

А. Е. Кожин

Вопросы изучения стадийности развития многолетних растений

„Гипотезы неизбежны в начальной стадии развития каждой научной проблемы. Полное элиминирование их в большинстве случаев означает отказ от плана в работе, от законного права всякого исследователя искать истину не на путях слепой эмпирии, а на основе определенных, созданных творческой мыслью теоретических предположений“ (Холодный, 1936).

В самой начальной стадии изучения находится и интересующая нас проблема стадийности в развитии растений и особенно наименее изученная ее область—стадийное развитие многолетнего растения. Поэтому и здесь в самом подходе к теме исследования, необходимы и неизбежны предварительные теоретические соображения, чтобы направить исследовательскую мысль на самые важные моменты исследования, а в отношении многолетних растений прежде всего на уяснение специфики их стадийного развития, по сравнению с однолетними.

Работы по изучению стадийного развития многолетнего растения, а именно, по стадийности многолетних трав, кончавшиеся в большинстве случаев в первый же год исследования, а также по влиянию фотопериодизма на древесные растения, не внесли ничего нового в теорию стадийного развития. Они не дали также ничего существенно нового и для понимания специфики развития самих многолетних растений, т. к. производились в подавляющем большинстве случаев без учета этой специфики. Процесс развития многолетнего растения и его особенностей, по сравнению с однолетними, не затрагивался в большинстве произведенных работ, и выводы по теории стадийности развития с однолетних в них целиком переносились на все поликарпические растения.

Большинство этих работ в сущности и не ставило задачи изучения развития многолетнего растения, а преследовало цели преимущественно прикладного характера. Так, Мальчевский (1936) изучал культуру древесных пород на искусственных источниках света. Мороз (1938) работал над вопросами использования фотопериодизма при индивидуальных укрытиях цитрусовых. Мошков (1930, 1932, 1935, 1939) посвятил свои работы с многолетними растениями также чисто практическим задачам, главным образом, влиянию фотопериодизма на их морозоустойчивость и засухоустойчивость. Чайлахян и Азбукин (1938) и Щепотьев (1939) изучали влияние светового режима на

рост многолетних растений. К последнего рода работам относится и исследование Kramer (1931). Исследователи, работавшие с многолетними травами, в большинстве случаев, как указывалось выше, ограничивались опытами одного года. Сюда относятся работы Крячкова (1936), Кудрявцева (1937), Лубенца (1937), В. Павленко (1936), Чепиковой (1935). Иногда и тут становились задачи прикладного значения, например, в работе Е. Павленко (1938) по ускорению селекционного процесса у красного клевера.

Наиболее значительными особенностями развития многолетнего растения, по сравнению с однолетним, являются: 1) неотмирание после плодоношения и 2) отодвигание периода первого цветения и плодоношения на несколько лет (иногда на 20 и более) от развития из семени. Последняя особенность характеризует преимущественно древесные и кустарниковые растения.

Остановимся на первой из этих особенностей. С физиологической стороны возобновление вегетативного роста растений зависит от наличия меристематической ткани, остающейся у поликарпиков в различных точках стебля и после цветения и плодоношения. Наоборот, у растений монокарпических, в большинстве травянистых, после плодоношения обычно отмирающих, меристема всего стебля является к концу вегетации полностью дифференцированной на флоэму и ксилему, и активность камбия у них поэтому пропадает совершенно (Wilton, 1938). Различие это не абсолютно и, как показывают многочисленные наблюдения и исследования, ход развития травянистых монокарпиков может быть в значительной степени изменен внешними условиями, и отмирание их может быть задержано. Это особенно хорошо видно из опытов Клебса (1905). В своих экспериментах с *Ajuga* Клебс приходит к следующему заключению: „Наблюдаемый в природе ход развития у *Ajuga*, заключающийся в последовательном появлении плетей, розетки и соцветия, только частный случай, соответствующий обыкновенным условиям, встречающимся в природе. Другому сочетанию внешних условий соответствует и другой ход развития. Любая отдельная стадия может быть исключена, некоторые стадии могут быть неопределенно продолжены“.

Эксперименты Гарнера и Алларда (Garner a Allard, 1920, 1923) и особенно Шаффнера (Schaffner, 1926) с коноплей также очень наглядно показали, что отмирание монокарпиков, в обычных условиях наступающее вслед за первым плодоношением, может быть задержано, например, изменением фотопериода; в этом случае типичный монокарпик может дать 2—3 плодоношения и прожить соответственно значительно дольше. У нас такие же результаты были получены Ботвиновским (1934, 1938) и Чайлахяном (1937) с *Perilla osimoides* и Вальтером (Любименко, 1933) и Вакулиным (1937) с коноплей.

