

М. М. САРКИСОВА
доктор биологических наук

ЗНАЧЕНИЕ РЕГУЛЯТОРОВ В ПРОЦЕССАХ РОСТА И РАЗВИТИЯ ВИНОГРАДНОЙ ЛОЗЫ И ПЛОДОВЫХ КУЛЬТУР

Широко известна способность зеленых растений вырабатывать разнообразные органические вещества, необходимые для питания, роста и развития. Среди этих веществ особое место занимают гормоны, обладающие высокой физиологической активностью и легко передвигающиеся по растению.

В настоящее время известны три основные группы гормонов растений: ауксины, гиббереллины и кинины.

Ауксины были первой группой гормональных веществ, обнаруженных в растении. Важный шаг в изучении регуляторов роста был сделан Н. Г. Холодным (1927, 1928) и Ф. Вентом (Went, 1926), которых заслуженно называют авторами гормональной теории роста и тропизмов.

Интенсивная работа по изучению влияния ростовых веществ на процессы роста, морфогенеза и индивидуального развития растений стала проводиться после выделения в 1933—1934 гг. Кеглем с сотрудниками в химически чистом виде гетероауксина.

В современной физиологии растений проблема фитогормонов—одна из интенсивно развивающихся областей знания. Однако, многие вопросы, связанные с гормональной регуляцией роста и развития многолетних древесных и кустарниковых растений, в том числе произрастающих в условиях су-

хого и жаркого климата Армении изучены не в достаточной степени. В связи с этим, нами были предприняты исследования, основной целью которых явилось изучение роли регуляторов роста—ауксинов, гиббереллинов, других физиологически-активных соединений—витаминов и стимуляторов, выделяемых патогенными микроорганизмами, а также ретардантов в процессах вегетативного размножения, роста и плодоношения виноградной лозы и плодовых культур.

Ауксины и другие синтетические ростовые препараты нашли широкое применение в практике вегетативного размножения целого ряда растений. Стимуляторы роста стали применять как для стимуляции корнеобразования средне- и трудноукореняющихся пород, так и для ускорения корнеобразования у растений легкоукореняемых. К числу последних относится и виноградная лоза.

Изучение влияния ростовых препаратов на корнеобразование черенков винограда проводили многие исследователи и во всех случаях было установлено стимулирующее действие бета-индолилуксусной кислоты (ИУК), альфа-нафтилуксусной кислоты (НУК), бета-индолилмасляной кислоты (ИМК) и др. на ускорение образования корней и повышение процента укоренения (Чрелашвили, 1943; Серпуховитина, 1947; Портянко 1949; Кондо и др. 1952; Турецкая, 1957). Кроме синтетических стимуляторов роста на процесс образования корней у черенков положительное влияние оказывают вытяжки растительных тканей (Зильберянис, 1951; Молотковский и др. 1952; Моисеев, 1953; Мирошниченко, 1954; Рубаник, 1954; Мельник, 1955).

Физиологическая активность растительных вытяжек обуславливается их содержанием. Во-первых, в них содержатся ауксины, главным образом в виде гетероауксина; во-вторых, в вытяжке содержатся и другие физиологически активные вещества: витамины группы SH, нуклеиновые кислоты и др. (Турецкая, 1961). Весь этот комплекс способен индуцировать корнеобразование у черенков.

Весьма богаты различными физиологически активными соединениями—стимуляторами роста, витаминами и ферментами выделения микроорганизмов (Иерусалимский,

1940). В положительном действии ростовых препаратов весьма существенным является ускорение образования корней, поскольку при обычном укоренении черенков винограда, без применения ростовых препаратов, запасные питательные вещества в первую очередь расходуются на рост побегов, а в связи с этим, образование корней запаздывает и они возникают в небольшом количестве.

С целью изучения влияния ростовых препаратов и их смеси с витаминами на корнеобразование черенков винограда, на их приживаемость и дальнейшее развитие, а также выяснения их физиологической роли в этом процессе нами проводились исследования над одностебельными черенками сортов Воскеат, Спитак Араксени, Саперави, Арарати, Кахет, Адиси, Неркени. Нижние концы черенков обрабатывались водными растворами стимуляторов роста ИУК—0,02%, ИМК—0,01%, НУК—0,005%, а также их смеси с витаминами С и В₁ в течение 18—24 часов.

Нам удалось установить, что распускание почек и появление первых побегов на черенках контрольных и обработанных ростовыми препаратами происходит не одновременно. На контрольных черенках распускание почек происходит на 8-ой день после посадки, а в это время на них корней еще не бывает. Опытные черенки в это же время уже имеют корни, а почки у них распускаются значительно позднее—на 16—17 день после посадки. Синтетические ростовые препараты стимулировали корнеобразование черенков винограда, ускоряя появление и усиливая рост корней и процент укоренившихся черенков. Все испытанные нами ростовые препараты способствовали лучшему укоренению черенков по сравнению с контрольными. Применение ростовых препаратов никаких формативных изменений и ростовых аномалий у черенков и развивающихся на них молодых побегов не вызывают и вместе с тем дают возможность за короткий промежуток времени получить черенки с такими сильно развитыми корнями, что становится возможным производить их непосредственную пересадку из теплицы в открытый грунт. Исследования, проведенные нами, показали, что стимуляторы роста, выделяемые бактериями—возбудителями рака

плодовых деревьев *Pseudomonas timefaciens* a Towns и ту-беркулеза свеклы *Xanthomonas beticola* Sm. В. Т. способны в такой же мере стимулировать корнеобразование черенков винограда, как и синтетические ростовые вещества ИУК, ИМК, НУК.

Под влиянием стимуляторов роста происходит физиологическая поляризация черенков—быстрое передвижение веществ к нижним концам и их расходование на образование корней, а после появления корней активация ростовых процессов в верхних частях черенков и ускорение роста побегов. В срезанных черенках, не обработанных стимуляторами роста возникновение полярности выражено слабее, запасные вещества затрачиваются на распускание почек и рост зеленых побегов, образование корней запаздывает и они образуются только после появления ассимилирующих листьев. Очевидно различие в скорости образования корней и роста побегов у опытных и контрольных черенков винограда является результатом тех коррелятивных отношений, того обмена веществами, который возникает между полярными концами в связи с обработкой стимуляторами роста (рис. 1). Усиление физиологического градиента под влиянием стимуляторов роста черенков винограда приводит к такой поляризации, которая обеспечивает быстрое образование корней и последующий рост побегов.

