

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

К. И. ГАВРИЛОВ

**НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО ВОПРОСУ О ПРИЧИНАХ ОБРАЗОВАНИЯ
ОТДЕЛЯЮЩЕГО СЛОЯ ПЕРЕД ЛИСТОПАДОМ**

(Представлено академиком А. А. Рихтером 10 IV 1939)]

Опыты и наблюдения показывают, что листопад находится в тесной зависимости от ряда внутренних и внешних факторов, воздействие которых либо ускоряет, либо замедляет его. В частности из внешних факторов наиболее подробно изучено действие температуры, влажности, света, химических реагентов и т. д. ⁽⁹⁾.

Анатомические исследования показывают, что какими бы причинами не было вызвано опадание листьев, всегда и всюду прежде всего в месте прикрепления черешка к ветке наблюдается образование отделяющего слоя. Этот слой закладывается за несколько недель или дней до листопада и представляет собой пластинку вновь образовавшихся клеток, отличающихся от прилегающих к ним боковых клеток меньшим диаметром и более темной окраской. Разделяя черешок в базальной части, этот слой в дальнейшем и является непосредственной причиной опадения листьев.

Известны факты, когда листья, не опадая, засыхают на растении, например при внезапном действии весенних заморозков, летних суховеев и т. д. С другой стороны, длительное, постепенно нарастающее действие неблагоприятных метеорологических факторов даже летом, например при атмосферной или почвенной засухе, может вызвать образование отделяющего слоя, а вместе с тем и листопад.

Таким образом для нормального образования отделяющего слоя необходим некоторый период времени, большой или малый в зависимости от вида растений, физиологического состояния, широты места и т. д.

В наших северных и средних широтах листопад обычно совершается в октябре и ноябре. В южных тропических и субтропических широтах листопад некоторых видов растений часто приурочен к более сухому периоду года. Большинство вечнозеленых растений сбрасывает свои листья непрерывно, в течение всего года. Все эти факты говорят о том, что листопад является сложным биологическим процессом, что под влиянием комплекса внутренних и внешних факторов в организме растений происходят какие-то глубокие изменения, которые приводят к образованию отделяющего слоя и, как следствие, к опадению листьев, что листопад не является случайным явлением, а находится в глубокой связи с развитием растений в целом и с его периодичностью.

Наряду с опадением листьев в природе наблюдается опадение плодов, завязей, бутонов и т. д. На основании имеющихся литературных данных

опадение этих органов в своей основе повидимому подчиняется тем же закономерностям^(9, 11, 3, 4). Разрешение вопроса об опадении листьев, плодов, завязей и бутонов представляет значительный интерес не только с теоретической, но и с практической точки зрения. До сих пор большинство исследований по опадению листьев и репродуктивных органов ограничивалось преимущественно констатированием фактов главным образом морфофизиологического характера, наблюдаемых у растений под влиянием климатических условий, и только весьма ограниченное число работ подходит к этому вопросу глубже, т. е. с точки зрения непосредственного изучения района отделяющего слоя и тех изменений, которые там протекают.

Пфейффер⁽¹¹⁾ методом качественных реакций на крахмал и глюкозу обнаружил сильное накопление их в основании цветоножки *Staphylea spae*. По его мнению застой ассимилятов повидимому и вызывает образование отделяющего слоя. Не исключена возможность появления в этом месте гормонов клеточного деления в понимании Габерландта⁽¹³⁾. Обширные исследования последнего времени показали, что клеточное деление находится в зависимости от определенных веществ типа гормонов, присутствующих в растении в очень ограниченных количествах.

Повидимому и при образовании отделяющего слоя не исключается участие гормонов в смысле их возникновения или перераспределения. Подход с этой точки зрения мы находим в работах Laibach⁽⁷⁾, La Rue⁽⁶⁾, S. Locke⁽⁸⁾.

С нашей точки зрения следовало бы идти по линии изучения другой группы фитогормонов, так называемых гормонов роста группы В, которые, как известно, являются гормонами клеточного деления. Наши предыдущие исследования показали, что эта группа веществ играет большую роль в развитии растений и чрезвычайно динамична под влиянием внешних условий⁽²⁾. В этом направлении нами и были предприняты исследования в настоящей работе.

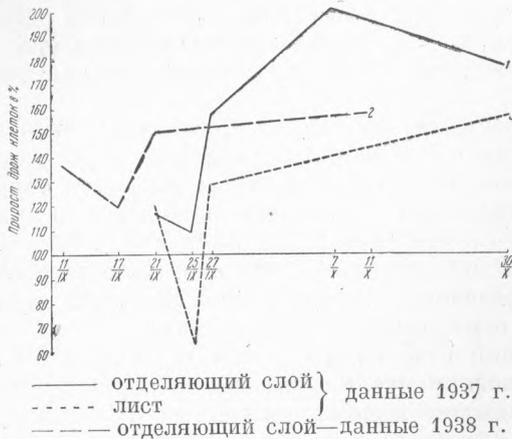
М е т о д и к а. Исследования проведены на многолетнем растении *Fraginus excelsior* в течение осени 1937—1938 гг.

Этот объект является удобным в том отношении, что здесь хорошо выражен черешок, его расширение и место прикрепления к стеблю, что давало возможность без затруднений брать пробы для вытяжки всегда в одном и том же месте.

Техника эксперимента была следующая: периодически, начиная с сентября, обрабатывалось несколько десятков черешков. При помощи бритвы или скальпеля в каждом черешке вырезалось место прикрепления его к стеблю. Из полученной растительной массы делались водные вытяжки в отношении 1 : 50. После трехминутного кипячения фильтрат испытывался на развитие дрожжей, засеянных в колбы Эрленмейера с 25 см³ питательной среды Гайдука. Вытяжка вводилась в количестве 2 см³. Контролем служили дрожжи, развивавшиеся при тех же условиях, но без вытяжки. Повторность—трехкратная. Относительное количество В-гормона определялось приростом дрожжевых клеток, размножившихся за сутки в опытных колбах, по отношению к контролю. Прирост определялся счетной камерой Thoma-Zeiss и выражался в процентах*. Периодическим испытанием на развитие дрожжей водных вытяжек предполагалось проследить динамику В-гормона в районе отделяющего слоя в соответствии с ходом нарастающих изменений климатических факторов. Следует указать, что условия осени 1937 г. резко отличались от осени

* Более подробно о методике см. работы Вернера⁽¹⁾, Сухорукова⁽¹²⁾ и Гаврилова⁽²⁾.

1938 г. Во второй половине сентября 1937 г. температуры заметно повышаются, тогда как в сентябре 1938 г. приблизительно с того же времени среднесуточные температуры резко падают, в некоторые дни доходя до $-2^{\circ}.8-2^{\circ}.7$. Резкое падение температуры воздуха оказало существенное влияние на дальнейший ход феноявлений. Не наблюдалось обычной постепенной раскраски листьев. Листья некоторых деревьев скручивались, чернели и опадали. У *Fraxinus excelsior* они опали почти на месяц раньше, чем в 1937 г.



Сопоставляя постепенно нарастающие изменения климатических факторов с изменениями, которые происходят в организме растений и в частности в районе отделяющего слоя, можно отметить, что по мере приближения листопада относительное количество *B*-веществ не остается постоянным (табл. 1).

Таблица показывает, что в начале процесса как действие вытяжки из отделяющего слоя, так и действие вытяжки, взятой

из листа, показывает снижение (см. фигуру), причем листовая вытяжка даже отрицательно действует на развитие дрожжей по сравнению с контролем (контроль представлен за 100). Подобное явление наблюдали Опарин и Купленская (10) при работе с соком сахарной свеклы.

Таблица 1

Вариант опыта (осень 1937 г.)	21 IX		25 IX		27 IX		7 X		30 X	
	Кол. дрож. клеток	Прирост в % от контроля	Кол. дрож. клеток	Прирост в % от контроля	Кол. дрож. клеток	Прирост в % от контроля	Кол. дрож. клеток	Прирост в % от контроля	Кол. дрож. клеток	Прирост в % от контроля
Контроль	37.0	100.0	37.8	100.0	27.0	100.0	62.5	100.0	86.5	100.0
С вытяжкой из района отделяющего слоя	43.4	117.3	41.2	109.0	42.4	157.0	125.0	200.0	151.1	174.6
С вытяжкой из листа	44.4	120.0	24.0	63.4	34.8	128.8	—	—	134.0	154.9

Падение веществ роста группы *B* к началу листопада с последующим повышением во время листопада нам удавалось наблюдать не только в листьях и в основаниях черешка *Fraxinus excelsior*, но и в листьях других видов растений, например *Tilia cordata*, *Betula pubescens*, *Ulmus effusa* и *Syringa vulgaris*. Повидимому это явление лежит в связи с замедлением и в дальнейшем прекращением оттока, однако объяснить такой глубокий минимум, наблюдаемый закономерно, мы пока затрудняемся.

По мере приближения листопада относительное количество *B*-гормона быстро увеличивается. Наибольший подъем кривой соответствует первой декаде октября. В это время наблюдалось начало массового листопада у данного объекта, который уже к 8 октября полностью сбросил листья.

Данные 1938 г. показывают ту же картину, но менее выразительно (табл. 2).

Таблица 2

Вариант опыта (осень 1938 г.)	11 IX		17 IX		21 IX		11 X	
	Кол. дрож. клеток	Прирост в % от контроля	Кол. дрож. клеток	Прирост в % от контроля	Кол. дрож. клеток	Прирост в % от контроля	Кол. дрож. клеток	Прирост в % от контроля
Контроль	22.0	100.0	15.0	100.0	10.0	100	20.0	100.0
С вытяжкой из района отделяющего слоя	30.0	136.3	19.0	126.6	15.0	150.0	31.5	157.5

Повидимому это связано со спецификой осени 1938 г. Под влиянием похолодания во второй половине сентября все процессы были ускорены. *Fraxinus excelsior* в 1938 г. сбросил листья почти на месяц раньше, чем в 1937 г., а именно с 21 по 25 сентября, чему соответствует и подъем кривой.

На основании полученных данных мы приходим к следующим выводам. 1. Листопад является сложным биологическим процессом. Под влиянием нарастающих изменений комплекса внутренних и внешних факторов в организме растения происходят глубокие изменения, которые приводят к образованию отделяющего слоя и как следствие к опадению листьев. 2. Образование отделяющего слоя находится во взаимосвязи с накоплением в данной области В-гормона. 3. По мере приближения листопада относительное количество В-гормона в районе отделяющего слоя быстро увеличивается, доходит до максимума и держится на довольно высоком уровне в течение всего листопада.

Лаборатория кафедры общей биологии
Пермского медицинского института.

Поступило
11 IV 1939.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Вернер и Клинг, Тр. Ком. по ирр. Академии Наук СССР, III (1934).
² К. Гаврилов, ДАН, XXII, № 6 (1939). ³ Джапаридзе и Аннели, Ботан. журнал СССР, 18 (1933). ⁴ Имс и Мак Даниэльс, Введение в анатомию растений (1935). ⁵ Соорер, Bot. Gas., 99, № 3 (1938). ⁶ La Rue, Anier, Journ. Bot., 22, 908 (1935). ⁷ F. Laibach, Ber. Deut. Bot. Gesell., 51, 336—340 (1933). ⁸ S. Locke, A. Biker a. Duggar, Journ. Agr. Research., 57, № 1 (1938). ⁹ Г. Молиш, Физиология растений (1933). ¹⁰ Опарин и Купленская, Труды майской сессии Акад. Наук СССР в 1935 г. (1936). ¹¹ H. Pfeiffer, Ber. der Deutsch. Bot. Gesell., 42, 291 (1924). ¹² Сухоруков, Клинг и Клячко, ДАН, I, № 7—8 (1935). ¹³ G. Haberlandt, Beiträge zur allg. Bot., 2, H. 1 (1928).