Из всех этих и других опытов и наблюдений можно сделать заключение, что отмирание монокарпического растения после первого плодоношения не обязательное для него явление и может быть

предотвращено, если путем воздействия измененными внешними условиями заставить пойти в рост спящие почки, обычно умирающие вместе со стеблем. Тогда побеги, выросшие из спящих почек, поставленные в условия необходимой для их развития смены внешних воздействий, дадут новое цветение и плодоношение, и растение тем самым проявит черты поликарпика.

Изменение ритма и порядка смены внешних условий существования растений, как показали дальнейшие опыты и наблюдения, могут вызвать не только пробуждение спящих почек, но и изменить направленность уже начавшейся дифференцировки точки роста и превратить плодовой побег в вегетативный и обратно, что также может повлиять на вегетационный тип растения. Об этом говорят, например, работы Еременко (1938) с пшеницей, Шульца (1939) со злаками, Hard Karger (1933) с пшеницей, Borthwick и Parker (1938) с соей *Viloxi*, а также наблюдения Потапенко и Захаровой (1940) над плодовыми растениями и Tukey (1938) над яблоней.

Интересный факт влияния прививки на вегетационный тип подвойного растения приводит Попеско (1940). Им был привит многолетний *Desmodium canadense* на однолетний *Phaseolus vulgaris*. Подвой *Phaseolus* цвел и плодоносил. Осенью были срезаны стебли как привоя, так и подвоя, и корни в горшках были помещены в холодную оранжерею. Весною почки появились в узлах листьев и на корнях. Корни однолетнего *Phaseolus* стали стержневыми и многолетними и просуществовали в течение десяти лет. Случаи изменения вегетационного типа привоя под влиянием подвоя также неоднократно наблюдались. Например, однолетняя *Modiola caroliniana*, привитая на многолетний *Abutilon Thomsoni*, прожила около трех с половиной лет (Lindemut, 1901, цитирую по Коршельт, 1925).

Таким образом, растения проявляют большую лабильность в отношении типа по вегетации, и установившиеся типы монокарпиков и поликарпиков, таящие в себе все возможности переходов от одних к другим, нужно рассматривать как условные и выработавшиеся отбором в разных экологических (географических) условиях обитания.

Необходимо отметить еще следующее отличие монокарпиков от поликарпиков. Подавляющее большинство монокарпиков травянистые растения, наоборот, поликарпики также в огромном большинстве древесные. В отношении покрытосеменных, являющихся главным объектом физиологического изучения, большинство ботаников сходится на мнении, что у них древесный тип филогенетически предшествовал травянистому. Гетчинсон (Hutchinson, 1926), принимая в основном взгляд о примитивности древесного типа у покрытосеменных, совершенно основательно, с нашей точки зрения, допускает возможность происхождения некоторых современных групп древесных растений от травянистых. Он считает, что в эволюции покрытосеменных рано обособились два направления. В одном, ведущем свое начало от магнолиевых (*Magnoliales*), преобладают древесные фор-

мы, в другом, исходным типом которого являются лютиковые (*Ranales*), преобладают травянистые. С этой точки зрения, в пределах покрытосеменных можно представить себе возможность эволюционного изменения типа вегетации, а с нею и монокарпичности и поликарпичности, как в том, так и в другом направлении.

Если эволюцию от деревьев к травам можно рассматривать как фиксацию ювенильной фазы дерева, считать, что „весь процесс редукции от древесного типа к травянистому сводится по существу к постепенной фиксации „травянистых“ структур древесного стебля“ (Тахтаджян, 1943), то обратный процесс перехода от травянистости к древесному типу можно представлять как результат отбора в сторону усиления камбиальной активности, усиленного образования вторичной древесины и последующих годичных колец. Этот процесс в современную эпоху особенно легко осуществим для вторично-травянистых форм, анатомия стебля которых показывает, что часто нижняя часть их стебля похожа по структуре на стебель древесных растений, и в ней наблюдается большая активность камбия, чем в других частях стебля. Травянистые поликарпики также отличаются одревеснением перезимовывающих частей растения. Из всего этого ясна потенциальная способность растительного организма перейти под влиянием отбора в известных условиях экологии от одного типа роста и вегетации к другому в том и другом направлении.

Вторым основным отличием древесных поликарпиков является отодвигание периода первого цветения и плодоношения иногда на много лет от развития растения из семени. Из сопоставления типов поликарпиков можно сделать заключение, что отодвигание на несколько лет первого цветения у них коррелятивно связано с одревеснением стебля. Можно представить себе, что эти две особенности развились параллельно, и что отодвигание цветения на несколько лет от появления всходов и явилось эволюционной основой возможности для растения выработать многолетний древесный тип. Цветение и плодоношение в первый год жизни растения, как мы видели, приводит или к полной потери камбиальной активности стебля и отмиранию его, как у однолетников, или к почти полной, как у травянистых многолетников, большая часть надземных частей которых также ежегодно отмирает.