Другая группа регуляторов роста—гиббереллины вошли в науку позднее. Впервые гиббереллины были выделены в чистом виде японским ученым Ябута в 1935 г. (Yabuta, 1935).

Установлено, что гиббереллины не только стимулируют рост растений, но и участвуют в эндогенной регуляции роста, а также различных видов активностей, связанных с развитием (покой, цветение, фотопериодизм).

Согласно имеющимся в литературе данным, обработка гиббереллинами вызывает у растений резкое удлинение стебля и черешков листьев, образование партенокарпических плодов. Особенно ярко проявляется это действие на розеточных растениях длиннодневных видов, у которых гиббереллины вызывают ускорение цветения.

При нашем испытании гиббереллина на 14 сортах и перспективных гибридах винограда по реакции воздействия все они были разделены на две группы. Первую группу составили сорта бессемянные, вторую группу семенные и сорта с функционально женским типом цветка. Наиболее резким

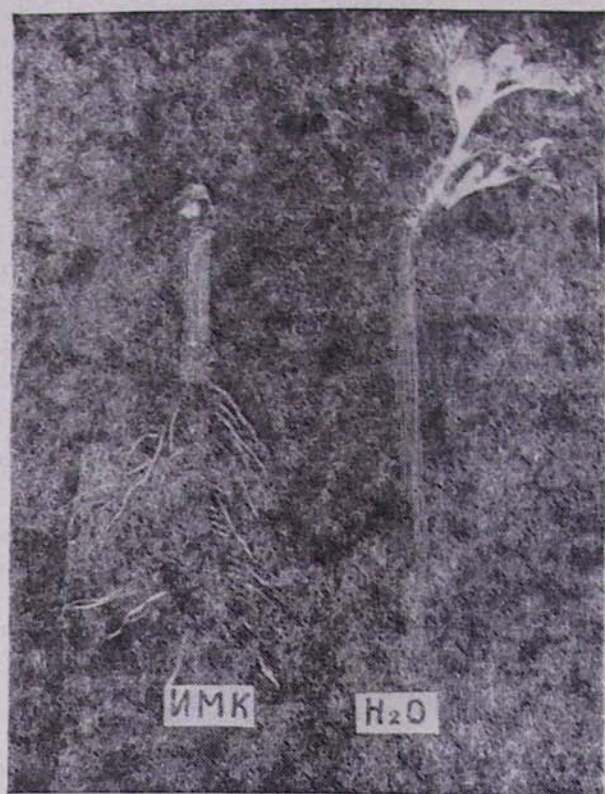


Рис. 1. Влияние ИМК на образование корней и рост побегов у черенков винограда сорта Токуи на 15 день после посадки: слева—обработка ИМК, справа—контроль

различием в реакции на воздействие гиббереллина между этими двумя группами сортов было завязывание ягод в грозди. У первых усиливается завязывание ягод, увеличиваются их размеры и повышаются вес гроздей и урожай с куста;

у вторых—завязывание ягод подавляется, их размер уменьшается, вес гроздей и урожай с куста снижаются.

Различие в реакции бессемянных и семенных сортов не ограничивается только генеративными органами, а распространяется и на органы вегетативные. У семенных сортов вытягивание побегов под влиянием гиббереллинов идет значительно интенсивнее, чем у бессемянных сортов. Одновременная обработка соцветий винограда гиббереллином и одним из витаминов (аскарбиновой кислотой или тиамином) не вызывает каких-либо существенных изменений в росте ягод, весе гроздей и урожае с куста. У семенных сортов при воздействии гиббереллином число ягод, оставшихся на кустах, значительно уменьшается, в соответствии с этим уменьшаются размеры и вес гроздей и резко снижается урожай винограда. Изменения эти наблюдались в меньшей мере при концентрации растворов гиббереллина 0,0005% и усиливались при повышении концентрации до 0,005%. Необычное увеличение веса гроздей при воздействии гиббереллином у бессемянных сортов Еревани желтый и Еревани розовый вскрывает большие потенциальные возможности к росту ягод у этих сортов (рис. 2).

В регуляции формирования ягод и гроздей винограда, помимо гиббереллинов можно применять и ретарданты. Несмотря на то, что эти два вещества отличаются резко противоположным действием, в регуляции плодообразования винограда они оба эффективны при применении на различных сортах. С помощью ретарданта ССС можно добиться уплотнения гроздей за счет предотвращения физиологического осыпания цветков у сортов, которым свойственно это явление. Увеличение урожая винограда у таких сортов с помощью ретардантов, по-видимому связано с тем, что подавляя рост побегов в длину, они способствуют усилению камбиальной деятельности как в побегах, так и в гроздьях винограда. Интенсивная дифференциация механических элементов грозди предотвращает образование отдельного слоя в цветоножках. Механическая устойчивость цветков в соцветии в целом, нормальные условия опыления приводят в конечном счете к образованию большого числа ягод и уп-

лотнению гроздей винограда (Саркисова, Погосян, Чайлахян, 1969).

Имея в виду большое теоретическое и практическое значение вопроса о последствии опрыскивания гиббереллином кустов винограда в последующие годы, мы поставили перед собой задачу провести изучение последствия гиббереллина. Исследования прежде всего сводились к выяснению следующих основных биологических особенностей виноградной лозы: 1—сроков наступления фаз развития, 2—

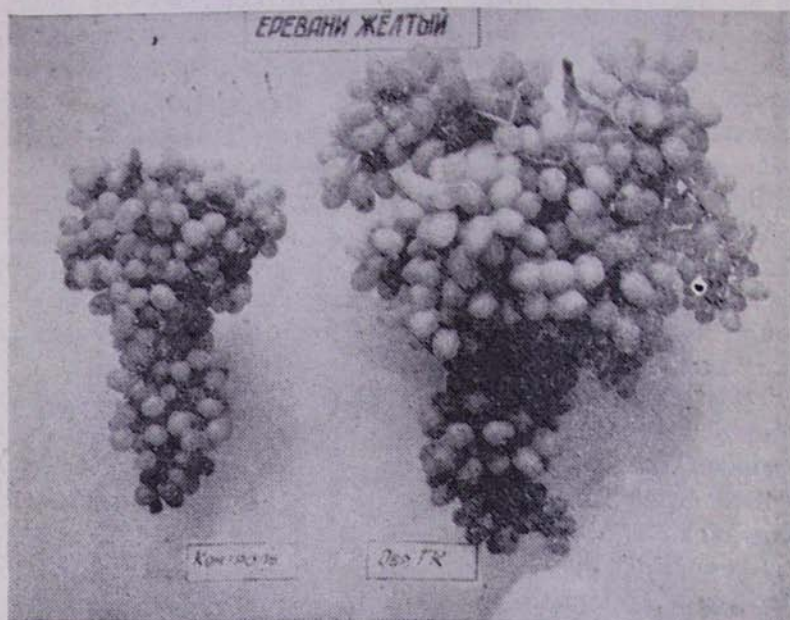


Рис. 2. Влияние гиббереллина на рост ягод и гроздей бессемянного сорта винограда Ереван желтый. Слева—гроздь с контрольного куста, справа—гроздь с куста, обработанного 0,01% раствором гиббереллина.

структуры куста и плодородности побегов, 3—урожайности и качества урожая. В результате стало известно, что обработка бессемянных сортов винограда гиббереллином существенных различий в смысле начала или завершения от-

дельных фаз развития на следующий год не оставляет. Существует лишь незначительная разница в сроках распускания глазков в первый год после обработки гиббереллином. В этом случае наблюдалась задержка распускания глазков на 2—3 дня у бессемянных сортов и на 7—8 дней у семенного гибрида 20/32. На второй год после обработки разница в сроках распускания почек исчезает полностью и все фазы развития обработанных ранее и не обработанных кустов наступают в одно и то же время.

Другой биологической особенностью виноградного куста, на которую гиббереллин оказывает влияние, является структура куста и плодоносность побегов. Нами установлено, что благотворное влияние гиббереллина сказывается как в год обработки, так и в последующий год, так как способствует у этих сортов хорошему приросту побегов и увеличению плодоносности, что является залогом будущего урожая. Учет урожая и определение механического и химического состава ягод винограда показали, что обработка гиббереллином никаких отрицательных последствий на качество и количество урожая не оставляет.

По поводу различия в реакции различных сортов (семенных и бессемянных) винограда на воздействие гиббереллином Уивером (Weaver, 1959) было сделано предположение, что у семенных сортов развивающиеся семена, по-видимому, являются источником собственных гиббереллинов, обеспечивающих нормальный рост ягод, тогда как у бессемянных сортов количество природных гиббереллинов невелико и при введении гиббереллинов извне получается положительный высокий эффект. Природные гиббереллины были обнаружены в семенах и различных органах многих растений (Kamensca, 1966, Jackson, Coombe, 1966, Schildmacher, Borriess, 1967, Hoad, Bowen, 1968, Lasowsky, 1968, Терентьев, Царева, Шуцкая, 1968).

Различная реакция семенных и бессемянных сортов винограда на обработку гиббереллином привела нас к предположению о том, что она связана с содержанием природных гиббереллинов не только в органах плодоношения, но и в вегетативных органах. Для проверки этого предположения

нами проводились исследования по изучению содержания природных гиббереллинов или гиббереллоподобных веществ (ГПВ) в различных органах семенных и бессемянных сортов винограда и динамики их изменения при введении гиббереллинов извне. Определение ГПВ проводилось по методу, разработанному Ложниковой, Хлопенковой и Чайлахяном (1965). Фиксация материала проводилась парами этилового спирта. Экстракция производилась ацетоном. В качестве растворителя служил изопропиловый спирт; хроматограмму проявляли 5% серной кислотой. Хроматограмма нисходящая, метчиком служила ГК-А₃. Биотестом служили семена карликового гороха Пионер.

В результате этих исследований установлено, что содержание природных гиббереллинов в вегетативных и генеративных органах у бессемянных сортов винограда значительно ниже, чем у семенных. При этом у бессемянных сортов содержание природных гиббереллинов примерно одинаково в различных органах растений и мало меняется в период плодоношения, у семенных сортов гиббереллинов в генеративных органах больше чем в вегетативных и их количество возрастает от начала образования до полного созревания ягод. Опрыскивание кустов раствором гибберелловой кислоты приводит к значительному возрастанию содержания гиббереллинов во всех органах бессемянных сортов, которое достигает уровня, обычного для контрольных растений семенных сортов. Опрыскивание же кустов семенных сортов приводит к чрезмерному накоплению гиббереллинов как в вегетативных органах, так и в генеративных.

Динамика изменения гиббереллинов у семенных и бессемянных сортов винограда дает экспериментальное обоснование к решению вопроса о том, почему обработка кустов раствором гибберелловой кислоты влияет на рост, структуру куста и урожайность бессемянных сортов положительно, а семенных — отрицательно. У первых она восполняет недостаток природных гиббереллинов, у вторых вызывает их чрезмерный избыток. В теоретическом отношении это позволяет высказать общее соображение, что положительный эффект на растения гиббереллинов, вводимых извне, следует

ожидать во всех тех случаях, когда недостаток природных гиббереллинов вызывает ограничение ростовых процессов. Практически это свидетельствует о широких возможностях применения препаратов гиббереллинов для усиления роста ягод и повышения урожайности бессемянных сортов винограда.

Стимуляция сорта стеблей и ягод винограда при воздействии гиббереллинами поставила перед нами более широкую задачу—выяснить влияние гиббереллинов на те анатомо-физиологические процессы, которые играют важную роль в росте и развитии растений. В связи с этим мы старались выяснить действие экзогенного гиббереллина на содержание ауксинов и ингибиторов в различных органах виноградной лозы, на интенсивность дыхания побегов в зависимости от ярусного расположения тканей и на их анатомическое строение.

Стимулирующее действие гиббереллинов на рост некоторые исследователи—Филлипс, Влитос и Кутлер (Phillips, Vlitos, Cytler, 1959) приписывают увеличению в тканях содержания ауксина. Кёгл и Стерна (Ko'gl, Sterna 1960) считают, что гиббереллины повышают эффективность ауксина в тканях, а Гилман и Первис (Hillman, Purvis, 1961) придерживаются мнения о том, что гиббереллины влияют на рост совершенно независимо от ауксина. Гамбург (1965), Бойчук и Миколенко (1965), Яворская (1965) отмечают, что гиббереллины вызывают определенные изменения в ауксиновом обмене надземных органов зеленых растений.

Определение свободных ауксинов и ингибиторов роста проводились нами методом нисходящей хроматограммы на бумаге. За основу была принята методика, разработанная Кефели и Турецкой (1966, 1968). Фиксация материала производилась кипящим этанолом. Проводилась 5—6-кратная экстракция ростовых веществ, которые очищали от перекисей подкисленным серным эфиром. Последний выпаривали в токе холодного воздуха, а осадок заливали 96%-ным этанолом. Хроматографическая бумага, Ленинградская № 2, медленная, промывалась в 20%-ной муравьиной кислоте. Количество наносимой вытяжки соответственно 0,7 г сухого

веса исходной навески в каждом пятне. Применялись как кислые, так и щелочные растворители. После просмотра в УФ свете, измерения пятен хроматограммы ставились на биотест. Оценку пятен на биотест по приросту отрезков колосов пшеницы Эритролеукон 16 проводили по методу Бояркина (1948 г.). С целью предварительной идентификации полученных пятен, хроматограммы обрабатывали AgNO_3 без NaOH и с NaOH , хлорным железом, диазотированной сульфаниловой кислотой, ванилиновым реактивом, реактивом Сальковского и Эрлиха. На основании полученных данных — окраски при дневном свете, окраски в ультрафиолетовом свете (УФ), в атмосфере NH_3 и по R_f пятен судили о возможной природе данного регулятора роста.

Результаты наших исследований позволили подтвердить мнение тех исследователей, которые считают, что в основе действия гиббереллинов лежит увеличение содержания ауксинов в тканях. Это явление приводит как к растяжению клеток, так и к стимуляции клеточного деления. Эффективность гиббереллинов в качестве регуляторов роста и изменения их содержания в различных растущих органах виноградной лозы говорит о том, что эти вещества являются компонентами той природной системы, которая стимулирует рост у высших растений. Увеличение содержания эндогенного ауксина в результате обработки растений гиббереллином в наших исследованиях сопровождалось наблюдаемой ростовой реакцией растений — увеличением размеров ягод, разрастанием гребней и ростом побегов в длину.

Помимо увеличения содержания эндогенных ауксинов в различных органах виноградной лозы, гиббереллины влияют и на целый ряд физиологических процессов. Феофановой (1960) установлено, что гиббереллины способствуют увеличению интенсивности физиологических процессов — фотосинтеза и дыхания растений. Усиление активности гидролитических процессов под воздействием гиббереллина наблюдал Палег (1960, 1961). Аналогичные результаты получены Хотьковичем (1961), Закардонцем (1961), Еремсом (Jeremias, 1966) и др.

Наши исследования также показали, что под действием гиббереллина усиливаются окислительно-восстановительные процессы (Саркисова, 1968). Усиление интенсивности дыхания в различных органах виноградной лозы происходит как у семенных, так и бессемянных сортов; гиббереллины, вызывая обычно очень сильное удлинение побегов, вместе с тем способствуют и усилению интенсивности дыхания как в тканях верхушки, так и основания побегов. Увеличение содержания эндогенных ауксинов, усиление интенсивности дыхания и роста различных органов виноградной лозы под влиянием гиббереллинов коррелирует с увеличением размеров клеток и тканей, составляющих орган растений (Саркисова, 1970). Наибольшее разрастание клеток наблюдается в тканях флоэмы и древесной паренхимы (сосуды). Сильное разрастание клеток различных тканей побегов с обработанных кустов отмечается в период созревания винограда. Гиббереллин очень сильно влияет и на удлинение клеток ягод винограда. Уже через 10 дней после обработки кустов проведенные промеры показали, что в контроле они имели среднюю длину в 47 мк и ширину в 35 мк, тогда как в варианте обработки гиббереллином соответственно имели 76 и 56 мк.

Исходя из результатов проведенных нами исследований и литературных данных можно утверждать, что гиббереллины действуют не на отдельно взятый процесс растительного организма, а на совокупность целого ряда процессов, на общий обмен веществ, которые в результате приводят к изменению роста и развития всего растения.

Исследования способности черенков к образованию корней различных плодовых, лесных и декоративных культур показали, что она колеблется в широком диапазоне, начиная от легкоукореняющихся до практически совершенно не укореняющихся видов, и зависит от целого ряда внутренних и внешних причин. При всем том большом успехе, который имело применение ростовых препаратов для ускорения корнеобразования черенков многих видов, для значительной части многолетних плодовых и лесных пород положение не изменилось, так как их черенки оказались невосприимчивыми к действию ростовых препаратов.

Задача преодоления трудностей вегетативного размножения при помощи черенкования для некоторых растений остается и в настоящее время еще не разрешенной и привлекает внимание многих исследователей. В наших исследованиях мы задались целью выяснить потенциальные возможности укоренения черенков плодовых культур, произрастающих в условиях сухого и жаркого климата Армении и стимулировать эту возможность при помощи регуляторов роста. Для этого нами были предприняты исследования в двух направлениях: 1) по изучению влияния эндогенных и экзогенных регуляторов роста на корнеобразование черенков плодовых пород, 2) по изучению влияния эндогенных и экзогенных регуляторов роста на анатомо-физиологические особенности плодовых пород, различающихся по способности регенерации корней.

Нами были сделаны подходы как к разработке рациональных способов укоренения черенков плодовых пород, так и к выяснению физиологической природы различий в способности черенков к укоренению. Из рациональных способов получения корнесобственных растений ценных сортов плодовых культур нами было избрано кольцевание. Кольцевание способствует образованию корней на ветвях и побегах растений и заключается в снятии полоски коры или в наложении перетяжки вокруг ствола благодаря чему происходит задержка оттока вниз по коре пластических веществ, вырабатываемых листьями. Еремееву (1933, 1965) и Турецкой (1949, 1959, 1961) удалось показать, что выше пояса кольцевания, кроме питательных веществ, скапливаются также ауксины, способствующие часто образованию корней над кольцом. Наши исследования показали, что метод кольцевания побегов с целью их укоренения может быть применен ко многим плодовым культурам, произрастающим в условиях низменной зоны Армении. Основными для этого являются два условия: наличие листьев на кольцеванных побегах, которые служат источником ассимилятов, необходимых для питания вновь образующихся корней, и активные ростовые препараты, под влиянием которых усиливается приток этих ассимилятов к верхней кромке кольцеванных мест. Регулирование первого условия сводится к установлению правиль-

ного срока кольцевания. Нашими исследованиями было показано, что наилучшим сроком является весенний период для плодовых культур с ранней приостановкой роста (яблоня, груша) и осенний—для культур, обладающих второй волной роста в конце лета (абрикос, персик). Именно в это время листья создают пластические вещества, направляющиеся вниз к месту кольцевания; без листьев кольцеванные побеги лишены этих ассимилятов и погибают от истощения (рис. 3).



Рис. 3. Влияние весеннего кольцевания и смеси 0,02% ИМК с витамином С на образование корней у персика сорта Пинту.

Регулирование второго условия определяется выбором наиболее активного для корнеобразования ростового препа-

рата. Наши исследования по сравнению активности различных соединений показали, что наилучший эффект дает ИМК.

По способности черенков к образованию корней плодовые породы, произрастающие в условиях низменной зоны Армении, нами разделены на три группы. Первую группу составляют неукоряющиеся, т. е. те черенки, которые не дают корней ни в контроле, ни при воздействии синтетическими ростовыми препаратами. Сюда относятся яблоня, груша, черешня и слива. Вторую группу составляют породы трудноукоряющиеся у которых черенки не образуют корней в контроле, но образуют их под влиянием ростовых препаратов. К ним относятся персик и абрикос. Третью группу составляют породы, способные к укоренению в контроле, но значительно повышающие эту способность при воздействии ростовыми препаратами. В третью группу входят айва, карликовые формы яблони (Маргахндзор).

Наряду с другими причинами трудной укоряемости черенков плодовых пород, можно было предполагать, что они связаны с уровнем содержания эндогенных физиологически активных веществ, вырабатываемых самими растениями ауксинов и ингибиторов и их взаимодействием с синтетическими ростовыми препаратами, вводимыми извне. Для обоснования этого предположения нами было предпринято изучение содержания природных ауксинов и ингибиторов роста в черенках плодовых пород и сделано сопоставление с их способностью к укоренению. В результате установлено, что первая группа неукоряющихся пород отличается большим содержанием эндогенных ингибиторов роста, которые весьма специфичны и устойчивы в постоянстве состава как в начале вегетации, так и в период покоя. Синтетические стимуляторы роста почти не способны вызвать какие-либо изменения в составе природных ауксинов и ингибиторов у этих пород (Чайлахян, Саркисова, 1968).

У плодовых пород входящих во вторую группу трудноукоряющихся, соотношение содержания ауксинов и ингибиторов в различные периоды жизни растений можно искусственно регулировать с помощью синтетических ростовых веществ. Увеличение содержания стимуляторов в черенках

этих растений путем внесения их извне и создание благоприятных внешних условий приводит у таких пород к корнеобразованию черенков.

У плодовых пород, составляющих третью группу сравнительно легкоукореняющихся пород, в процессе корнеобразования черенков происходят активные изменения в содержании природных ауксинов и ингибиторов как в периоде покоя, так и в периоде вегетации и это обеспечивает их способность к образованию корней.

Наши исследования показали, что одной из главных причин, обуславливающих образование корней на черенках плодовых пород, является их способность к изменению состава эндогенных регуляторов роста—ауксинов и ингибиторов. Черенки неукореняющихся пород отличаются постоянством состава ингибиторов и отсутствием реакции на обработку синтетическими ростовыми препаратами. Черенки трудноукореняющихся пород и в еще большей мере черенки сравнительно легкоукореняющихся пород отличаются способностью к изменению состава регуляторов и лабильной реакцией на обработку синтетических ростовых препаратов, в результате чего увеличивается содержание ауксинов. Плодовые породы, различающиеся по своей способности к регенерации корней, имеют и некоторые физиолого-анатомические особенности. К ним относятся различная динамика образования ауксинов и ингибиторов в побегах в годичном цикле развития, а также различия в интенсивности дыхания, содержания сахаров, передвижения веществ.

С целью выяснения того, является ли превалирование эндогенных ингибиторов роста над ауксинами у неукореняющихся пород величиной постоянной, и нет ли периодов развития растений, когда это соотношение несколько меняется и процесс укоренения черенков можно приурочить к этому времени, нами изучалась динамика образования и накопления эндогенных регуляторов—ауксинов и ингибиторов роста в годичном цикле развития растений. В результате установлено, что в экстрактах из коры и почек яблони и груши (I группа) до наступления вегетации содержатся ингибиторы роста с 40% степенью торможения. Эти инги-

биторы у обеих культур расположены в зонах $R_i=0,45$ и $0,6$. С наступлением весеннего сокодвижения, наряду с ингибиторами роста со значительно меньшей ингибирующей способностью (5—20%), обнаруживаются стимулирующие рост вещества в зонах $R_i=0,55$ и $0,6$. Стимулирующая способность их колеблется в пределах $R_i=15—30\%$. С наступлением цветения яблони обнаружить ауксины в коре побегов уже не удастся. В зонах $R_i=0,36—0,6$ обнаруживаются ингибиторы роста, процент ингибирования которых доходит до 20 (рис. 4).

У груши Сини ингибиторы $R_i=0,5$ имеют меньшую ингибирующую способность (12%) и наряду с ними имеются в $R_i=0,06$ стимулирующие рост вещества.

Высокое содержание ауксинов в почках и коре побегов текущего года у груши и яблони обнаруживается в раннеосенний период. С наступлением осенне-зимнего покоя плодовых пород следы ауксинов в различных зонах хроматограммы встречаются до февраля, с очень низкой стимуляцией роста (до 10%). Однако, наличие следов ауксинов в осенне-зимний период сопровождается большим содержанием ингибиторов роста.

Надо отметить, что эти две породы хотя и несколько отличаются по времени образования ауксинов и их стимуляционной способности, однако обладают и весьма важными общими свойствами. Они заключаются в том, что у обеих пород в побегах в течение всего годичного цикла обнаруживаются свободные ингибиторы роста. Ауксины в них встречаются в период распускания почек и цветения. С наступлением фазы плодообразования ауксины в побегах исчезают и, вероятно, транспортируют к наиболее растущим органам—плодам и точкам роста. Так продолжается до наступления осеннего периода. В поздние-осенний период происходит максимальное накопление ингибиторов роста, которые не исчезают до наступления следующей вегетации. Общее явление для этих двух культур заключается в том, что соотношение ауксинов и ингибиторов в годичном цикле развития всегда превалирует в сторону более высокого содержания ингибиторов роста.

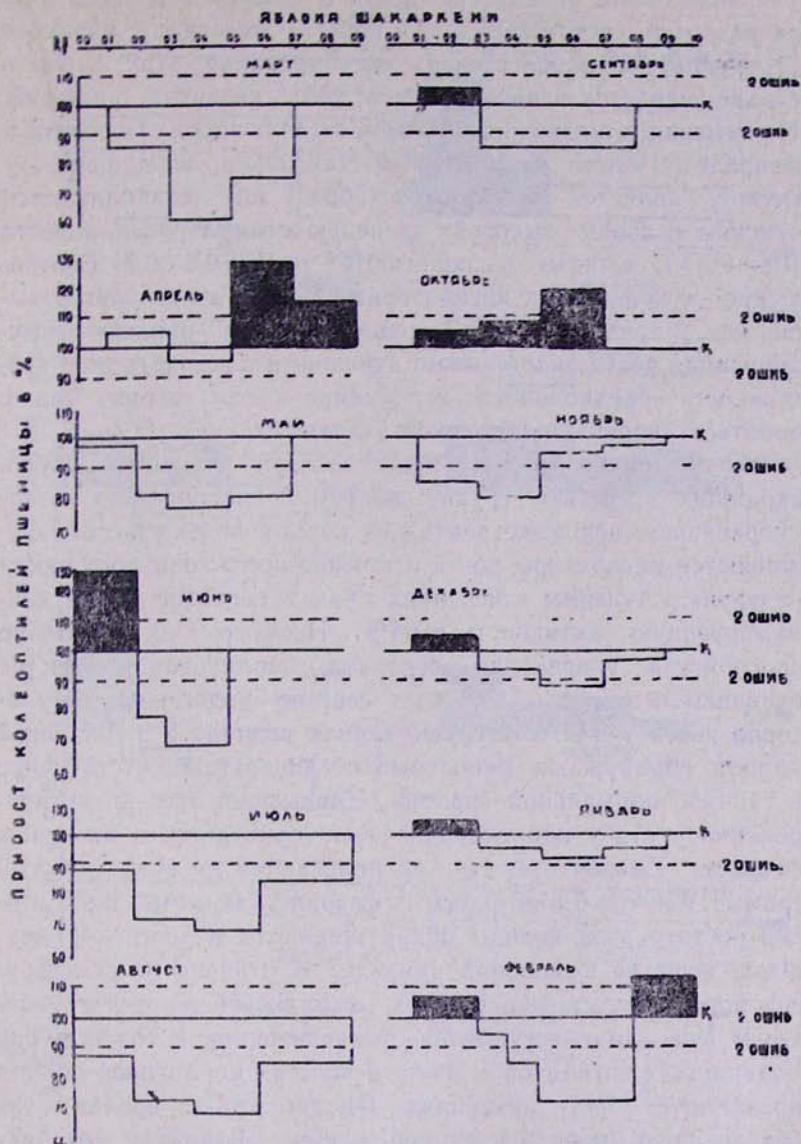


Рис. 4. Эндогенные регуляторы роста—ауксины и ингибиторы в коре и почках яблони сорта Шакаркени в годичном цикле развития. На абсциссе расположены различные величины Rf , на ординате рост coleoptилей пшеницы в процентах к контролю. Пунктиром ограничен доверительный интервал $\pm 10\%$.

Эндогенные ингибиторы роста в течение годовичного цикла развития встречаются и в побегах персика и абрикоса (II группа). Однако, степень ингибирования этих веществ сильно меняется в зависимости от фазы развития растений. Наивысшая степень ингибирования у этих пород отмечается в феврале и в марте. Характерным для пород, входящих в эту группу, является то, что в сентябре у них накапливаются ауксины с очень высокой степенью стимулирования роста (68—89%), которые располагаются в $Rf=0,2-0,3$. Соотношение ауксинов над ингибиторами у этих двух культур выше, чем у представителей I группы. Высокий процент стимулирования роста эндогенными ауксинами в сентябре дает возможность предположить, что именно в этот период можно добиться укоренения черенков указанных культур (рис. 5).

Несмотря на то, что представители плодовых пород, входящих в третью группу, являются сравнительно легкоукореняющимися, в экстрактах из коры и почек у них обнаруживаются ингибиторы роста в течение всего годовичного цикла развития. Ауксины в черенках айвы в сентябре имеют стимулирующую активность в 94%. Несмотря на то, что по способности укоренения черенков карликовая яблоня не отличается от айвы, однако в составе эндогенных регуляторов роста у них есть существенная разница. У карликовой яблони обнаружены фенольные соединения, отсутствующие в тканях нормальной яблони. Наивысшая степень ингибирования роста у карликовой яблони отмечается в июне и в феврале. Ингибиторы эти располагаются по всей хроматограмме (Rf от 0,1 до 0,95). В феврале, помимо ингибиторов роста у этой породы обнаруживаются и ростстимулирующие вещества фенольной природы. В отличие от всех других пород, ауксины в побегах карликовой яблони появляются еще до наступления сокодвижения, в $Rf=0,1-0,2$. Содержание ингибиторов роста в побегах карликовой яблони превалирует над ауксинами. Однако это не препятствует образованию корней у данной породы. Вероятно, преобладание ингибиторов у карликовой яблони имеет более тесную связь не со способностью образования корней, а с общей биологической карликовостью этого растения (рис. 6).

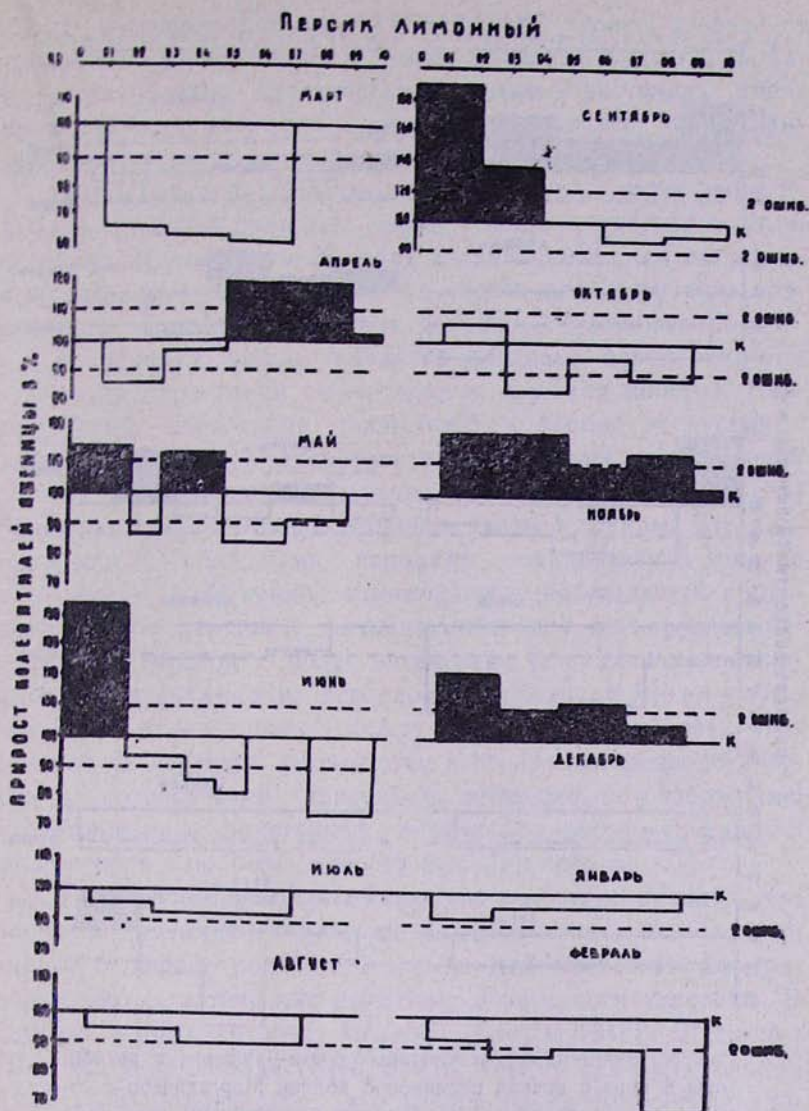


Рис. 5. Эндогенные регуляторы роста—ауксины и ингибиторы в коре и почках персика сорта Лимони в годичном цикле развития. На абсциссе расположены различные величины R_f , на ординате—рост coleoptилей пшеницы в процентах к контролю. Пунктиром ограничен доверительный интервал $\pm 10\%$.

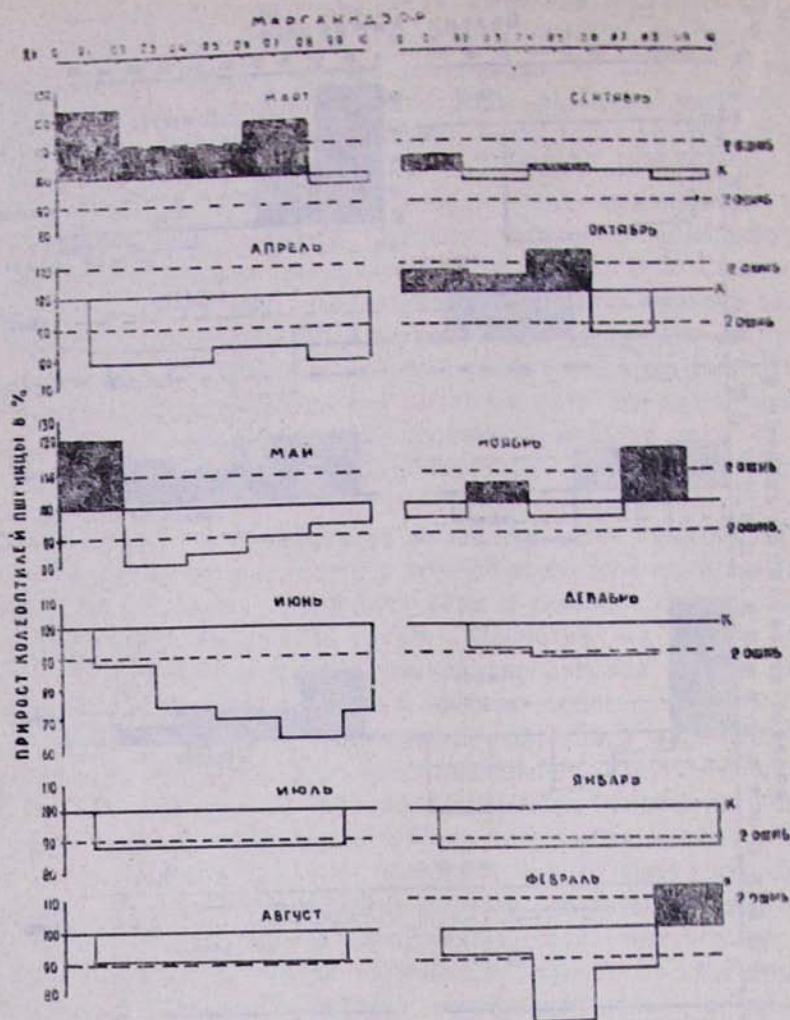


Рис. 6. Эндогенные регуляторы роста—ауксины и ингибиторы в коре и почках карликовой яблони Маргахидзор в годичном цикле развития. На абсциссе расположены различные величины RI, на ординате—рост coleoptилей пшеницы в процентах к контролю. Пунктиром ограничен доверительный интервал $\pm 10\%$.

Учитывая то обстоятельство, что главным критерием жизнедеятельности организма является процесс дыхания, в

своих исследованиях мы изучали и этот процесс в связи со способностью укоренения черенков плодовых культур. Дыхание и накопление пластических веществ в растениях являются наиболее важными и динамичными из всех происходящих процессов в растениях.

Исследований, посвященных изменению интенсивности дыхания побегов плодовых пород в связи с укореняемостью черенков, очень мало. В своих исследованиях мы пытались выяснить, не является ли он фактором, определяющим способность укоренения черенков различных плодовых пород.

В годичном цикле развития плодовых пород отмечено пять волн нарастания интенсивности дыхания побегов. Первая волна нарастания происходит в период распускания почек и цветения. У представителей плодовых пород первой группы интенсивность дыхания происходит несколько слабее, чем у представителей второй и третьей группы. Эта разница между плодовыми породами сохраняется в течение всей вегетации. В период зимнего покоя наблюдается противоположная картина: дыхание побегов у неукореняющихся пород происходит более интенсивно, чем у легкоукореняющихся. Результаты этих исследований показали, что плодовые культуры, отличающиеся между собой по способности укоренения их черенков, отличаются и по другим физиологическим и биологическим признакам, а именно, по содержанию и соотношению эндогенных регуляторов роста—ауксинов и ингибиторов и по интенсивности дыхания побегов.

В настоящее время в литературе имеются указания, что наряду с анатомическими и физиологическими показателями тканей черенков, большое значение для процесса регенерации имеют пластические вещества, в частности углеводы. В работах многих авторов: Кёртиса (Kortis, 1918), Штаринга (Staring, 1923), Рейда (Reid, 1924), Коваля (1953), Турецкой (1955, 1961) отмечается, что одной из причин легкой укореняемости черенков ряда культур является наличие значительного количества питательных веществ, и в частности сахаров по сравнению с трудноукореняемыми. Отрицать роль углеводов, а тем более сахаров в непосредственном участии в образовании корней невозможно. Однако, наши

исследования показали, что наличие большого количества сахаров не всегда является показателем способности укоренения плодовых культур. Содержание сахаров в побегах плодовых культур подвергается большим изменениям качественного и количественного характера в течение всего годичного цикла развития. Наибольшим содержанием сахаров отличаются побеги яблони и груши. Но, несмотря на это, по способности укоренения черенков эти культуры далеко уступают айве. Побеги же айвы в течение всего годичного цикла развития содержат в два-три раза меньше сахаров, чем побеги яблони и груши. Наивысшее содержание сахаров в побегах наблюдается в зимний период и в течение сокодвижения, когда растение все потенциальные возможности использует для благоприятной перезимовки и вступления в период вегетации. В связи с этим, мы склонны считать, что у плодовых культур, произрастающих в условиях низменной зоны Армении, коррелятивной связи между содержанием сахаров и способностью укоренения их черенков не существует. Вместе с тем, наши исследования показали, что под влиянием экзогенно внесенной ИМК в тканях плодовых культур происходит усиление притока сахаров и их использование в местах обработки черенков.

В подходах к решению проблемы неукореняемости и трудной укореняемости черенков плодовых культур стало ясным, что основными причинами определяющими способность к образованию корней являются содержания эндогенных регуляторов роста—ауксинов и ингибиторов в тканях черенков различных пород в годичном цикле развития; состав ауксинов и ингибиторов и их взаимодействие с регуляторами, экзогенно вносимыми извне; анатомическое строение скорость передвижения экзогенных стимуляторов роста по тканям черенков и интенсивность окислительно-восстановительных процессов. Перечисленные причины необходимо рассматривать в тесной связи с физиологическим состоянием как черенков, так и всего растения, с которого берется черенок, с внешними факторами, при которых производят укоренение.

Проведенные нами исследования указывают на значение регуляторов роста в процессах вегетативного размножения, роста и плодоношения виноградной лозы и плодовых культур. При этом выявились закономерности относительно специфичности действия, обусловленной различием химической природы регулятора; зависимости действия от количества вещества; комплексности действия, обнаруживаемой при одновременном влиянии разных регуляторов и компенсаторности действия, когда эффект извне вводимых экзогенных регуляторов зависит от уже имеющихся в растениях эндогенных регуляторов роста.

Մ. Մ. ՍԱՐԿԻՍՈՎԱ

Կենսաբանական գիտությունների դոկտոր

ԱՃՄԱՆ ԿԱՐԳԱՎՈՐԻՉՆԵՐԻ ՆՇԱՆԱԿՈՒԹՅՈՒՆԸ ԽԱՂՈՂԻ
ՎԱՋԻ ԵՎ ՊՏՂԱՏՈՒ ԿՈՒՆՏՈՒՐԱՆԵՐԻ ԱՃՄԱՆ ԵՎ
ԶԱՐԳԱՑՄԱՆ ՊՐՈՑԵՍՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ուսումնասիրվել է աճման կարգավորիչների՝ աուքսինների, հիբերեկլինների և ռետարդանտների կարևոր դերը խաղողի վաղի և պտղատու կուլտուրաների աճի, վեգետատիվ բազմացման և պլոտ-դաբերության պրոցեսում: Աճման կարգավորիչները դրական ազդեցություն ունեն խաղողի կտրոնների արմատակալման վրա, ուժեղացնում և արագացնում են այդ պրոցեսը, բարենպաստ ներգործում ընդհանուր աճի, վերգետնյա և ստորգետնյա մասերի հզոր զարգացման վրա: Աճման կարգավորիչների ներգործությունը հիմնված է ֆիզիոլոգիական գրադիենտի ուժեղացման վրա: Աճման կարգավորիչներով մշակված կտրոններում փոխվում է նյութերի տեղափոխման ուղղությունը և վայրընթաց շարժման ուղղությունը ձևով է բերում դոմինանտություն:

Աճման կարգավորիչները (հիբերեկլինը) դրական ազդեցություն են ունենում խաղողի անսերմ սորտերի պտղի, ողկույզի և բերքի ավելացման վրա: Անսերմ սորտերի վրա հիբերեկլինի էֆեկտը կապված է բնական հիբերեկլինի պակասի լրացման հետ:

խաղողի վազի օրգաններում էնդոգեն հիբրերելիների պարունակության փոփոխությունը և նրանց մասնակցությունը տարբեր ֆիզիոլոգիական պրոցեսներում ասում է այն մասին, որ նրանք հանդիսանում են այն բնական սիստեմի կոմպոնենտը, որը կարգավորում է բարձրակարգ բույսերի աճը:

Հաստատվել է էկզոգեն աճման կարգավորիչների դերը պտղատու կուլտուրաների շիվերի արմատակալման և օղակավորման գործում: Այս դեպքում բացահայտվում են այնպիսի օրինաչափություններ, ինչպիսին են՝ գործողության առանձնահատկությունը, որը պայմանավորված է կարգավորիչի քիմիական բնույթի տարբերությամբ, գործողության կախվածությունը նյութի քանակից, գործողության կոմպլեկտավորումը, որը հայտնաբերվում է տարբեր կարգավորիչների միաժամանակ ազեղցությամբ, և վերականգնող գործողությունը, երբ ներմուծած էկզոգեն կարգավորիչի էֆեկտը կախված է բույսի մեջ եղած էնդոգեն կարգավորիչից: