

М. Х. ЧАПЛАХЯН

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ОРГАНОВ В ИНДУКЦИИ ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Жизнедеятельность растения, как целостного организма, протекает во взаимодействии всех его органов и частей. В выяснении роли органов в индукции цветения растений наибольшее значение имели исследования фотопериодизма, конечным этапом которого является формирование цветочных зачатков и последующее цветение растений. Сопоставление экспериментальных данных, полученных при изучении фотопериодизма и яровизации, привело нас [11] к выводу, что в онтогенезе переход растений от вегетативного роста к генеративному развитию осуществляется в результате функциональной деятельности и взаимодействия трех органов — листа, стебля и корня.

Выяснение роли этих органов вызвало постановку таких задач, как способность изолированного листа к восприятию фотопериодического воздействия, реальность передвижения метаболитов, необходимых для цветения по стеблю и роль продуктов обмена корня в индукции цветения растения. В настоящей работе приводятся некоторые данные к решению этих задач, полученные на основе уже вскрытых общих закономерностей взаимодействия органов в период индукции цветения.

Лист является рецепторным органом фотопериодического воздействия у всех растительных видов [16, 22, 2]; в нем происходят изменения физиологического состояния и в условиях благоприятной длины дня возникают метаболиты, необходимые для цветения. Возникновение этих метаболитов происходит в результате фотосинтеза и последующих превращений нестойких продуктов фотосинтеза на свету и в темноте.

Способность листа, срезанного с растения, к восприятию фотопериодического воздействия подвергалась специальному изучению, которое привело авторов к противоречивым выводам [21, 14, 1]. В связи с этим, а так же и продолжение работ по взаимодействию органов, нами [12] при участии Л. П. Хлопенковой был проведен опыт с периллой красной (*Perilla pankipensis*). С растений, все время находившихся в вегетирующем состоянии на длинном дне, срезались листья, одни у основания черешка, другие с кусочком стебля и выдерживались в следующих условиях: 1) на длинном дне, на питательной смеси, с вновь образовавшимися корнями; 2) на коротком дне, на воде, без корней; 3) тоже, на воде, с корнями; 4) тоже, на питательной смеси, с корнями. Культура изолированных листьев периллы продолжалась в течение 33 дней, после чего листья, освобожденные от корней, прививались к побегам вегетирующих растений

периллы на длинном дне. В результате этого побеги, к которым были привиты листья, индуцированные коротким днем, бутонизировали и цвели, независимо от того, сохранились ли у листьев отрезки стебля или корни в период индукции, и были ли они на питательной смеси, или на воде, все побеги, к которым были привиты контрольные листья, находившиеся на длинном дне, остались в вегетативном состоянии (рис. 1).

Этот опыт свидетельствует о том, что полностью изолированный лист короткодневного вида — периллы без корня, без меристемы стеблевых почек и в отсутствии питания способен к восприятию фотопериодического воздействия и к образованию метаболитов, необходимых для цветения.

Такого же опыта с листьями длиннодневного вида — рудбекии (*Rudbeckia bicolor*) провести не удалось, так как срезанные листья без корней довольно быстро подвядали и отмирали; отсутствие черешков лишило возможности их последующей прививки. Поэтому, опыт с этим растением был поставлен таким образом, что листья срезались с вегетирующих на коротком дне розеток и ставились на укоренение в песок во влажной атмосфере. В течение 25 дней укореняющиеся листья находились на длинном и коротком дне, и у них удалялись все стеблевые побеги; после этого все листья были высажены в вазоны с почвой и поставлены на короткий день, а срезка побегов была прекращена. Спустя полтора месяца на молодых побегах листьев, индуцированных длинным днем, началось образование бутонов, а позднее и цветков на очень коротких стеблях, тогда как побеги короткодневных листьев остались в фазе розетки.

С другой стороны, в ранее поставленном нами опыте с рудбекией можно было видеть, что розетки листьев с центральной почкой, лишённые корней, при перестановке их на длинный день с течением времени начинали образование цветочных стеблей, хотя дальнейшего их роста не происходило.

Полученные данные свидетельствуют о том, что изолированный от растения лист длиннодневного вида — рудбекии без стеблевых почек или без корня также способен к восприятию фотопериодического воздействия и образованию метаболитов, необходимых для цветения.

Из этого следует, что лист растения является не только рецепторным органом фотопериодического воздействия, но и органом, в котором полностью осуществляется первый этап фотопериодизма.

Стебель является органом передвижения метаболитов, необходимых для цветения, а стеблевая почка — местом, где идет образование цветочных органов.

Исследования, проведенные нами [3, 4, 5, 6] с крупноцветной хризантемой (*Chrysanthemum indicum*) и с периллой красной показали, что передвижение метаболитов, необходимых для цветения, из листа происходит преимущественно в собственный пазушный побег, чем и объясняется явление локализации, когда фотопериодической индукции подвергается не все растение, а его отдельные части. Если собственный пазушный побег отсутствует или удаляется, то локализация нарушается и начинается передвижение метаболитов в другие, наиболее близко расположенные, побеги.

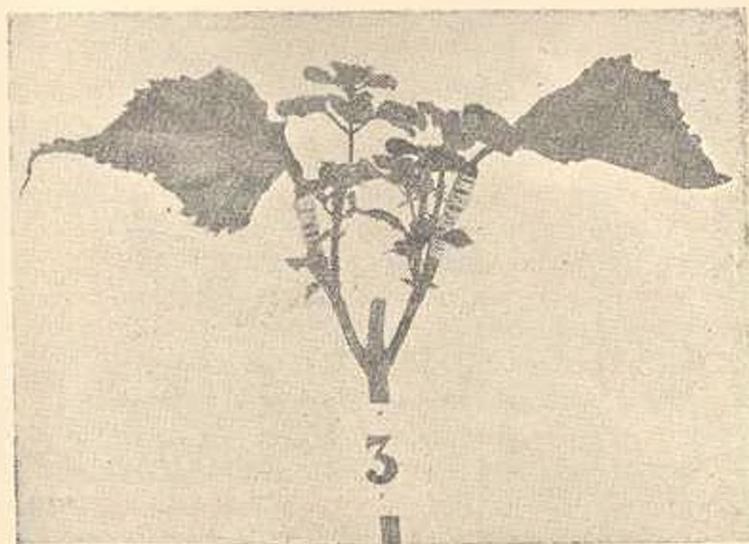
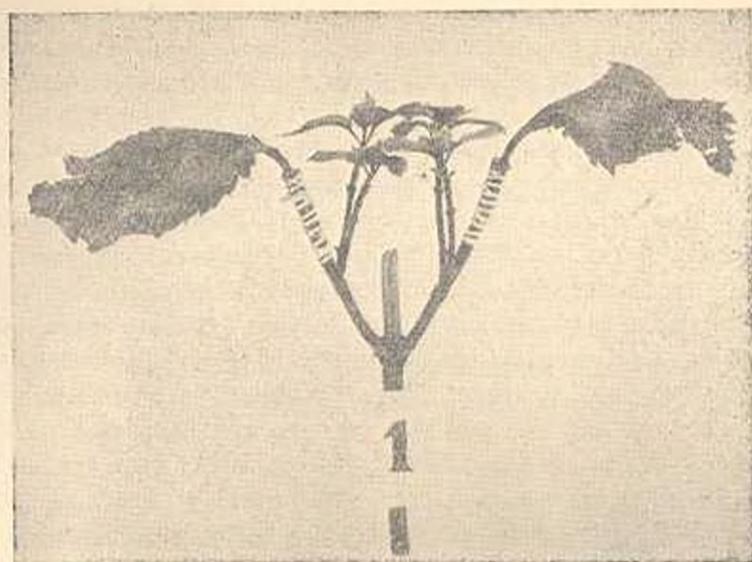


Рис. 1. Цветение периллы красной в условиях длинного дня под влиянием принятых листьев, выдержанных в срезанном состоянии в условиях короткого дня. А—контрольное растение с листьями, выдержанными 33 дня в срезанном состоянии в условиях длинного дня и привитыми в боковые побеги—побеги вегетируют, Б—опытное растение с листьями, выдержанными 33 дня в срезанном состоянии в условиях короткого дня и привитыми в боковые побеги, побеги с характерными для зацветающих растений листьями цветут (фото 5.IX.1956)

Передвижение метаболитов, необходимых для цветения, осуществляется как в нисходящем токе — из верхних листьев в нижние побеги, так и в восходящем токе — из нижних листьев в верхние побеги, причем в первом случае оно происходит быстрее. Передвижение этих метаболитов проис-

ходит по живым тканям всех органов, в частности по живым элементам корня стебля, так как колебание стебля, его наркотизация с помощью эфира или хлороформа, и, наконец, охлаждение прерывают передвижение метаболитов.

Метаболиты, возникшие в листе на благоприятной длине дня, поступают в ткани стеблевой почки и вызывают в них такие изменения, которые приводят к закладке цветочных органов. Образование цветочных органов зависит не только от метаболитов, поступающих из листа, но и от физиологического состояния самой стеблевой почки. В частности, физиологическое состояние изменяется в том случае, если стеблевая почка испытывает влияние листьев, находящихся на неблагоприятной длине дня.

Задерживающее цветение действие листьев, находящихся на неблагоприятной длине дня, наблюдалось как у короткодневных [22, 2, 3], так и у длиннодневных видов. Изучение влияния листьев, находящихся на различной длине дня, на развитие стеблевой почки у периллы красной, а также у некоторых длиннодневных видов — горчицы (*Sinapis alba*), шпината (*Spinacia oleracea*) и рудбекии, проведенное нами [7, 8] показало, что образование цветочных органов задерживается тем более, чем быстрее в стеблевую почку поступают ассимиляты из листа или листьев, находящихся на длине дня, неблагоприятной для цветения. Между метаболитами, поступающими из длиннодневного и короткодневного листьев, возникает своеобразная конкуренция за влияние на стеблевую почку, которая решается в зависимости от расположения этих листьев по отношению к побегам и, в конечном счете, в зависимости от сравнительной скорости поступления тех или иных метаболитов в почку. При этом непосредственного взаимодействия между метаболитами разных листьев не происходит, так как при расположении длиннодневного и короткодневного листьев на разных половинках стебля, расщепленного от основания до самой верхушки, получается та же реакция стеблевой почки, что и у целых растений.

Во всех приведенных опытах о характере передвижения метаболитов можно было судить лишь косвенным образом по «меченым» индикаторам — побегам, зацветающим под влиянием метаболитов, поступающих из индушированных листьев. Возможность проведения непосредственных наблюдений возникла в результате разработки метода применения радиоактивных изотопов. В связи с этим нами совместно с Р. Г. Бутенко [13] были предприняты опыты с периллой красной к выяснению характера передвижения ассимилятов, возникающих в листьях на коротком и длинном дне при экспозиции их в течение 20 мин. в атмосфере с углекислотой, содержащей радиоактивный углерод $C^{14}O_2$. Через 1, 6, 12 и 48 ч. после экспозиции производилась фиксация и высушенные растения впоследствии использовались для получения радиоавтографов.

Проведенные опыты установили полное совпадение между характером развития побегов и зависимости от их расположения по отношению к короткодневным листьям и характером передвижения ассимилятов с радиоактивным углеродом. Таким образом было доказано реальное передви-

жение «меченых» метаболитов из листьев в побеги и подтверждены закономерности, ранее установленные ковенным образом.

В частности, был вскрыт механизм возникновения локализации фотопериодического воздействия и его нарушения. Как было показано нами [5] ранее, строгая локализация фотопериодической реакции у периллы красной наблюдается в том случае, если на стебле оставляются два супротивных листа на различной длине дня и два пазушных побега — пазушный побег короткодневного листа цветет и плодоносит, тогда как пазушный побег длиннодневного листа остается в вегетативном состоянии. Если же собственный пазушный побег короткодневного листа и супротивный длиннодневный лист удалены, то начинает цвести и плодоносить супротивный побег (рис. 2).



Рис. 2а.



Рис. 2б.

Рис. 2 Развитие пазушных побегов периллы красной в зависимости от фотопериодического режима листьев. а — слева лист на длинном дне, побег вегетирует; справа лист на коротком дне, побег плодоносит (фото 23.IX.1939). б — лист на коротком дне, удалены его пазушный побег и супротивный лист, побег супротивного листа плодоносит (фото 21.IX.1941).

Схема распределения ассимилятов с радиоактивным углеродом, составленная по радиоавтографам, прежде всего показывает, что отток ассимилятов и их распределение по органам растения происходит одинаково как из короткодневного, так и длиннодневного листа. При этом ясно видно, что ассимиляты прежде всего поступают в собственный пазушный побег, затем в стебель, корень и супротивный лист и совершенно не поступают в пазушный побег супротивного листа. Однако, при удалении собственного пазушного побега и супротивного листа ассимиляты из листа

легко попадают не только в стебель и корень, но и в этот супротивный побег (рис. 3).

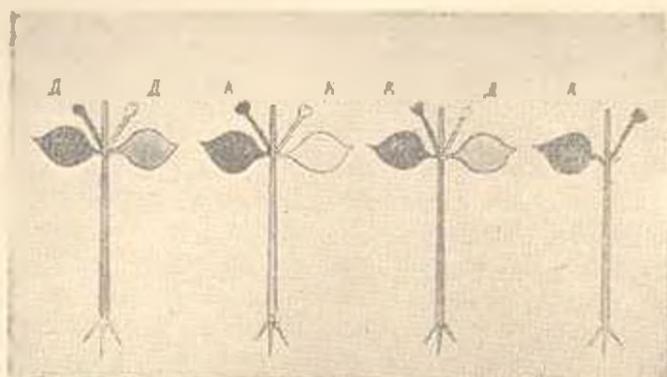


Рис. 3. Передвижение ассимилятов из супротивных листьев в пазушные побеги периллы красной. 1—Оба листа на длинном дне; 2—оба листа на коротком дне; 3 и 4—левый лист на коротком, правый на длинном дне; 5—левый лист на коротком дне, его пазушный побег и супротивный лист удалены. В вариантах 1, 2, 3, 4—ассимиляты из листьев поступают в собственный пазушный побег, стебель, корень и супротивный лист, и в варианте 5—ассимиляты поступают в пазушный побег супротивного листа. К—лист на коротком, Д—лист на длинном дне. Верхушки вегетирующих и цветущих побегов даны в схематическом изображении. Интенсивность штриховки обозначает относительное количество ассимилятов в органах растения через 24 ч. после экспозиции с С¹⁴O₂.

Подобная локализация в распределении метаболитов и ее нарушение приводит к предположению о том, что она представляет собой один из регулирующих механизмов во взаимодействии органов растения, который по своему назначению напоминает совершенные регулирующие механизмы животных организмов.

Корень является органом, от продуктов специфического обмена которого зависит рост стебля растений [26, 15]. Вопрос о роли корней в образовании цветочных органов был изучен нами [9, 10] в опытах с периллой красной, рудбекией и капустой абиссинской (*Brassica crenata*). В этих опытах выяснилось, что в условиях благоприятной длины дня стебельные растения периллы без корней зацветают примерно в одно время с контрольными растениями, погруженными своими корнями в воду; стебельные растения абиссинской капусты, лишённые корней, зацветают с отставанием от контрольных на несколько дней, розеточные растения рудбекии, лишённые корней, не цветут вовсе, так как образование цветочных стеблей хотя и начинается, но их рост скоро прекращается (рис. 4, 5).

Из опытов ясно видно, что способность растений, лишённых корня, к образованию цветочных органов находится в тесной зависимости от наличия у них сформированного стебля. Рост же стебля при отсутствии корня или вовсе не происходит, или резко задерживается. Зависимость роста

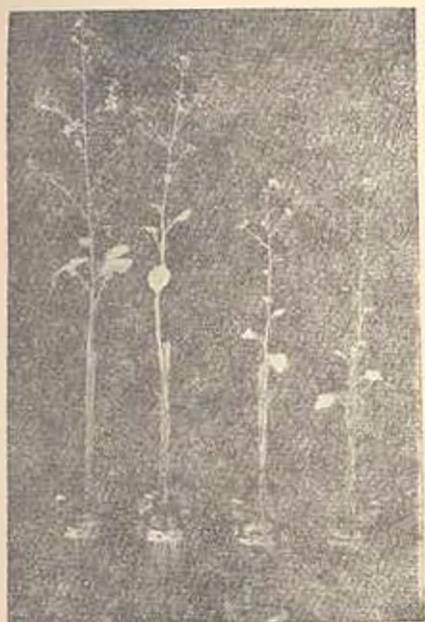


Рис. 4. Влияние корней на цветение растений капусты абиссинской в условиях длинного дня. Все растения на питательной смеси. Слева—растения с корнями, цветут; справа—растения, лишённые корней, цветут с опозданием (фото 11.VIII 1954).



Рис. 5. Влияние корней на рост стеблей и цветение рудбекии в условиях длинного дня. Все растения на питательной смеси. Слева—растение с корнями бутонизирует; в середине—корни срезаны один раз, растение с вновь образовавшимися молодыми корешками стрелкуется; справа—растение без корней остается в фазе розетки (фото 8. X 1949).

цветочного стебля и цветения от наличия корня у рудбекии была настолько велика, что если на растениях, лишенных корня, вновь появляющиеся молодые корешки не срезались, то на них быстро появлялись и росли стрелки с бутонами, независимо от того, находились ли розетки на питательной смеси или на воде (рис. 5).

Таким образом, корень является органом, от продуктов обмена которого зависит не только рост стебля, но и цветение растений. В период фотопериодической индукции у короткодневного вида периллы эта зависимость не выявляется, у длиннодневных видов — стебельной капусты абиссинской она выявляется в слабой форме и у розеточной рудбекии находит полное выражение.

Представленные здесь данные подтверждают уже высказанное положение о том, что зацветание растений является результатом функциональной деятельности всех трех основных органов—листа, стебля и корня.

Взаимодействие между различными органами растения основано на передвижении и обмене метаболитами. В общей жизнедеятельности растений, в таких важнейших жизненных процессах, как фотосинтез, дыхание,

минеральное питание, водный режим, рост и развитие, все органы находятся в тесном взаимодействии и обмене с самыми различными органическими и минеральными соединениями. Индукция цветения растений является процессом, в котором роль листа, стебля и корня выявляется главным образом в тех метаболитах, которые передвигаются из этих органов в стеблевую почку, где и происходит образование цветочных органов. Среди многих метаболитов, — питательных и регуляторных веществ, — поступающих из различных органов в стеблевую почку, выдающуюся роль в индукции цветения растений играют гормональные вещества.

В настоящее время можно предполагать такую картину образования этих веществ и их участия в индукции цветения. Из листа в стеблевую почку перетекают гормоны цветения (комплекс флоригена), — гиббереллины и антезины, при чем фотопериодическая индукция длиннодневных видов связана с образованием в их листьях гиббереллинов, а фотопериодическая индукция короткодневных видов — с образованием антезинов, т. е. веществ азотистой и в частности цукленовой природы. Гиббереллины повышают ростовую активность меристем стеблевой почки, а антезины влияют на обмен веществ в ее тканях таким образом, что начинается дифференцировка цветочных зачатков [12].

В самой стеблевой почке вырабатываются ауксины, содержание которых оказывает существенное влияние на дифференцировку цветочных органов, — у длиннодневных видов она ускоряется с повышением содержания ауксинов, у короткодневных — ускоряется с падением их содержания ([18, 24, 20, 17]). Задерживающее действие на дифференцировку цветочных органов всех растений оказывают ассимиляты, притекающие из листьев, находящихся на неблагоприятной длине дня. Возможно, что среди них имеются специфические вещества, способствующие дифференцировке листовых зачатков.

Из корня в стеблевую почку, помимо питательных органических и неорганических соединений, и в частности, микроэлементов, поступают специфические продукты синтетической деятельности корней, которые оказывают формообразующее действие и имеют гормональную природу [26, 25, 23].

Приведенные здесь факты и соображения свидетельствуют о том, что растение как в общей жизнедеятельности, так и в процессах индукции цветения является целостным организмом, имеющим прочную структурную и физиологическую основу для полной координации и взаимодействия органов.

Մ. Խ. ՉԱՅԼԱԽԱՆ

ՕՐԳԱՆՆԵՐԻ ՓՈՆԱԳՎԵՅՈՒԹՅՈՒՆԸ ԲՈՒՅՍԵՐԻ ՄԱՂԿԱՄԱՆ ԽՆԴՈՒԿՅՈՒՄՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ու մ

Օրգանների փոխազդեցության ուսումնասիրությունը բույսերի ծաղկման ինդուկցիայում ցույց տվեց, որ ծաղկումը արդյունք է բույսը երեք հիմնական օրգանների՝ տերևի, ցողունի և արմատի ֆունկցիոնալ զործունեության:

Տերևը հանդիսանում է ֆոտոպերիոդիկ ներդրածության օրգանը և այն օրգանը, որի մեջ ամբողջովին իրագործվում է ֆոտոպերիոդիզմի առաջին էտապը: Ցողունը հանդիսանում է ծաղկման համար անհրաժեշտ մետաբոլիտների տեղափոխման օրգանը, իսկ ցողունային բողբոջը՝ այն տեղը, ուր կազմվում են ծաղկային օրգանները: Արմատը հանդիսանում է այն օրգանը, որի փոխանակման սյուղոտիտներից է կախված ցողունի աճումը և բույսերի ծաղկումը:

Բույսերի ծաղկման ինդուկցիան հանդիսանում է այն պրոցեսը, որի մեջ տերևի, ցողունի և արմատի զերը երեան է դալիս այն մետաբոլիտներում, որոնք այդ օրգաններից շարժվում են դեպի ցողունային բողբոջը: Այդ մետաբոլիտներից աչքի բնկնուղ զեր են խաղում հորմոնալ նյութերը՝ էթրերիբիլինները և անտեղինները, որոնք ստացվում են տերևից, աուրսինները, որոնք արտադրվում են ցողունային բողբոջում, և արմատի սինթետիկ զործունեության յուրահատուկ պրոդուկտները:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Воесбі А., Лоуа Р. and Sachs R. M. Photoperiodic induction of de-shedded *Perilla* plants. *Plant Physiology*, v. 31, 6, pp. 480—482, 1956.
2. Ч ай л а х я н М. X. О механизме фотопериодической реакции. Доклады АН СССР, т. 1, 2, стр. 85—89, 1936.
3. Ч ай л а х я н М. X. Гормональная теория развития растений. Изв. АН СССР, 1937.
4. Ч ай л а х я н М. X. Влияние кольцевания и трансплантации на цветение растений. Известия АН СССР (серия биолог.), 5-6, стр. 1219—1279, 1938.
5. Ч ай л а х я н М. X. Транспорт гормонов цветения по различным органам растения. Доклады АН СССР, т. 27, 2, стр. 159—162; 3, стр. 253—259; 1, стр. 374—377, 1940.
6. Ч ай л а х я н М. X. Влияние температуры и наркотикой на перемещение гормонов цветения по растению. Доклады АН СССР, т. 31, 9, стр. 945—948, 1941.
7. Ч ай л а х я н М. X. Фотопериодизм растений при дифференцированном световом режиме отдельных листьев. Характер плинаия листьев, находившихся в различных условиях светового режима, на развитие побегов. Доклады АН СССР, т. 54, 8, стр. 739—742; 9, стр. 845—848, 1946.
8. Ч ай л а х я н М. X. О внутренних факторах цветочностелого состояния растений. Доклады АН СССР, т. 60, 7, стр. 1269—1272, 1948.
9. Ч ай л а х я н М. X. О роли корней в фотопериодической реакции растений. Доклады АН СССР, т. 72, 1, стр. 201—204, 1950.
10. Ч ай л а х я н М. X. Влияние бора на развитие растений, лишенных корней. Доклады АН СССР, т. 77, 6, стр. 1115—1118, 1951.

11. Чайлахян М. Х. Онтогенез и целостность растительного организма. Ботанический журнал, т. 41, 4, стр. 487—509, 1956.
12. Чайлахян М. Х. Фотопериодическая восприимчивость изолированных листьев растений. Доклады АН СССР, т. 118, 1, стр. 197—200, 1958.
13. Чайлахян М. Х. и Бутенко Р. Г. Передвижение ассимилятов из листьев в побеги при дифференцированном фотопериодическом режиме листьев. Физиология растений, 1957, т. 4, вып. 5, стр. 450—462, 1957.
14. Carr D. J. On the nature of the photoperiodic induction. 1. Photoperiodic treatments applied to detached leaves. 2. Photoperiodic treatments of de-budded plants. *Physiologia plantarum*, v. 6, f. 4, pp. 672—684, 1953.
15. De Kopp R. Growth and structure of the flrts of rye when cultivated in isolation or attached to the intact plant. The influence of roots on the growth of leaves and stems in rye. *Annals of Botany*, v. 10, N 37, pp. 31—40, pp. 353—359, 1916.
16. Klotz J. S., Effect of a localized photoperiod on spinach. *Proc. Soc. Hort. Sci.*, v. 31, pp. 152—154, 1934.
17. Laibach F. und Cribben J., Ein weiterer Beitrag zur Frage nach der Bedeutung des Wuchsstoffes für die Blütenbildung. *Beitr. Biol. Pflanzen*, Bd. 29, S. 339—352, 1957.
18. Lang A. Auxin and photoperiodism in plants. *Proceedings 1-st Int. Photobiological Congress*, Amsterdam, pp. 62—64, 1954.
19. Lang A. und Melchers G., Über den hemmenden Einfluss der Blätter in der photoperiodischen Reaction der Pflanzen. *Naturwissenschaften*, 22. Jahrg., n. 5/6, S. 82—83, 1941.
20. Liverman J. L. and Lang A. Induction in flowering in longday plants by applied indoleacetic acid. *Plant Physiology*, v. 31, pp. 147—150, 1956.
21. Lona T. L'induzione fotoperiodica di foglie staccate. *Boll. Soc. Ital. Biol. Speriment.*, 25, p. 761, 1949.
22. Мошкоч Б. С. Роль листьев в фотопериодической реакции растений. Фотопериодическая реакция листьев и возможность использования ее при прививках. *Сов. Растениеводство*, 17, стр. 25—30, 19, стр. 107—126, 1936.
23. Сабинин Д. А. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. IX Тимирязевское чтение. Изд. АН СССР, 1948.
24. Salisbury F. W., The dual role of auxin in flowering. *Plants Physiology*, v. 30, N 4, pp. 327—334, 1955.
25. Шмук А. А. Биохимические изменения привитых растений. *Успехи современной биологии*, т. 21, 1, стр. 109—122, 1946.
26. Went F. W. Specific factors other than auxin affecting growth and root formation. *Plant Physiology*, v. 13, pp. 55—80, 1938.
27. Withrow A. P., Withrow K. B. and Biebel J. P. Inhibiting influence of the leaves on the photoperiodic response of Nobel spinach. *Plant physiology*, v. 18, № 2, pp. 294—298, 1943.