Этот период в развитии древесного поликарпика, протекающий от всхода до первого цветения и плодоношения, обратил на себя, между прочим, особенное внимание Мичурина своей неустойчивостью, вследствие которой растение в этот период особенно хорошо способно приспособляться в новой для него среде. Некоторые авторы, например, Скрипчинский (1940), склонны считать этот период „ювенильной стадией развития“ поликарпика, беря ее к тому же в той продолжительности, в которой она фигурирует у Мичурина. Мичурин рассматривал этот период глазами селекционера и считал, что он продолжается в отношении интересующего его постепенного при-

обретения растением устойчивости в признаках также и в первые 2—5 лет плодоношения растения. С точки зрения физиолога, ювенильный период поликарпика должен заканчиваться, конечно, вместе с первым цветением.

Для целей растениеводства практически важным вопросом является часто ускорение цветения и плодоношения древесных сеянцев. В этом особенно заинтересованы плодовод и селекционер. Здесь, следовательно, идет вопрос об укорочении ювенильного периода в развитии сеянцев или о полном снятии его.

Попытку дать биологически обоснованный метод укорочения ювенильного периода многолетних растений мы находим у Я. Потапенко (Потапенко, 1936, 1939, 1940; Потапенко и Захарова, 1938, 1940). Этот исследователь не обсуждает вопроса о физиологической сущности ювенильного периода. Его интересует лишь возможность ускорения плодоношения позднозацветающих плодовых деревьев. Он стоит на той точке зрения, что „ускорение плодоношения должно получиться не за счет плодоношения на ранних стадиях развития, а за счет более быстрого перевода растения из „юношеского“ состояния в состояние плодоношения, за счет более быстрого формирования количественных и качественных показателей более высшей стадии развития сеянцев“. Метод ускорения цветения и плодоношения сеянцев плодовых растений Потапенко, говоря его словами, заключается в следующем: „чтобы ускорить развитие и плодоношение сеянцев, необходимо познать их биологическую приспособленность к условиям развития, выработавшуюся в результате исторически действовавшего отбора, и создать для сеянцев условия наиболее быстрого развития. Если сеянцы плодовых, например, яблони, вступают в пору плодоношения не раньше, чем на шестой год, то требуется найти условия, при которых необходимые качественные изменения в организме растения, способствующие его переходу из юношеского состояния в состояние плодоношения, завершились бы в календарно более короткие сроки... Для ускорения развития мы даем растению необходимое количество циклов развития, которое соответствует такому же количеству лет, но календарно в более короткие сроки“. Автор совершенно правильно считает, что „проблема ускорения плодоношения сеянцев плодовых может решаться двумя путями:

- 1) установлением требований растения к условиям развития и созданием таких условий, которые будут способствовать более быстрому переходу сеянцев из „юношеского“ состояния в состояние плодоношения, и

- 2) изменением самой природы растения в сторону более раннего вступления сеянцев в пору плодоношения путем создания соответствующих условий—температурных, световых, почвенного питания, влияния менторов и применением систематического отбора“.

В своем методе ускорения цветения автор пошел по первому пу-

ти. Путь этот, конечно, логически совершенно естественен и правилен, но вместе с тем он не дает ни познания физиологической сущности ювенильного периода древесного растения, а, следовательно, и возможности изменить развитие в сторону укорочения или полного снятия его, ни серьезных практических возможностей применения в полевых условиях к посадкам поздно зацветающих растений.

Для ускорения цветения делались многочисленные прививки сеянцев древесных растений на плодоносящие экземпляры. Незначительное ускорение цветения, наблюдавшееся в некоторых случаях, различно толкуется и до сих пор служит предметом оживленных дискуссии в плодоводстве. Результат таких прививок для ускорения цветения чрезвычайно мал. В этих прививках, правда, не обрывались листья привитых сеянцев и этим не соблюдалось основное условие взаимодействия системы „лист—точка роста“, как это требуется гормональной теорией цветения. Нам известен только один случай, где было, несомненно, соблюдено это условие, именно, в опыте Константинова с прививкой многолетнего древовидного перуанского хлопчатника на однолетний (Константинов, 1945). Многолетний хлопчатник в этих условиях зацвел в первый же год. В этом эксперименте можно видеть лишь подтверждение гормональной теории цветения, но не решение, конечно, вопроса о снятии этим способом ювенильного периода древесного многолетника. Это последнее было бы только в том случае, если бы оказалось, что в подобных прививках привитые сеянцы продолжали давать цветение и в последующие годы уже без обрывания листьев. А если обрывание листьев обязательно, что, несомненно, так и должно быть, то практически ведь невозможно было бы в полевых условиях обрывать листья привоев на целых плантациях. Иными словами, способом прививки, очевидно, нельзя достигнуть снятия ювенильного периода, т. е. изменения в этом отношении самой природы древесного растения. Получающееся при этом незначительное сокращение ювенильного периода сеянцев нужно объяснить влиянием самой операции прививки на метаболизм привитого сеянца, вызывающим некоторое ускорение его развития. Большая часть методов ускорения цветения, практикуемых в садоводстве, основывается именно на воздействии различными способами на метаболизм растения. Сюда относится кольцевание, подрезка корней, регулирование минерального питания и почвенной влаги, прививка на слаборослые подвои и пр.

