

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

М. Б. ШТЕРНБЕРГ

**ОБ ОСОБЕННОСТЯХ ФОРМООБРАЗОВАТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ
У НАКЛОННЫХ ПОБЕГОВ**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 30 XII 1950)

Одна из наиболее общих закономерностей развития растений состоит в том, что величины, характеризующие основные морфологические и физиологические свойства последовательно расположенных на побеге листьев, укладываются в одновершинную кривую. Долгое время эта закономерность была известна лишь для морфологических признаков листа — его площади и формы. Исследования Н. П. Кренке⁽¹⁾ и его школы показали, что изменение физиологических свойств листьев — активность ферментов, химический состав и т. д. — коррелирует с изменением их морфологических особенностей. Иными словами, увеличению площади и рассеченности листьев соответствует усиление активности ряда физиологических процессов.

Исключение из этого общего правила составляют наклонные или горизонтальные побеги ряда древесных пород. Еще в 1868 г. было установлено^(2, 3), что листья, расположенные на физически нижней стороне таких побегов, по размерам и весу значительно превышают находящиеся на физически верхней стороне листьев того же яруса при супротивном листорасположении (клен, каштан, ясень) или соседних ярусов при спиральном листорасположении (дуб).

Работая в 1945 г. в Западной Грузии (Анасеули), мы обнаружили, что у некоторых южных древесных пород ориентировка листа на побеге оказывает существенное влияние не только на размеры, но и на форму листа. Ниже приводятся результаты предпринятого нами физиологического изучения этого явления*.

Основным объектом исследования служил китайский тунг (*Aleurites Fordi*). На одном и том же экземпляре этого растения можно видеть цельнокрайние, однолопастные и двулопастные листья, чередующиеся, на первый взгляд, без какой бы то ни было закономерности. Однако измерение угла, составляемого осью черешка с вертикалью, показало, что форма листа, как и его площадь, зависят от ориентировки листа в пространстве. За нулевой был принят угол, составляемый с вертикалью черешком, направленным вертикально вниз; отсчет величины углов велся по часовой стрелке. Черешки лопастных листьев составляют наименьший угол с вертикалью, т. е. расположены на физически нижней стороне наклонного побега и ориентированы вниз (см. рис. 1). Эти же листья отличаются наибольшей площадью (см. рис. 2).

* Работа проводилась под руководством проф. Д. А. Сабина в Научно-исследовательском институте чая и субтропических культур (Анасеули) и на кафедре физиологии растений Московского государственного университета.

Зависимость формообразовательных процессов от ориентировки зачатка листа в пространстве проявляется наиболее ярко на так называемых клинотропных листьях, расположенных на боковых сторонах наклонных побегов и ориентированных почти в вертикальной плоскости. У таких листьев часть листовой пластинки, расположенная книзу от средней жилки, имеет большую площадь и более сложную (лопастную) форму, чем соответствующая частьверху от средней жилки (см. рис. 1).

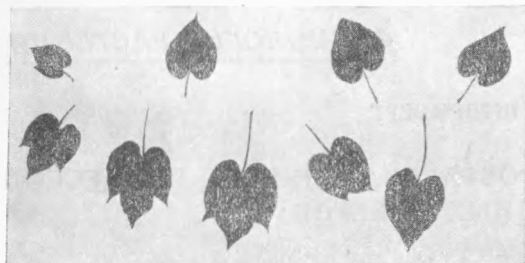


Рис. 1. Листья наклонного побега тунга

сторона этих побегов сильно рассечены (см. рис. 3). Вместе с тем, по площади листовых пластинок листья физически нижней стороны наклонных побегов шелковицы и бруссонетии, как и у тунга, превосходят листья, расположенные на физически верхней стороне побегов. В соответствии с этим у асимметричных листьев часть листа, расположенная книзу от средней жилки, отличается от соответствующей частиверху от средней жилки большей площадью и более сложной формой.

Отношение площади нижних листьев к площади верхних составляет величины, большие единицы, для тунга, шелковицы и клена, хотя в первом случае нижние листья имеют более сложную форму, во втором — более простую, а в третьем — не отличаются по форме от верхних. Таким образом, изменение площади листьев наклонных побегов не однозначно изменению их формы. Увеличение площади нижних листьев может сопровождаться как усложнением, так и упрощением формы этих листьев.

У окончивших рост нижних и верхних листьев наклонных побегов тунга, шелковицы и клена было определено содержание азота (общего и белкового) и углеводов (растворимых и крахмала). Результаты анализов, свидетельствуют об отсутствии существенных различий между верхними и нижними листьями по процентному содержанию определявшихся веществ. Но при расчете на целый лист у всех 3 видов количество азота и углеводов в нижних листьях значительно больше, чем в верхних.

Таким образом, во всех изученных случаях листья, расположенные на физически нижней стороне наклонных побегов, отличаются от листьев верхней стороны большими размерами, весом, количеством общего и белкового азота, растворимых углеводов и крахмала. Вместе с тем, у одного вида (клен) верхние и нижние листья имеют одинаковую форму, у другого (тунг) рассечены нижние листья, а у третьего (шелковица) — верхние листья.

У шелковицы (*Morus nigra* и *Morus alba*) и у бруссонетии (*Broussonetia parvifera*) площадь и форма листьев наклонных побегов также зависят от их ориентировки. Но у этих пород листья, расположенные на физически нижней стороне наклонного побега, имеют, в отличие от тунга, более простую форму, приближаясь к цельнокрайним, тогда как листья физически верхней

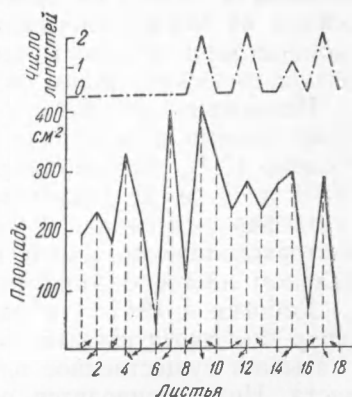


Рис. 2. Площадь и лопастность листьев наклонного побега тунга

Для понимания этих фактов, не укладывающихся в теорию Кренке, необходимо иметь представление о ходе процесса роста у листьев различной пространственной ориентировки. Измерение площади клеток закончивших рост листьев тунга, шелковицы и клена позволило выяснить, усилением какого из двух процессов — деления или растяжения — создается увеличение площади нижних листьев по сравнению с верхними. Результаты измерений не оставляют сомнений в том, что причиной усиленного роста листьев, расположенных на физически нижней стороне побега, является большее количество клеточных делений, а не увеличение размеров клеток.

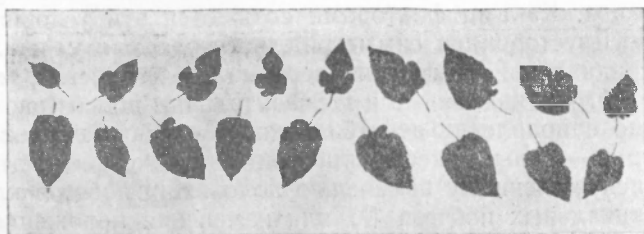


Рис. 3. Листья наклонного побега шелковицы

Так, отношение средней площади нижних листьев к площади верхних листьев ближайшего яруса составляет у тунга 2,36, у шелковицы 1,54, у клена (листья одного яруса) 2,35. Отношение же средних площадей клеток этих листьев выражается для тунга величиной 1,18, а у шелковицы и клена разница между площадями клеток верхних и нижних листьев оказалась статистически недоказанной (вероятность разницы между соответствующими величинами лежит в пределах от 0,2 до 0,5).

Наблюдение за видимым ростом листьев наклонных побегов производилось на тунге. Как видно из рис. 4, различие в ходе кривых роста верхних и нижних листьев весьма велико и сказывается уже на первых стадиях видимого роста листа.

Оно заключается в наличии у нижних лопастных листьев четко выраженной экспоненциальной ветви кривой роста при почти полном отсутствии ее у верхних цельнокрайних листьев. Известно, что экспоненциальная ветвь кривой роста характерна для наиболее хорошо развитых листьев средних членов морфогенетического ряда (4) и для листьев крупнолистных форм (5). Следовательно, и по ходу кривой видимого роста также можно судить о том, что рост нижних листьев протекает в особенно благоприятных условиях. Это подтверждается, кроме того, накоплением большего количества сухого вещества единицей площади

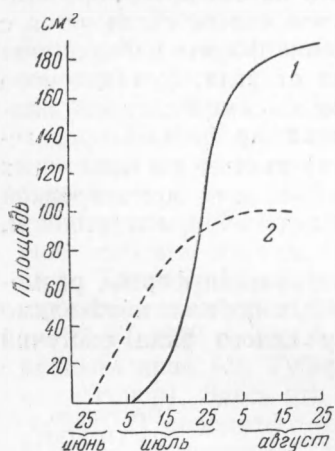


Рис. 4. Рост площади листьев наклонных побегов тунга. 1 — лопастные листья, расположенные на физически нижней стороне побега (VIII ярус), 2 — цельнокрайние листья, расположенные на физически верхней стороне побега (VII½ ярус)

площади нижнего лопастного листа по сравнению с верхним цельнокрайним: абсолютно сухой вес 1 см² верхнего листа тунга составляет 7,8 мг, а нижнего 11,3 мг, т. е. почти в 1,5 раза больше.

Полученные нами данные позволяют сделать заключение, что у ряда древесных пород ориентировка зачатка листа в пространстве оказывает на ростовые и формообразовательные процессы столь же сильное воздействие, как и возраст дерева или время появления зачатка. Нижние листья наклонных побегов взрослых деревьев, подобно листьям саженцев или средним членам морфогенетического ряда вертикальных побегов, отличаются большими размерами, усиленным накоплением сухого ве-

щества, большим количеством азота и углеводов, большим числом клеток, наличием экспоненциальной ветви в кривой роста. По форме нижние листья также сходны с листьями саженцев или мощных жирующих побегов. Так, для листьев молодых растений тунга характерна лопастная форма, а у молодых растений шелковицы листья менее рассечены, чем у взрослых. Очевидно, нижние листья наклонных побегов, как и листья молодых растений, находятся в особенно благоприятных для роста условиях. Какими факторами создаются эти условия?

Двусторонняя симметрия, наблюдаемая у наклонных побегов вместо радиальной симметрии вертикальных побегов, может быть обусловлена тем, что наклонные и горизонтальные побеги расположены не параллельно направлению действия одного из двух направленных внешних факторов — силы тяжести или света, или же обоих этих факторов. Опыты по искусственному изменению положения побегов клена (путем отгиба вертикальных побегов ⁽³⁾) или изменения положения всего дерева в кадочной культуре ⁽⁶⁾), производившиеся в темноте, показали, что основным действующим фактором является сила тяжести. Критерием возникающих при этом различий между верхними и нижними листьями служили их размеры и вес. Отсутствие зависимости различий в размерах и форме между верхними и нижними листьями наклонных побегов от освещения подтверждается кроме того следующим фактом: эти различия наблюдаются независимо от того, к какой стороне света обращен побег.

Н. П. Кренке ⁽¹⁾ считал, что большие размеры листьев, обращенных к почве, обусловлены различием развития листьев на отдельных ортостихах, относительной их автономностью. Это объяснение не согласуется с фактами, так как увеличение площади и изменение формы наблюдается не строго у листьев одной ортостихи, а зависит от угла, составляемого листом с вертикалью. Особенно важна ориентировка самой листовой пластинки, как это видно на примере асимметричных листьев. Распределение таких асимметричных (по форме и размерам) листьев на наклонных побегах тунга, шелковицы и брусонечии определяется их ориентировкой в пространстве, а не является неизменным наследственным признаком, как считал Н. П. Кренке ⁽⁷⁾.

Все изложенное говорит о том, что при сопоставлении формы, размеров и физиологических свойств листьев наклонных побегов необходимо учитывать не только возраст и ярусность, но у целого ряда растений также и ориентировку листьев в пространстве.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступило
28 XII 1950

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. П. Кренке, Теория циклического старения и омоложения растений, М., 1940. ² J. Wiesner, *Szb. Akad. Wissensch., Wien*, 58, 369 (1868). ³ A. B. Frank, *Bot. Zeit.*, 26, 873 (1869). ⁴ F. G. Gregory, *Ann. of Bot.*, 35, 93 (1921). ⁵ B. H. Goodwin, *Am. Journ. Bot.*, 24, 43 (1937). ⁶ W. Figdor, *Ber. deutsch. Bot. Ges.*, 22, 266 (1904). ⁷ Н. П. Кренке, Феногенетическая изменчивость, I, 1933—1935.