

## ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Б. О. Казарян

**Динамика передачи пластических веществ из листьев  
к пазушным побегам в разных фазах онтогенетического  
развития у периллы**

(Представлено А. Л. Тахтаджяном 18 VIII 1948)

При благоприятных экологических условиях в вегетативной фазе развития рост однолетних растений, начиная с появления первых листьев, прогрессивно ускоряется. Каждая новая порция синтезирующихся пластических веществ непосредственно передается к растущим вегетативным органам, но не для создания запасов, поскольку запасующие органы у однолетников отсутствуют. Единственным местом, где накапливаются запасные пластические вещества, у них являются семена, образование которых связано с процессами репродуктивного развития.

С наступлением репродуктивной фазы постепенно замедляется рост вегетативных органов и ускоряется рост репродуктивных органов. В результате замедления образования новых листьев, накопление сухой массы в репродуктивной фазе развития у однолетнего растения значительно замедляется, дальнейший рост осуществляется лишь за счет имеющихся листьев. Однако, как указывает Катунский<sup>(1)</sup>, интенсивность ассимиляции у растений не является константной величиной во всех фазах развития, она увеличивается, по мере наступления репродуктивных процессов. В этот период развития также возрастает интенсивность дыхания, но она всегда остается ниже интенсивности фотосинтеза.

Наши опыты, проведенные в 1946—1947 гг. с краснолистной периллой (*Perilla pampinensis*), имели цель выяснить характер динамики передачи пластических веществ из листьев к пазушным побегам в разных фазах онтогенетического развития. В первом опыте было взято 14 групп растений, в каждой группе 2 вазона с 2-мя растениями. Все подопытные растения после декапитирования подверглись следующей формовке. На каждом растении были оставлены по 2 супротивных листа одинакового яруса и вновь появляющиеся пазушные побеги удаленных листьев верхнего яруса. Все остальные листья вместе с

пазушными побегами удалялись. Все растения по группам 14 VI были перенесены в условия 9-часового короткого дня, а оставленные пазушные побеги помещались в картонные темные цилиндры, укрепленные на неподвижных металлических штативах. При таких условиях рост пазушных побегов осуществлялся лишь за счет фотосинтетической деятельности оставленной пары супротивных листьев, а вновь появляющиеся листья на пазушных побегах оставались в темноте и были совершенно этиолированные. С начала фотопериодического воздействия через каждые 5 дней у одной группы растений удалялись листья и пазушные побеги. Учитывалось репродуктивное состояние побегов, их сухой вес и площадь листьев, данные которых приводятся в таблице.

Динамика накопления сухой массы пазушных побегов в разных фазах онтогенетического развития у периллы

Таблица 1

№ п. п.	Дата взятия пробы	Площадь листьев в см <sup>2</sup>	Сухой вес			Прирост побегов в 5-дневку	Репродуктивное состояние растений при взятии пробы
			листьев	в един. площади листа в см <sup>2</sup>	пазушных побегов		
1	14 VI	42,36	0,136	0,0028	0,0751	—	Вегетация
2	19 VI	43,52	0,1531	0,0033	0,1412	0,0658	"
3	24 VI	39,94	0,1496	0,0037	0,2119	0,0707	"
4	29 VI	42,15	0,1477	0,0043	0,2038	0,0919	Бутонообразование
5	3 VII	43,17	0,1854	0,0044	0,3663	0,1625	Бутонообразование
6	8 VII	42,35	0,1816	0,0043	0,5754	0,2091	Цветение
7	13 VII	46,04	0,1887	0,0041	0,8218	0,2464	"
8	18 VII	47,61	0,1904	0,0041	1,1141	0,2923	Семенообразование
9	23 VII	45,3	0,1721	0,0036	1,3836	0,2695	"
10	28 VII	47,25	0,1748	0,0037	1,5972	0,2136	Созревание семян
11	2 VIII	48,15	0,1733	0,0036	1,7515	0,1543	"
12	7 VIII	47,05	0,1693	0,0036	1,8531	0,1016	"
13	12 VIII	46,9	0,1641	0,0035	1,9004	0,0473	Полн. созрев. семян
14	17 VIII	45,64	0,1597	0,0035	1,9095	0,0091	"

Данные таблицы показывают, что пятидневный прирост сухой массы пазушных побегов резко изменяется в разных фазах репродуктивного развития, при чем в вегетативной фазе развития накопление сухой массы пазушных побегов протекает гораздо медленнее, чем в фазе цветения. Однако, с наступлением плодоношения и следующих за ним процессов старения, вновь замедляется и затем прекращается накопление сухой массы пазушных побегов.

Из таблицы также видно, что аналогичному изменению подвергается и динамика накопления сухой массы каждой единицы поверхности листа. По мере наступления репродуктивной фазы сухой вес

каждой единицы листа возрастает. В фазе бутонизации он доходит до своего максимума, после чего опять уменьшается. Эти данные в полной мере подтверждают наши прежние данные<sup>(4)</sup>, где показывается, что динамика накопления и уменьшения сухого веса на одинаковой площади листа связана с репродуктивным развитием растений. Но хотя после цветения сухая масса на единицу поверхности листа постепенно уменьшается, тем не менее его величина всегда больше величины сухого веса той же площади листьев, находящихся в вегетативной фазе развития.

Объяснение такой специфической динамики накопления сухой массы пазушных побегов в разных фазах репродуктивного развития по видимому следует искать в двух явлениях: 1) имеются многочисленные указания, подтверждающие, что в фазе репродуктивного развития растений резко усиливается гидролизирующая функция ферментативного аппарата листьев, благодаря чему начинается распад как углеводов и белков, так и ряда клеточных компонентов, которые затем передаются для образования репродуктивных органов и семян (1,3,6,7,8,9 и др.); 2) как уже указывалось выше, при переходе растений от вегетативного роста к цветению резко усиливается интенсивность фотосинтеза, следовательно и накопление сухой массы пазушных побегов листьев.

Таким образом, с одной стороны усиление фотосинтеза, с другой — изменение направленности ферментов в сторону редукции, обуславливают тот быстрый рост пазушных побегов верхних удаленных листьев, который наблюдается в фазе цветения и плодоношения.

В фазе цветения к образовавшимся цветам и семенам продвигаются ассимилянты не только из листьев, но и из остальных частей растений. В этот период развития однолетнее растение мобилизует все свои возможности для увеличения степени плодовитости.

Это было показано во втором опыте, когда дефлорированные и лишенные листьев растения вновь переходили к обильному цветению.

Две группы растений краснолистной периллы подвергались различному фотопериодическому воздействию; растения I группы — оптимальному фотопериоду, растения II группы — неоптимальному. После того, как короткодневные растения I группы переходили к полному цветению, все растения по группам подверглись следующей формовке: у них были удалены все листья, а у растений I группы, кроме того и цветы, оставлялись лишь голые стебли. Затем все растения переносились в условия непрерывной темноты, где и оставлялись до конца опыта. Через 10—12 дней на растениях I группы появлялись многочисленные этиолированные цветущие пазушные побеги, на которых в дальнейшем образовывались нормальные семена. Растения же II группы к этому времени оставались совершенно голыми и отмирали. На приведенном фотоснимке видно растение I группы, которое в условиях

темноты образовало этиолированные цветущие побеги с многочисленными семенами.

Этот опыт показывает, что в фазе цветения и семенообразования рост и образование репродуктивных органов осуществляется пла-

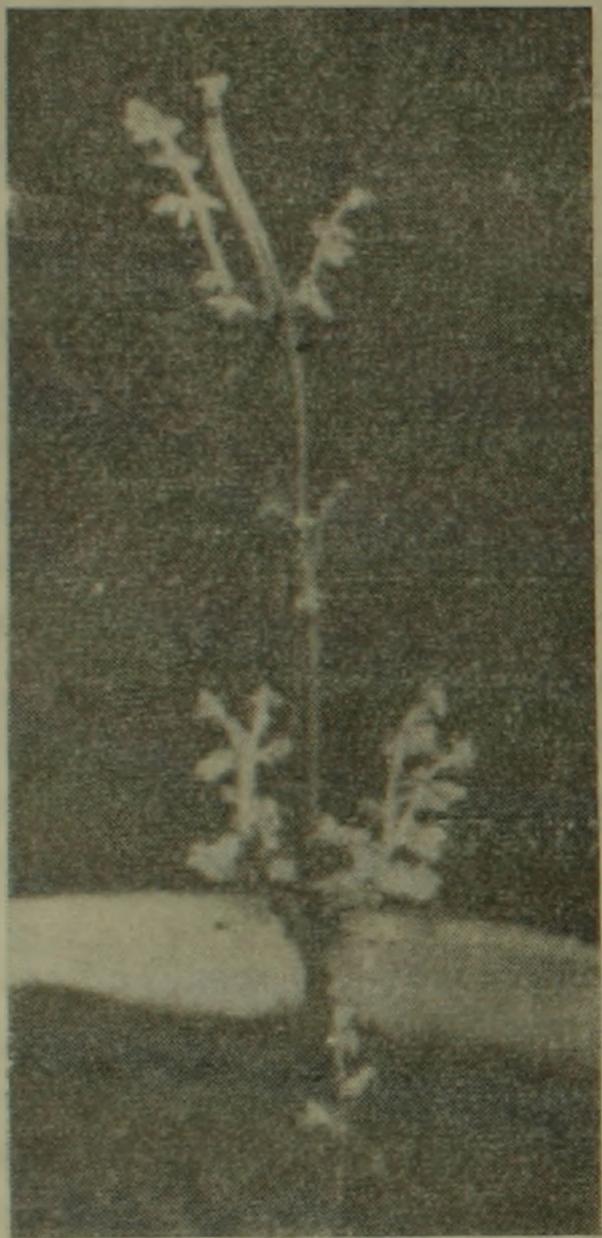


Рис. 1.

стическими веществами, которые поступают из стеблевых и корневых частей, в то время как у вегетирующих растений эти части сами нуждаются в пластических веществах для ростовых процессов. Результаты этого опыта также вскрывают одну из причин того быстрого роста пазушных побегов растений, который наблюдается в фазе репродуктивного развития. И, кроме того, подтверждают наши прежние данные, показывающие, что процессы репродуктивного развития у однолетников после определенной фотопериодической индукции осуществляется в условиях не только неоптимальных фотопериодов, но у ряда растений и в условиях отсутствия листового аппарата и непрерывной темноты<sup>(3)</sup>.

На основе результатов проведенных опытов можно прийти к следующим выводам:

1. Рост пазушных побегов у периллы в различных фазах онтогенетического развития не происходит равномерно.

В репродуктивной фазе развития и в фазе плодоношения темп роста гораздо выше, чем в фазе вегетативного роста.

2. Прирост сухого веса единицы листовой поверхности также увеличивается по мере наступления репродуктивных процессов. Величина сухого веса на единицу площади листа доходит до своего максимума в фазе бутонизации, после чего равномерно уменьшается. Как общее правило сухой вес единицы площади листа перед листопадом больше, чем у листьев находящихся в вегетативной фазе развития.

3. После определенной продолжительности фотопериодической индукции дефлорированные и лишенные листьев растения периллы в условиях непрерывной темноты проявляют способность к вторичному цветению и плодоношению, в то время как вегетирующие и лишенные листьев растения быстро отмирают в таких условиях, не выявляя никаких признаков новообразования. Это и является одной из причин резкого усиления роста пазушных побегов в фазе репродуктивного развития.

Ботанический Институт  
Академии Наук Армянской ССР  
Ереван, 1948, июнь.

**Պերիլլայի տերևներից դեպի առձան կոները սլլաստիկ նյութերի փոխանցումն օնտոգենետիկ զարգացման ռարբեր ճազերում**

Միամյա բույսերի մոտ զարգացման վեգետատիվ ֆազում, սկսած առաջին տերևների երևան գալուց, վեգետատիվ մասերի աճը պրոդրեսիվ կերպով արագանում է: Նրանց մոտ պահեստային օրգանների բացակայության հետևանքով, սլլաստիկ նյութերի ամեն մի նոր բավին անմիջապես փոխանցվում է աճող վեգետատիվ օրգաններին, առաջին հերթին նոր տերևային օրգանների առաջացման համար: Զարգացման ռեպրոդուկտիվ ֆազից սկսած աստիճանաբար դանդաղում է վեգետատիվ մասերի աճը—արագանում է ռեպրոդուկտիվ օրգանների աճը: Այս հանդամանքը վերջին հաշվով աղղում է բույսերի շոր քաշի ավելացման տեմպի վրա, քանի որ զարգացման այդ ֆազում դանդաղում է, իսկ շատ դեպքում էլ բոլորովին կասեցվում է, նոր տերևների առաջացումը, որի հետևանքով շոր նյութի կուտակումը կատարվում է միայն հին տերևների հաշվին:

Մեր փորձերի նպատակն է եղել պարզաբանել պերիլլայի տերևներից դեպի տերևավածոցային աճման կոները սլլաստիկ նյութերի փոխանցման դինամիկայի բնույթը օնտոգենետիկ զարգացման տարբեր ֆազերում: Առաջին փորձում 14 խումբ երկտերևային բույսեր գտնվել են կարճ օրվա սլլամաններում, իսկ նրանց տերևավածոցային ընձյուղները՝ անընդհատ մթության մեջ: Յուրաքանչյուր 5 օրը մեկ անգամ մեկ խումբ բույսերի մոտից հեռացնելով տերևները և տերևավածոցային ընձյուղները, ստացել ենք նրանց շոր քաշերը, ինչպես և չափել տերևային մակերեսները, որոնց տվյալները բերված են համապատասխան աղյուսակում (տես ռուսերեն տեքստը):

Մյուս փորձում երկու խումբ բույսերից մեկ խումբը տեղափոխել ենք կարճ օրվա սլլամաններ, իսկ մյուսը՝ երկար օրվա սլլամաններ: Կարճ օրվա բույսերի լրիվ ծաղկումից հետո բոլոր բույսերը տերևազրկվել են և համապատասխան խմբերով տեղափոխվել անընդհատ մթության սլլամաններ: 10—12 օրից հետո ծաղկած բույսերի հնաայված տերևների ծոցերից դուրս են եկել մեծ քանակությամբ նոր ծաղիկներ, որոնք հետագայում կազմել են հասուն սերմեր, իսկ մյուս խմբի բույսերը մահացել են:

Այս փորձերի արդյունքները հեղինակին բերել են հետևյալ եզրակացություններին.

1. Օնտոգենետիկ զարգացման տարբեր ֆազերում պերիլլայի տերևավածոցային ընձյուղների աճը չի ընթանում հավասարապես: Զարգացման ռեպրոդուկտիվ ֆազում և պլատակալման ֆազում տերևավածոցային ընձյուղների աճման տեմպն ավելի բարձր է, քան վեգետատիվ զարգացման ֆազում:

2. Տերևի միավոր մակերեսի շոր քաշի ավելացումը նույնպես մեծանում է ռեպրոդուկտիվ զարգացման թևակոխման զուգահեռ: Տերևի միավոր մակերեսի շոր քաշի մեծությունն իր մաքսիմումին հասնում է կոկոնակալման ֆազում, որից հետո հավասարաչափ իջնում է: Որպես ընդհանուր կանոն, տերևի միավոր մակերեսի շոր քաշը տերևավածոցից առաջ ավելի է, քան այն տերևների մոտ, որոնք գտնվում են զարգացման վեգետատիվ ֆազում:

3. Որոշակի տեսողություն ունեցող օպտիմալ ֆոտոպերիոդիկ լիցքից հետո ծաղկակալած և տերևազրկված պերիլլաներն անընդհատ մթության սլլամաններում ունակութուն են ցուցաբերում անցնելու կրկնակի ծաղկակալման, մինչդեռ վեգետատիվ ֆազում գտնվող տերևազրկված բույսերը մահանում են, չհայտնաբերելով ծաղկակալման ոչ մի նշան: Այս հանգամանքն իր հերթին հանդիսանում է այն պատճառներից մեկը, որի հետևանքով տերևավածոցային ընձյուղների աճը մեծ չափով ուժեղանում է ռեպրոդուկտիվ զարգացման ֆազում:

**ЛИТЕРАТУРА — ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ**

1. А. Алеев. Биохимия. 2. в. 3, 1941. 2. В. М. Катунский. Изв. АН СССР, сер. Биологическая, № 1, 1939. 3. В. О. Казарян, ДАН Арм. ССР, 5, № 4, 1946. 4. В. О. Казарян. ДАН Арм. ССР, 7, № 3, 1947. 5. В. О. Казарян. ДАН СССР, 9, № 1, 1948. 6. Н. Сисакян и А. Кобякова. Биохимия, 6. в. 1, 1941. 7. А. Смирнов. Табаководение, Краснодар, 1933. 8. Б. А. Рубин и О. Т. Лутикова, ДАН СССР, 27, № 1, 1941. 9. R. Quettel. Rev. Gen. Bot., 50, 1938.