Опыты по яровизации семян древесных растений, например, древовидных хлопчатников (Константинов, 1936), *Fejoa Selloviana* и *Poncirus trifoliata* (Миримаян, 1939) не дали в отношении ускорения цветения никаких существенных результатов. На воздействие фото-периодом для целей ускорения цветения сеянцы древесных многолетников также не отзываются. Из всего этого можно заключить, что не в особенностях температурной и световой стадии развития древесных многолетников нужно искать причину существования у

них ювенильного периода, а, скорее, в каких то других специфических особенностях их развития. Для этих растений дело не в наличии, отсутствии или несоответствии для них внешних условий развития, а в неспособности их реагировать до известного времени на эти условия, чтобы пройти соответствующие стадии развития.

Предположение о необходимости для растения пройти какие-то биохимические превращения для того, чтобы получить способность реагировать на те или иные воздействия факторов внешней среды, Мошковым (1939) связывается с возрастом растения. Работы по фотопериодизму многолетних и однолетних растений привели этого автора к следующему заключению: "... фотопериодические исследования особенно ярко отмечают возрастные этапы растений, прохождение которых обязательно для их полового созревания... онтогения, вероятно, связанная с определенным возрастным состоянием растения, имеет решающее значение для быстроты их реакций развитием на оптимальные фотопериодические условия. Возрастное состояние растительных особей для их фотопериодического эффекта теряет свое значение только после прохождения ими необходимых этапов или этапа онтогения, позволяющего им приступить к немедленному использованию фотопериодических условий для дальнейшего развития, приводящего в конечном итоге к плодоношению". Эта цитата показывает, что автор под возрастом растения подразумевает не просто календарный возраст, а, так сказать, возраст биохимический, тесно связанный с его стадийным развитием. Поэтому нельзя согласиться с мнением Мороза (1940), который в своей работе о влиянии пониженных температур на рост и развитие яблони и сирени, критикуя Мошкова, говорит: „объяснять наступление плодоношения у растения его возрастом—это значит признать невозможным вообще ускорение плодоношения у сеянцев до определенного возраста, что безусловно неверно, т. к. известны случаи преждевременного цветения и даже плодоношения многих древесных и плодовых растений". Ведь половое созревание и у животных, вообще, коррелятивно связанное с возрастом, наступает иногда в детском возрасте при нарушении последовательности в развитии и функционировании желез внутренней секреции, как мы видим это в случаях неотении. При нормальном же развитии, т. е. при нормальной последовательности стадии развития, пол должен быть связан с возрастом одинаково как животного, так и растения, только возраст животного определяется стадией развития его внутрисекреторного аппарата, а возраст растения, развитие которого тесно связано с факторами внешней среды, стадией реакции на эти внешние факторы. Из этого следует, что возрастные стадии могут быть сдвинуты и не всегда связаны с календарным возрастом организма.

Итак, вероятнее всего сделать предположение о задержке протекания у многолетников каких-то внутренних биохимических процессов, делающей их до известного времени неспособными, несмотря

на предоставленные им для этого внешние условия, ответить ускорением темпа развития на температурные и световые воздействия и пройти при этом соответствующие стадии развития. Какие физиологические причины могут лежать в основе этого явления? Рассмотрим некоторые соображения, возникающие в связи с этими вопросами.

Можно видеть известную аналогию в явлении задержки цветения сеянцев многолетнего растения с тем явлением, что в кроне плодоносящего многолетнего растения не все точки роста развиваются в цветочные почки, а значительная часть их остается ростовыми. В основе сходства этих явлений можно предполагать сходство процессов, протекающих в протоплазме клеток меристемы ростовых почек в кроне и у сеянцев, отличающихся от процессов, протекающих в точках роста, дающих цветочные почки. Причина этих отличий, вероятно, заключается в различии условий развития ростовых и цветочных почек. При изменении условий развития, например, в случае гибели цветков от поздних весенних заморозков, растение, оправившись, обычно снова зацветает, и цветки формируются в этом случае на верхушках ростовых побегов. При искусственном удалении всех бутонов цветки также появляются на верхушках ростовых побегов. Наоборот, если после окончания цветения, в середине лета, обрезкой кроны стимулировать развитие почек, заложенных для следующего года, то все почки, как ростовые, так и морфологически-плодовые (например у груши, Потапенко, 1940), развиваются как ростовые. Все эти явления должны зависеть в значительной степени от различий в метаболизме при развитии в иное время, в иных условиях. Стимулирующие же развитие гормоны не специфичны в своем действии, и физиологическое действие их зависит от условий среды и от состояния реагирующих на них тканей и органов.

В отношении влияния условий развития на ускорение наступления цветения или задержку его интересны, между прочим, наблюдения финского фитосоколога Линкола (Linkola, 1936; цитирую по Ильинскому, 1939). Он установил, что устранение конкуренции других луговых растений укорачивает продолжительность ювенильного периода у лютика едкого с пяти до одного года, а у купальницы с восьми до двух лет. Тут, несомненно, мы имеем дело также с изменением целого комплекса внешних условий развития, повлиявшим на метаболизм растений. Аналогичным влиянием условий развития надо объяснить и тот хорошо известный факт, что агаве на ее родине, в Мексике, требуется для достижения цветения около 10 лет, тогда как в неблагоприятных для нее европейских условиях она часто зацветает лишь в 40—50 лет.

Можно видеть зависимость тех или иных процессов развития и от скорости роста метамеров растения, несущих почки. Зоологи Лилли и Джун показали, что в расцветке птиц различия определяются различными скоростями роста разных частей тела и отдельных

перьев. Существует, следовательно, определенное соотношение между скоростью роста и порогом реакции пигментообразующих агентов, причем перья с более медленным ростом реагируют на более низкую концентрацию гормонов. Рисунок крыльев бабочек обуславливается, по Гольдшмидту, также в значительной мере местными изменениями в скорости роста крыльев. Возможно, что такое же соотношение существует и у растения между скоростью роста и процессами развития. Ведь известно, что усиление роста под влиянием обильного питания и влаги задерживает цветение, а уменьшение питания и влаги, задерживая рост, ускоряет цветение. Это мы видим на примере эфемеров, при засухе и вообще в условиях иной экологии. Вспоминаются тут и медленно растущие „плодушки“, несущие цветки в кроне плодовых растений. Нельзя ли искать в этих идеях физиологического объяснения существования ювенильного периода, характеризующегося интенсивным ростом, у многолетних поликарпиков и монокарпиков? Многолетние карликовые формы также часто отличаются исключительно ранним цветением. С точки зрения этих же идей можно рассматривать и закономерность, подмеченную Кренке (1940), лежащую в основе его метода определения скороплодности сортов яблони по однолеткам. Кренке подметил, что у наиболее скороплодных сортов однолетки будут обладать более короткими междуузлиями. Это можно видеть и на побегах в кроне дерева: плодушки с короткими междуузлиями дадут цветение, ростовые же побеги будут отличаться, наоборот, длинными междуузлиями. В этом отношении вообще развитие почек данного года в кроне многолетнего растения, видимо, происходит на основе тех же закономерностей, что и развитие этих растений из семян. Годичный прирост дерева в этом отношении можно рассматривать поэтому аналогичным однолеткам этого растения.

В связи со всем этим интересно отметить, что, по данным биохимиков, у карликовых растений активность пероксидазы и каталазы настолько повышена, что гормон роста в этих условиях разрушается и не может накопиться в достаточном количестве (Overbeek, 1935). Таким образом, процессы, связанные с быстрым или медленным ростом растения, оказываются теснейшим образом связанными с его ферментной системой, что открывает возможность искать пути воздействия на растение через эту систему.

Исходя из всех разобранных выше соображений, можно прийти к следующим выводам.

Ювенильный период древесных многолетников нельзя рассматривать как стадию развития в смысле классической теории стадийного развития растений. Наиболее вероятно, что это только задержка стадийного развития, аналогичная „этапу экологического созревания семени“, являющемуся приспособлением к соответствующим экологическим условиям. Ювенильный период древесного многолетника является, несомненно, также приспособительным признаком и

создан отбором. Он находится в ясной корреляции с одревеснением и, возможно, связан с ним более глубоко физиологически и анатомически. Развитие этого признака у примитивных наземных растений шло, несомненно, вместе с их одревеснением, и обе эти особенности привели в свою очередь, к многолетности и поликарпичности. При постепенном переселении древесной субтропической растительности в область умеренного климата, а затем и в более холодные области, отбор выработал современных травянистых поликарпиков и, наконец, травянистых монокарпиков. Так можно представлять себе наиболее вероятный путь создания современного разнообразия растений по типу вегетации.

Если считать, что травянистая растительность, преимущественно однолетняя, произошла от древесной при переселении ее на север, то значит сама природа проделала снятие ювенильного периода у исходных древесных форм, и хотя коррелятивная связь между типом вегетации и древесностью или травянистостью, несомненно, существует, но она не обязательна, на что указывают, например, каштан Бербенка и ювенильные формы плодовых, остающиеся древесными растениями. С этой точки зрения, задача выведения цветущей в первый год яблони и других плодовых, которую ставили у нас некоторые растениеводы (Державин, 1937), не обязательно должна решаться на основе выведения травянистых форм этих растений с ежегодной их уборкой как однолетников. Более целесообразно, с нашей точки зрения, выведение ювенильных древесных форм с продукцией плодов в течение хотя и небольшого, но все-таки ряда лет.

Физиологическая природа ювенильного периода, как и вообще всякого другого биологического явления, сложна, и явление это в онтогенезе растения слагается, несомненно, из ряда звеньев развития. Поэтому и исследование этого явления должно быть направлено на отдельные звенья этого процесса на основе различных теоретических предположений о них и рабочих гипотез.

В работе по изучению развития древесного поликарпика нужно рассматривать отдельно, с одной стороны, онтогенез всего растения в целом, начинающийся прорастанием семени и заканчивающийся вместе с гибелью растения, и, с другой стороны, многократно повторяющиеся морфогенезы отдельных метамеров его кроны (побегов). И хотя отдельные метамеры дерева нельзя, конечно, считать независимыми в своем развитии и лишь механически связанными с общим стволом, но вместе с тем весь годичный прирост дерева с его цветением и плодоношением, травянистые части которого в умеренном поясе земли ежегодно отмирают, можно рассматривать как однолетний цикл развития ежегодного вегетативного потомства многолетнего растения, процессы стадийного развития в этом цикле, видимо, аналогичны с процессами развития однолетнего травянистого растения и протекают на основе тех же стадий в соответствии с циклом смены времен года. В очагах эмбриональной ткани, в точках

роста растения, начинается ежегодно развитие побега, проходящего за вегетационный сезон все стадии однолетника с самого начала вплоть до образования плодов и семян. С этой точки зрения, цикл стадийного развития однолетнего растения, подробно изучаемый в последнее время и составляющий содержание учения о стадийном развитии растения, должен быть отнесен лишь к развитию сеянцев многолетнего древесного растения в первый год их жизни, а также к развитию ежегодного прироста дерева, а не к онтогенезу всего древесного растения в целом. Полные циклы стадийного развития, таким образом, будут ежегодно повторяться в его вегетативном потомстве (приросте), начиная с первого года цветения. Аналогия между почками дерева данного года и семенами однолетников проявляется и в том, что почки для прохождения стадий развития у некоторых растений нуждаются в пониженной температуре (растения умеренного климата, например, семечковые и косточковые плодовые), у других же не нуждаются (субтропические, тропические, ремонтантные). „Озимые“ почки растений умеренного климата, как известно, высокой температурой могут быть задержаны в развитии, а ранней дачей пониженной температуры осенью пробуждены к развитию и дать вторичное цветение. Особенно большое принципиальное сходство с ежегодными вегетативными поколениями древесных многолетников имеют поколения апогамно размножающихся однолетников. Те и другие развиваются вегетативно и проходят, несомненно, одни и те же стадии развития.

Таким образом, одними только экспериментами по яровизации семян многолетних поликарпиков и изучением реагирования этих растений на тот или иной фотопериод нельзя уяснить себе всего процесса их онтогенетического развития и научиться управлять этим развитием. Изучение физиологической природы развития многолетнего растения должно идти с обязательным учетом специфики в его развитии, а именно, с учетом, прежде всего, особенностей развития в первый и несколько последующих лет, составляющих вместе ювенильный период многолетника. Эти специфические особенности подлежат специальному изучению. Раскрытие физиологической природы этих особенностей в онтогенезе поликарпиков даст полное представление о стадийном развитии древесного многолетнего растения.

Ботанический Институт
Ак. Наук Арм. ССР

ЛИТЕРАТУРА

- Ботвиновский В. В.*—О фотопериодической реакции у *Perilla ocimoides* (предварительное сообщение), Бот. журн. 1934. 19, № 1, 5—10.
- Ботвиновский В. В.*—К физиологии развития конопля. Сборн. „Памяти ак. Любименко“, 1938, 155—162.
- Державин А. И.*—Выведение однолетней травянистой яблони. Плодоовощ. Хоз., 1937, № 7, 3—6.

- Еременко В. Т.*—Влияние светового режима на морфологию пшениц. памяти ак. Любименко, 1938, 89—99.
- Еременко В. Т.*—Динамика формирования колоса и световая стадия развития пшениц. Сел. и Семеноводство, 1939, № 10—11, 15—17.
- Ильинский А. П.*—Дарвия и фитогеография. Сов. Бот-ка, 1939, № 6—7, 35—40.
- Клебе Г.*—Произвольные изменения растительных форм. 1905.
- Константинов Н. М.*—Яровизация семян древесных хлопчатников. ДАН СССР, 1936, 2, № 7, 295—297.
- Константинов Н. М.*—О влиянии подвоя на привой у хлопчатника, ДАН СССР, XLVI, № 4, 1945, 174—177.
- Коршельт Э.*—Продолжительность жизни, старость и смерть. 1925.
- Кренке Н. П.*—Раннее определение скороспелости сортов и пола конопли. „Теория циклич. стар. и омолож. раст.“. 1940, 52—56.
- Крячков И. С.*—Световая стадия у красного клевера. Селекция и Семеноводство, 1936, № 3, 15—20.
- Кудрявцев А. И.*—Яровизация многолетних трав. Сборник „Яровизация и Селекция“. 1937, 3—29.
- Любименко В. Н.*—К теории искусственного регулирования длины вегетативного периода у высших растений. Сов. Бот., № 6, 1933, 3—39.
- Лубенец П. А.*—Изучение стадийного развития люцерны. Сел. и Семводство, 1937, 12, 47—50.
- Мальчевский В. П.*—Культура древесных пород на искусственных источниках света. Бюлл. ВАСХНИЛ 1936, № 6, 21—22.
- Миримаян В. А.*—Опыты яровизации древесных культур (предварительное сообщение). Сов. Бот., 19, № 3, стр. 105—109.
- Мороз Е. С.*—Использование фотопериодизма при индивидуальных укрытиях цитрусовых. Сборник памяти ак. Любименко, 1938, 253—265.
- Мороз Е. С.*—Влияние пониженных температур на рост и развитие древесных растений. Сов. Бот., 1940, № 566, 233—241.
- Мошков Б. С.*—О фотопериодизме у некоторых древесных пород. Труды по Прикл. Бот. Ген. и Сел., 1930, 23, № 2, 479—510.
- Мошков Б. С.*—Фотопериодизм у древесных пород и его практическое значение. Соц. Растениеводство, 1932, № 2, 108—128.
- Мошков Б. С.*—Фотопериодизм и морозоустойчивость многолетних растений. Труды по прикл. Бот. Ген. и Сел., 1935, 3, № 6, 235—261.
- Мошков Б. С.*—Онтогенез и фотопериодизм у растений, ДАН СССР, 1939, 22, № 7, 465—468.
- Мошков Б. С.*—Фотопериодизм и засухоустойчивость многолетних растений. ДАН СССР, 1939, 22, № 4, 186—188.
- Павленко Е. К.*—Об ускорении селекционного процесса у красного клевера. Яровизация, 1938, 1—2, 197—198.
- Павленко В. С.*—Яровизация многолетних злаковых трав. Яровизация, 1936, № 4—7, 112.
- Попеско К.*—Превращение однолетнего подвоя в многолетнее растение. Яровизация, 1940, № 4, 103.
- Потапенко Я. И.*—Проблема ускорения плодоношения сеянцев плодовых растений. Садоводство, 1939, 6, 40—42.
- Потапенко Я. И.*—Ускорение развития плодоношения сеянцев плодовых. ДАН СССР, 1939, 23, 838—841.
- Потапенко Я. И.*—Биология развития плодовых растений. Усп. сов. биол., 1940, 13, № 1, 122—139.
- Потапенко Я. И. и Захарова Е. И.*—Биология цветения плодовых растений в связи с ускорением плодоношения сеянцев. „За Мичуринское плодоводство“, 1938, № 4, 8—23.
- Потапенко Я. И. и Захарова Е. И.*—Влияние температурных, световых и др.

условий на темпы развития и особенности цветения плодовых растений. Сборник „Растение и среда“, 1940, 127—153.

Скрипчинский В. В.—Индивидуальное развитие и стадийность однолетних и многолетних растений. Успехи сов. биол., 1940, 13, 3, 525—536.

Тахтаджян А. Л.—Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений. Труды Ереванского Гос. Ун-та, 1943, 22, 71—176.

Холодный Н. Г.—Проблема химической регуляции морфогенеза и развитие растений. Природа, 1936, № 3, 79—92.

Чайлахян М. Х.—Гормональная теория развития растений, 1937.

Чайлахян М. Х. и Азбукин Л. Д.—Влияние светового режима на рост многолетних растений. Тр. Ин-та Физиологии Раст., 1938, 2, № 2, 125—132.

Чепикава А. Р.—Яровизация кормовых трав. Семеноводство, 1935, № 6, 34—37.

Чепикава А. Р.—Яровизация кормовых культур. „Сенокосы и пастбища“, 1935, 432—463.

Шульц Г. Э.—Случай экспериментальной вивипарии у злака. Бот. Журнал, 1939, 24, № 3, 197—208.

Шепотьев Ф. Л.—О влиянии короткого дня на рост древесных растений. ДАН СССР, 1939, 23, 720—723.

Hard-Karrer A. M.—Comparative responses of a spring and winter wheat to day length and temperature. Journ. Agric. Res., 1933, 46, 867—888.

Hutchinson—The families of flowering plants. 1926.

Kramer P. J.—Effect of variation in length of day growth and dormancy of trees. Plant Phys. 1931, 11, № 1, 127—139.

Linkola K. L.—Ueber die Dauer und Jahresklassenverhältnisse des Jugendstadiums der einigen Yiesenstanden. Acta forestalia fennica, 1936, 42, 2.

Overbeek J. van.—The growth hormone and dwarf type of growth in corn. Proc. Nat. Akad. Sci. 1935, 21, 229—299.

Schaffner J. H.—The change of opposite to alternate phyllotoxy and repeated rejuvenation in hemp by means of changet photoperiodicity. Ecology, 1926, 7, 3, 313—325.

Tukey H. B.—The occurrence of apple blossom with prolonged central axes and its bearing upon flower morphology. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. for 1937, 1938, 35, 107—127.

Wilton O. Ch.—Correlation of cambial activity with flowering and generation. Bot. Gaz. 1938, 99, 4, 854—854.

Ա. Ե. Կ ո յ ի ց

ԲԱԶՄԱՄՅԱ ԲՈՒՅՍԵՐԻ ԶԱՐԳԱՑՄԱՆ ԱՍԱԴԻԱԿԱՆՈՒԹՅԱՆ ՀԱՐՑԵՐԻ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Հողվածի սկզբում հիշատակվում են այն ոչ բազմաթիվ աշխատանքները, որոնց մեջ կատարվել են դիտողություններ բնափայտային բույսերի վրա ֆոտոպերիոդիզմի ազդեցության և բազմամյա խոտերի զարգացման ուղղությամբ, մեծ մասամբ վերջացնելով առաջին տարվա ուսումնասիրությամբ:

Այնուհետև քննվում են մի քանի ֆիզիոլոգիական և բնդհանուր բիրտրդիական հայացքներ, որոնց տեսանկյունով կարելի է մոտենալ բազմամյա բույսերի զարգացման հիմնական առանձնահատկություններին, պտղակալումից և իրենց գոյությունը պահպանելուց հետո, իրենց զարգացման թուրուկայի ժամանակամիջոցում չմահանալուն:

Այդ գիտողությունների հիման վրա հեղինակը գալիս է այն եզրակացութեան, որ բնափայտային բազմամյա բույսերի զարգացման ուսումնասիրությունների կապակցութեամբ անհրաժեշտ է քննարկել մի կողմից, ամբողջ բույսի օնտոգենեզն ամբողջութեամբ, իսկ մյուս կողմից, նրա սաղարթի (ճյուղերի) տարբեր մետամերների բազմաթիվ անգամ կրկնվող մորֆոգենեզը: Այս վերջիններիս ստադիական զարգացման պրոցեսները, ըստ երկվոյթին, նման են միամյա խոտային բույսերի զարգացման պրոցեսներին և ընթանում են տարվա եղանակների հերթափոխութեան ցիկլի հետ համապատասխան, նույն ստադիաների հիման վրա: Այս տեսակետից միամյա բույսերի ստադիական զարգացման ցիկլը, որը հանդիսանում է ստադիական զարգացման մասին եղած ուսմունքի բովանդակությունը, պետք է միայն վերաբերի բազմամյա բնափայտային բույսերի սերմնատունկերի զարգացմանը, ինչպես և ծառերի տարեկան աճի զարգացմանը, և ոչ ամբողջական բնափայտային բույսի ամբողջ օնտոգենեզին:

A. E. Kozhin

Some questions of the study of phasic development of perennial plants.

S u m m a r y

A few works concerning to the influence of photoperiodism on the wood plants and the development of perennial herbs are quoted in this paper. Then the author discusses some physiological and biological questions on the bases of which peculiar features of phasic development of perennial plants can be studied.