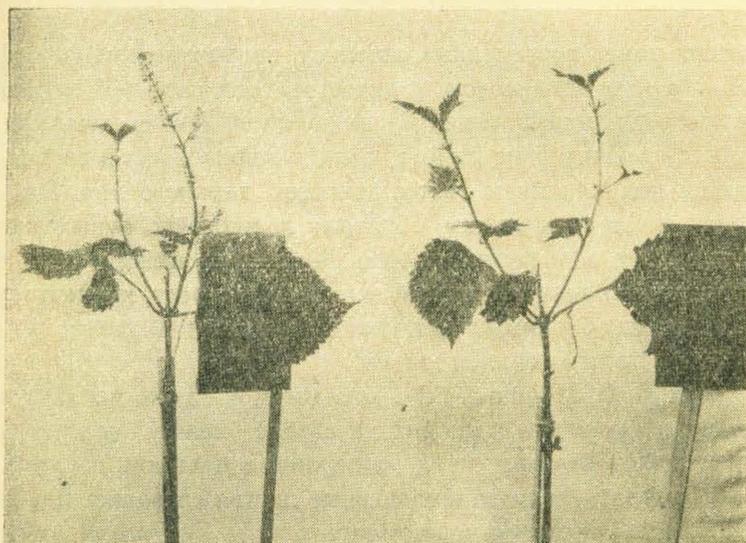


Рис. 3. Развитие побегов периллы в зависимости от воздействия коротким днем на отдельные половинки листа. Растение слева, на коротком дне основание листа — побег цветет; справа, на коротком дне верхушка листа — побег вегетирует. Левые побеги и листья на растениях находились на естественном длинном дне (фото 16.VIII 1942).

ное различие заключается не в той или иной способности отдельных частей листа к восприятию смены дня и ночи, а в разных условиях передачи фотопериодического стимула в побег, в пространственном расположении этих частей. Ближайший анализ показывает, что более правильным является второе предположение.

Если бы верхушечная половина обладала слабой способностью восприятия сравнительно с основанием, то в случае, когда продольная половина подвергалась воздействию короткого дня, трудно было бы ожидать столь быстрого воздействия на пазушный побег. вряд ли в этом случае его цветение началось бы почти одновременно с цветением побега, у которого лист целиком подвергался действию короткого дня.

С другой стороны, условия передачи фотопериодического стимула в побег от основания и от верхушечной половины далеко неравны: в первом случае возникающие под влиянием короткого дня продукты обмена, необходимые для цветения, непосредственно передвигаются в черешок и пазушный побег, во втором случае продукты обмена, необходимые для цветения, вначале движутся по тканям основания листа, находящегося под влиянием естественного длинного дня, а затем уже попадают в черешок и побег. Таким образом, пластические вещества, вырабатываемые в основании листа на длинном дне, попадают в побег раньше, чем продукты обмена, образующиеся в верхушке на коротком дне. Это, повидимому, и является причиной задержки в цветении побегов в варианте Д/К сравнительно с К/Д.

В наших ранее проведенных опытах с прививками периллы [6] было показано, что при одинаковом количестве продуктов обмена, необходимых для цветения, поступающих в привой, их эффект сказывается на развитии побегов значительно слабее, если на привое оставляются листья, находящиеся под влиянием естественного длинного дня. Это явление объяснялось нами следующим образом: в многочисленных листьях на длинном дне идет накопление больших количеств пластических веществ, благодаря чему усиливается общий вегетативный рост, концентрация продуктов обмена, необходимых для цветения, падает и эффект их влияния на точки роста побегов снижается.

В опытах Б. С. Мошкова [2] с хризантемой также наблюдалось, что при наличии листьев длинного дня на стебле между короткодневными листьями и побегами наступала задержка в цветении побегов; эта задержка устранялась, если длиннодневные листья срезались или содержались в футлярах в непрерывной темноте.

Приведенные в настоящей статье экспериментальные данные, указывая на неравноценность отдельных частей — половинки листа при фотопериодической реакции, дают нам, вместе с тем, новый метод к распознаванию тех сложных и крайне важных соотношений, которые возникают в листе под влиянием короткого и длинного дня. Своеобразием этого метода является возможность, пользуясь дифференцированным световым режимом и темнотой, создавать различные направления физиологических процессов в отдельных участках ткани одного и того же листа.

Одновременно с описанными вариантами 1-го опыта по той же схеме с 16.VII был поставлен дополнительно еще 2-й опыт из четырех вариантов: 1) контроль — лист целиком на длинном дне (Д); 2) контроль — лист целиком на коротком 9-часовом дне, 16.VII—31.VIII (К), 3) лист первые пять дней в непрерывной темноте, 16—22.VII, а затем на коротком дне (Т+К), 4) верхушечная половина листа все время в непрерывной темноте, а основание на естественном длинном дне, 16.VII—31.VIII, Т/Д. Схема 2-го опыта представлена на рис. 4.

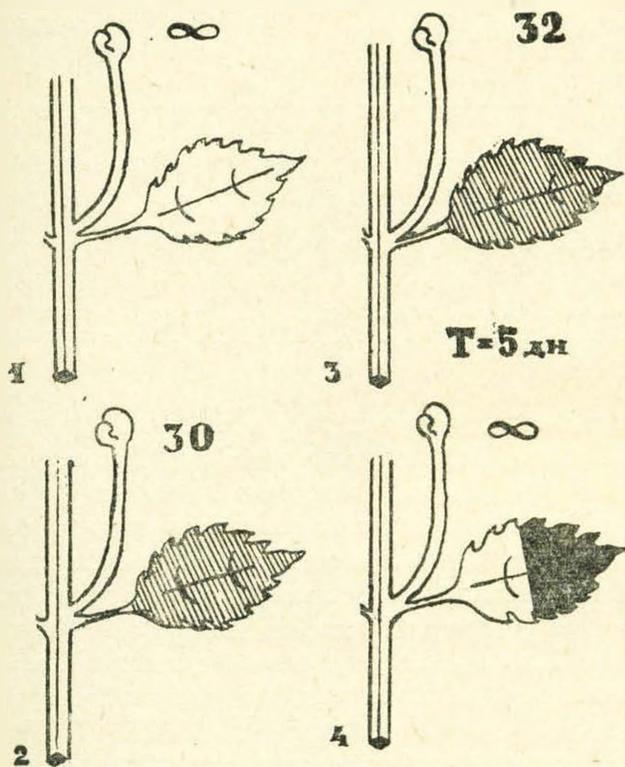


Рис. 4. Схема 2-го опыта. 1. Контроль, лист целиком на естественном дне. 2. Лист целиком на коротком дне. 3. Лист целиком первые 5 дней в непрерывной темноте, затем на коротком дне. 4. Основание листа на длинном дне, верхушка в непрерывной темноте. Цифры обозначают число дней от начала опыта до бутонизации побега.

Третий вариант был поставлен в развитии того ранее проведенного нами [8] опыта с периллой, где было показано, что после выдерживания растений в непрерывной темноте эффект влияния короткого дня ускоряется. Четвертый же вариант имел целью показать, что для развития растений имеет значение смена света и темноты во времени, а не в пространстве; точнее, что в случае короткодневного растения важна последовательная смена за коротким периодом света длинного периода темноты для всей поверхности листа, и это действие не может быть заменено дей-

ствием длинного периода света на одну половину листа и непрерывной темноты на другую половину.

Результаты по этим трем вариантам опыта приводятся в таблице 2 и на рис. 4.

Таблица 2

Развитие побегов в зависимости от влияния непрерывной темноты на листовую пластинку

№№ вариантов	Варианты опыта	Дата бутонизации	Дата цветения
1	Контроль, длинный день (Д) . . . . .	нет	нет
2	Контроль, короткий 9-часовой день (К) . . .	1.VIII	15.VIII
3	Пять дней темноты + короткий 9-часовой день (Т+К) . . . . .	3.VIII	17.VIII
4	Основание листа на естественном дне, верхушка в темноте (Т/Д) . . . . .	нет	нет

Из таблицы видно, что выдерживание листа в темноте в течение 5 дней вызывает задержку в цветении не на 5 дней, а лишь на 2 дня сравнительно с контролем короткого дня. Если бы влияние коротким днем на листья в 2-м и 3-м вариантах начинать в один срок, то ясно видно, что предварительное выдерживание в темноте создает сравнительно с выдерживанием на естественном дне такие внутренние условия, при которых в последующем требуется более сокращенный срок действия короткими фотопериодами. Подобные же результаты были получены в параллельно проводимом опыте, где растения периллы целиком подвергались воздействию непрерывной темноты в течение 5 дней (22—27.VII), а затем выставлялись на короткий 9-часовой день, и в этом случае отстали в цветении от растений, выставленных на короткий день сразу 22.VII, только на 3 дня: первые зацвели 14.VIII и вторые 17.VIII. Пять дней непрерывной темноты, данные вначале, заменили действие двух или трех коротких фотопериодов.

В иных вариациях целиком подтверждается ранее установленный нами факт стимулирующего действия непрерывной темноты на процессы развития растений [8].

В четвертом варианте бутонизации и цветения побегов не наступило вовсе. Это указывает на то, что образование в листе продуктов обмена, необходимых для цветения, происходит лишь в том случае, если одни и те же клетки листа подвергаются влиянию смены света и темноты; если же клетки одной половины листа получают свет, а другой половины — темноту, то образование продуктов обмена, необходимых для цветения не наступает. Факт, являющийся еще одним из доказательств того основного

положения, что в фотопериодической реакции растений влияет не количество света и количество темноты, а периодичность и смена этих факторов.

В схеме на рис. 4 представлены цифры, обозначающие число дней от начала опыта до бутонизации побега; знак  $\infty$  указывает, что бутонизации не было.

Таким образом, результаты 2-го опыта указывают на невозможность в фотопериодической реакции пространственного разделения света и темноты, а вместе с тем дают основания к выводу о возможном комбинировании периодов непрерывной темноты и коротких фотопериодов без задержки процессов образования продуктов обмена, необходимых для цветения, а следовательно, развития побегов у короткодневных растений.

В целом экспериментальные данные, приведенные в настоящей статье, позволяют сделать следующие выводы:

1. В процессе фотопериодической реакции нижняя и верхняя половины листа (основание и верхушка) далеко не равноценны. Воздействие коротким днем на основание листа короткодневного растения — периллы вызывает зацветание пазушного побега значительно быстрее, чем воздействие на верхнюю половину такого же листа. Эта неравноценность обусловливается не различной способностью тканей различных участков к восприятию фотопериодического воздействия, а условиями передвижения фотопериодического стимула, или, точнее, продуктов обмена, необходимых для цветения. В случае действия на основание листа, возникающие продукты обмена, необходимые для цветения, непосредственно оттекают в черешок и побег; в случае действия на верхушку, возникающие продукты обмена, необходимые для цветения, попадают в побег позднее чем пластические вещества, вырабатываемые в основании листа, который находится в условиях естественного длинного дня, в результате чего происходит задержка в цветении побега.

2. Выдерживание листьев короткодневного вида периллы в непрерывной темноте создает более благоприятные условия для образования в дальнейшем продуктов обмена, необходимых для цветения, под влиянием коротких фотопериодов, чем пребывание листьев на естественном длинном дне.

Это дает возможность для комбинированного действия периодов темноты и коротких фотопериодов с целью получения ускоренного цветения короткодневных растений.

При пространственном разделении темноты и коротких фотопериодов, т. е. при разделении воздействия этими факторами на разные участки — половины одного и того же листа, образования продуктов обмена, необходимых для цветения и репродуктивного развития, соответствующих побегов не наступает.

3. Дифференцированное воздействие фотопериодами различной длины и темнотой на отдельные участки одного и того же листа является рациональным методом распознавания тех процессов, которые возникают в листьях под влиянием длинного и короткого дня.



համար անհրաժեշտ նյութափոխանակման արդյունքների տեղաշարժման պայմաններով:

Երբ տերևի հիմքն է ենթարկվում ֆոտոսպերիոդիկ ներգործության, այդ դեպքում ծաղկման համար առաջացած անհրաժեշտ նյութափոխանակման արդյունքները, հոսում են դեպի տերևակոթունը և ընձյուղը, իսկ տերևի դադաթը ֆոտոսպերիոդիկ ներգործության ենթարկելու դեպքում, ծաղկման համար անհրաժեշտ նյութերը ընձյուղի մեջ մտնում են ավելի ուշ, քան երկար օրվա պայմաններում դտնվող տերևի հիմքում առաջացած պլաստիկ նյութերը, որի հետևանքով և ուշանում է ընձյուղի ծաղկումը:

2. Երբ տերևները պահվում են անընդհատ մթության մեջ, ստեղծվում են հետադաշում ավելի նպաստավոր պայմաններ, կարճ ֆոտոսպերիոդների ազդեցության տակ, ծաղկման համար անհրաժեշտ նյութափոխանակման արդյունքներն առաջացման տեսակետից, քան այն դեպքում, երբ տերևները պահվում են ընական երկար օրվա պայմաններում: Այդ ննարավոր է դարձնում մթության և կարճ ֆոտոսպերիոդների համակցված ներգործությունը՝ կարճ օրվա պայմաններում ծաղկումն արագացնելու:

Մթության և կարճ ֆոտոսպերիոդների տարածական բաժանման դեպքում, այսինքն այդ գործոններով միևնույն տերևի տարրեր մասերի կեսերի վրա առանձին ներգործելու պայմաններում, ծաղկման և համապատասխան ընձյուղների սեպրոդուկտով զարգացման համար անհրաժեշտ նյութափոխանակման արդյունքները չեն գոյանում:

3. Միևնույն տերևի տարրեր մասերի վրա տարրեր ֆոտոսպերիոդիկ տեղումնայն և մթության ներգործումը հանդիսանում է ռադիոնալ մեթոդ այն պրոցեսների ճանաչման համար, որոնք ծագում են տերևներում երկար և կարճ օրվա ազդեցության տակ: