

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

В. О. Казарян

О постфлоральном развитии однолетних растений

I

(Представлено Н. М. Сисакяном 17 X 1946)

Начатые автором с 1946 г. работы имели целью выяснить вопрос о том, является ли световая стадия заключительной стадией развития растений, или имеется еще другая стадия, следующая за световой стадией.

Бусловой и Любименко (³) выяснено, что 20-дневная индукция коротким днем у *Perilla osymoides* приводит к реакции обратимости, т. е. цветущие растения вновь переходят к вегетации, образуя молодые листья на верхушке цветочного стебля. Однако 30-дневная индукция коротким днем переводит процесс развития растений в необратимое состояние, так как они теряют способность вегетативного роста, при выставлении на длинный день. Исходя из этих данных, мною был поставлен аналогичный опыт на *Perilla panklensis* с целью выяснить те пределы фотопериодической индукции, при которых происходит реакция обратимости, и кроме этого, выяснить влияние удаления цветочных бутонов, цветов и семян на дальнейший ход развития.

Растения одинакового вегетативного роста в больших глиняных вазонах были разделены на 18 групп, по 8 растений в каждой группе. С начала мая все растения были перенесены в фотопериодическую камеру, где они ежедневно с 8 часов утра до 5 часов вечера воспринимали 9-часовой короткий день. Через каждые два дня одна группа растений из под фотопериодической камеры переносилась на естественный длинный день. Таким образом, каждая последующая группа растений получала на два дня больше индукции коротким днем.

После перенесения всех растений на естественный длинный день, растения по группам разделялись на два варианта. У растений первого варианта удалялись все пазушные побеги, с бутонами и с цветами, а в некоторых группах и образовавшиеся семена, причем листья оставались нетронутыми. Растения второго варианта были оставлены в качестве контроля.

В опыте учитывались: время бутонизации, цветения и обратимость реакции. Полученные данные приводятся в следующей таблице:

№ гр. п. п.	Фотопериод. индукция в ко- ротких днях	Бутонизация в днях	Цветение в днях	Обратимость реакции
8*	16	40	—	полная
9	18	36	—	"
10	20	30	—	"
11	22	26	47	"
12	24	24	44	"
13	26	24	38	"
14	28	24	33	"
15	30	24	32	неполная
16	32	24	32	"
17	34	24	32	необратимая
18	36	24	32	"

Из данных таблицы видно, что фотопериодическая индукция светом короткого дня, продолжительностью от 16 до 28 дней, вызывает обратимость процесса развития, а увеличение фотопериодической индукции с 28 до 32 дней нарушает эту обратимость, т. к. после некоторого времени (20—25 дней) вегетирующая верхушка цветочного стебля опять образует цветы, после чего наступает естественная смерть растений. В вышеприведенной таблице обратимость реакции у этих вариантов обозначена как неполная.

Одновременно подтверждаются данные Бусловой и Любименко, что 30-дневная индукция коротким днем переводит процесс развития в необратимое состояние, т. е., что рост вегетативных органов больше не возобновляется. Более интересные данные получаются при рассмотрении опыта с растениями 1-го варианта, у которых были оставлены только листья. После удаления цветов, у растений 17-ой и 18-ой групп в пазухах листьев через 16 дней появились многочисленные маленькие цветочные побеги, лишённые листьев, в то время, как у растений 15-ой и 16-ой групп были отмечены бутоны с маленькими листьями. Эти бутоны быстро распускались, а затем плодоносили, после чего дальнейший рост прекращался. Обратимость реакции у этих групп нами была названа неполной. На остальных растениях появились пазушные побеги с молодыми листьями, но совершенно без бутонов, свидетельствующие о полной обратимости фотопериодической реакции.

Поведение растений 17-ой и 18-ой групп показывает, что *после определенной фотопериодической индукции процессы репродукции*

* Данные, относящиеся к группам от 1-ой до 7-ой, не приводятся ввиду того, что фотопериодическая индукция, полученная ими, оказалась недостаточной для цветения, а следовательно не может быть речи об обратимости реакции у этих групп.

продолжаются и при длинном дне, т. е. независимо от фотопериодического режима.

Известно, что действие фотопериодической индукции в процессах репродукции выявляется не сразу, и что для этого необходимо определенное количество дней. Отсюда можно предположить, что явление вторичного цветения у растений 17-ой и 18-ой групп, после удаления образовавшихся плодов явилось как бы результатом последствия фотопериодической индукции.

Для выяснения этого предположения нами был поставлен другой опыт, где растения периллы, находящиеся в фазе цветения, из под фотопериодической камеры были перенесены на естественный длинный день и там оставались 25 дней, до созревания семян. Затем, после 25 дней с них были удалены все пазушные побеги с плодами и оставлены только листья первого порядка. Растения в таком виде опять продолжали воспринимать естественный длинный день. Через 15 дней в пазухах листьев этих растений появились многочисленные цветочные побеги, совершенно лишенные листьев. Этот опыт ясно показывает, что здесь речь идет не об остатках фотопериодической индукции, а о глубоких качественных изменениях в листьях при прохождении световой стадии. Эти качественные изменения обуславливают, повидимому, новую стадию развития, при которой для дальнейших процессов, приводящих к завершению жизненного цикла, растения не нуждаются в фотопериодическом режиме.

Аналогичные опыты были поставлены с сафлором (*Carthamus tinctorius*) и редисом, как растениями длинного дня. После цветения эти растения были перенесены в фотопериодическую камеру, где они ежедневно воспринимали 8-часовой световой день. Затем, через 15 дней у них были удалены все образовавшиеся плоды с цветочными стеблями и они опять были оставлены в условиях короткого дня. При таком световом режиме, способствующем их репродуктивному развитию, на появляющихся вновь пазушных побегах образовались бутоны (у сафлора через 20 дней, а у редиса через 14 дней), которые затем раскрылись, образовав нормальные цветы. Таким образом, поведение сафлора и редиса ни в чем не отличается от поведения периллы. Эти растения, после полного прохождения световой стадии (т. е. фотопериодической реакции) продолжают процесс развития, не нуждаясь в соответствующем фотопериодическом режиме.

В другом опыте мы попытались выяснить значение света для таких вторично цветущих растений. Крупные цветущие экземпляры периллы в глиняных вазонах были перенесены из под фотопериодической камеры в темную камеру. В качестве контрольной группы были взяты вегетирующие экземпляры. После двух дней у подопытных растений были удалены все плодоносящие пазушные побеги, так, что на каждом растении было оставлено только 4 пары супротивных листьев.

Растения первой группы, в таком виде, через 10 дней после удаления плодоносящих побегов образовали новые цветущие пазушные побеги, между тем как в пазухах листьев вегетирующих растений не

было замечено никаких следов появления побегов. При этих условиях стадийно молодые растения второй группы погибли на 22 дня раньше растений первой группы. Опыт очень ясно показывает, что вторично-цветущие растения, которые уже завершили световую стадию, при отсутствии процесса фотосинтеза, продолжают образовывать репродуктивные органы за счет пластических и конституционных веществ, содержащихся в листьях и остальных частях растений, между тем как вегетирующие, стадийно молодые растения не образовав никаких точек роста в пазухах листьев, погибают гораздо раньше.

Кроме того, этот опыт показывает, что для растений, находящихся на такой стадии развития, свет имеет только фотосинтетическое значение, а для процессов развития он теряет свое значение. В литературе имеется большое количество указаний об обратимости процессов яровизации и фотоперидизма (1,2,4,5,7,8,16,17,18 и многие др.). Имея в виду эти данные, мы поставили новый опыт, с целью установления возможности обратимости процессов развития после первого полного цветения.

Крупные вегетирующие экземпляры периллы, перенесенные в глиняные вазоны, с 1 VI были разделены на 2 группы. У растений 1-ой группы верхние три пары листьев, при помощи черных футляров, ежедневно воспринимали короткодневный свет, а нижние три пары—свет длинного дня. При таком световом режиме, через тридцать дней, были получены следующие результаты. У растений 1-ой группы цвели пазушные побеги верхних трех листьев, а пазушные побеги нижних листьев продолжали вегетировать, между тем, как у растений 2-ой группы получалась обратная картина, т. е. цвели пазушные побеги нижних листьев, а пазушные побеги верхних листьев не вегетировали. После этого все растения со всеми листьями были перенесены на естественный длинный день. Через 10 дней у обеих групп растений была проведена следующая формовка: у растений 1-ой группы были удалены все цветущие побеги верхних трех пар листьев, а у растений 2-ой группы такая же операция была проведена с пазушными побегами нижних трех пар листьев, воспринимавших 32-дневную световую индукцию коротким днем. После этой операции растения продолжали воспринимать свет естественного длинного дня. При таком световом режиме через 12 дней все пазушные побеги нижних листьев у растений 1-ой группы, а у растений 2-ой группы пазушные побеги верхних листьев массово цвели, несмотря на то, что соответствующие листья никогда не воспринимали фотоперидической индукции коротким днем.

Результаты опыта весьма ясны. У обеих групп растений течение процессов развития листьев, подвергавшихся действию 32-дневной фотоперидической индукции, было до такой степени интенсивно, что оно привело к цветению и тех частей растений, которые все время находились при длинном дне. Этот опыт несомненно показывает интенсивность темпа процессов развития растений, находящихся в постфлоральном периоде развития.

В результате этих опытов не трудно объяснить данные, полученные Псаревым (¹⁰), где созревание семян у короткодневной сои успешно протекает при длинном дне. В этих опытах растения уже завершили световую стадию развития и больше не нуждаются в фотопериодическом режиме. Для таких растений важно лишь количество действующих световых часов, как фактор фотосинтеза, ускоряющий созревание семян.

Наиболее вероятным объяснением результатов этих опытов, по-видимому, является предположение, что *процессы развития однолетних растений не ограничиваются только двумя стадиями — яровизации и световой. После световой стадии наступает качественно новая стадия, при которой продолжается дальнейший путь развития, ведущий к естественной смерти.* Эту новую стадию развития можно назвать „*постфлоральной*“, ибо она наступает после цветения однолетнего растения. При этой постфлоральной стадии развития нормально протекает созревание семян или же последующее цветение, повторяющееся многократно вплоть до момента естественной смерти растений. Без этой стадии не получилось бы, вероятно, семенообразование у длинодневных, особенно позднеспелых однолетних растений, которые после цветения попадают в короткий осенний день, приводящий к обратимости процессов развития.

Для однолетних растений биологическое значение этой новой стадии развития, с нашей точки зрения, заключается в том, что она обеспечивает передачу всех запасных пластических и конституционных веществ от всех частей растения к образовавшимся плодам и семенам. При изменении фотопериодического режима процесс развития остается необратимым. На этой стадии растения реагируют на изменения факторов внешней среды значительно менее интенсивно.

Согласно новейшей схеме Модилевского (⁹), весь цикл развития цветкового растения укладывается в 5 стадий. Не говоря о том, что эта схема в дальнейшем будет нуждаться в значительных изменениях, необходимо указать, что как спорогенная стадия этой схемы, так и семенная стадия, выдвинутая Сапегиним (^{11, 12, 13, 14, 15}), не являются равноценными стадиями яровизации или световой стадии, установленными Лысенко (¹⁶), а представляют лишь отдельные рельефные фазы в цепи процессов стадийного развития, при которых образуются различные органы или части растения (как споры или семена). С нашей точки зрения постфлоральная стадия является заключительной стадией в развитии однолетних растений, которая приводит растение к смерти.

В настоящее время продолжаются опыты в этом направлении с целью более детально установить особенности постфлоральной стадии. Результаты наших опытов будут приведены в следующих сообщениях.

Ботанический институт
Академии Наук Арм. ССР
Ереван, 1946, сентябрь.

Միամյա բույսերի պոստֆլորալին (ինսթադիմալ) զարգացման մասին

Ֆոտոպերիոդիզմի տեսակետից տարբեր բույսերի վրա կատարված փորձերը հեղինակին ընդել են այն հզրակացության, որ միամյա բույսերի զարգացման պրոցեսները չեն սահմանափակվում միամյա յարովիղացիայի և լուսային ստադիաներով: Ֆոտոպերիոդիկ ուսկցիայից (լուսային ստադիայից) հետո բույսերի մոտ սկսվում է որակապես նորստադիա, որի ընթացքում նորմալ կերպով ընթանում է կազմավորվող սերմերի հասունացումը, կամ թե հետագա, կրկնակի ծաղկման պրոցեսները, ծաղիկների կամ սերմերի հեռացումից հետո, ընդհուպ մինչև նրանց բնական մահը: Որակական այս նոր ստադիան հեղինակի կողմից անվանվել է պոստֆլորալին (հետծաղկման) ստադիա:

Բույսերի զարգացման այս ստադիայի համար անհրաժեշտ չէ համապատասխան ֆոտոպերիոդիկ ուժիմ: Այսպիսի կրկնակի ծաղկող բույսերը, ծաղիկների հեռացումից հետո, ունակ են նորից ծաղկելու նույնիսկ անընդհատ մթության պայմաններում, հետևաբար, զարգացման այս ստադիայի համար լույսը միայն ֆոտոսինթետիկ նշանակություն ունի:

V. O. Kazarian

On Postfloral Phase of Annual Plants Development

Author's experiments, conducted on the annual plants after their flowering show, that after photoperiodical response (phase of light) of plants a new phase of development begins, which is called postfloral phase. Under this phase the process of seed formation goes on without photoperiodical regime, even under the darkness.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Д. Я. Вакулин. ДАН СССР, 11, № 5, 1937.
2. В. В. Ботниковский. Бот. журн. СССР, 19, № 1, 1934.
3. Е. Д. Буслова. и В. Н. Любименко. ДАН СССР, 14, № 3, 1937.
4. Е. Я. Ермолаев. Тр. БИН, сер. IV, эксп. бот., № 4, 1940.
5. А. К. Ефейкин. ДАН СССР, 25, № 4, 1939.
6. Т. Д. Лысенко. Теоретические основы яровизации, Сельхозгиз, 1936.
7. В. Н. Любименко. Сов. Бот., № 6, 1933.
8. В. Н. Любименко и О. А. Щеглова. Тр. Бот. Ин-та АН СССР, серия 4, 1934.
9. Я. С. Модилевский. Успехи современ. биологии, 26, вып. 3, 1943.
10. Г. М. Псарев. ДАН СССР, 27, № 8, 1937.
11. А. А. Сапегин. ДАН СССР, 28, № 3, 1938.
12. А. А. Сапегин. ДАН СССР, 28, № 6, 1939.
13. А. А. Сапегин. Изв. АН СССР, серия биол., № 4, 1940.
14. А. А. Сапегин. ДАН СССР, 30, № 8, 1941.
15. А. А. Сапегин. Допов. АН. УССР, № 1—2, 1942.
16. Г. Э. Шульц. Бот. журн., 24, № 3, 1939.
17. М. Х. Чайлахян. Гормональная теория развития растений, 1937.
18. R. L. Withrow and J. P. Blobel. Plant physiol., 11, 1936.