

М. Х. ЧАЙЛАХЯН

ТРОФИЧЕСКИЕ И ГОРМОНАЛЬНЫЕ ФАКТОРЫ ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ

В в е д е н и е

Одной из наиболее интересных загадок в жизни растений является их переход от вегетативного роста к цветению и плодоношению, когда кардинальным образом меняется жизнедеятельность растений и начинаются отправления, связанные с зарождением нового поколения в тканях материнского растения. Естественно, что раскрытие внутренних причин зацветания растений привлекало внимание исследователей на самых ранних этапах развития физиологии растений.

В эту пору и возникли гипотезы Сакса [83] о формообразующих, в том числе и о цветообразующих веществах, обуславливающих переход растений к образованию цветочных органов, и теория Клебса [5, 55] о значении преобладания сахаров над азотистыми соединениями, как внутренней основной причине зацветания растений. Теория Клебса и гипотеза Сакса были истоками тех двух направлений, по которым шли дальнейшие поиски внутренних причин зацветания растений и которые до последнего времени развивались самостоятельно и не проявляли какой-либо тенденции к сближению.

За последние годы, однако, появились факты и соображения, настолько существенные, что возникла возможность синтезировать некоторые результаты, к которым привели эти пути исследования и наметить закономерные связи между трофическими и гормональными факторами цветения растений [24, 43].

Трофические факторы цветения растений

В области изучения трофических факторов цветения растений наибольшее значение имели исследования роли условий питания и изучение фотопериодизма растений.

Значение питательных веществ в зацветании растений,—сахаров, возникающих в процессе фотосинтеза, и азотистых веществ, поступающих через корни растений, выдвигалось на первый план в теории Клебса, которая сразу нашла существенную поддержку со стороны ряда исследователей—Крауса и Крейбилла [57], Найтингела [76] и др. Однако вскоре после открытия фотопериодизма выяснилось, что наступление зацветания растений на различной длине дня не соответствует повышенному содержанию сахаров и их преобладанию над азотистыми соединениями у многих растительных, и в частности, короткодневных видов

[35, 56, 75, 25]. В опытах же с внесением азотных удобрений в почву, а также с искусственным введением сахаров в растения было показано, что если цветению длиннодневных видов способствует недостаток азотистых соединений и избыток сахаров, то цветению короткодневных видов, наоборот, способствуют богатое азотистое питание и относительно низкое содержание сахаров [1, 44, 15].

Таким образом, результаты как аналитических определений, так и вегетационных опытов показали, что теория Клебса не оправдалась, хотя его утверждение, что все условия, способствующие усилению фотосинтеза, способствуют и зацветанию, сохранило свое значение и по настоящее время. Вместе с тем было экспериментально доказано важное положение о том, что соотношение питательных веществ—углеводов и азотистых соединений имеет различное значение для зацветания длиннодневных и короткодневных видов.

Большое значение для выяснения причин зацветания имели исследования фотопериодизма, проведенные в связи с влиянием интенсивности и качества света, температуры, газового состава и других условий внешней среды [7, 81, 48, 78, 53]. Они показали, что фотопериодизм всех растений, независимо от характера их фотопериодической реакции, связан с такими физиологическими процессами, как фотосинтез, фотоокисление и дыхание [18]. На первом этапе фотопериодизма (первые 8—12 часов света) у всех растений в условиях высокой интенсивности света, достаточно высокой температуры и при наличии углекислоты воздуха протекает фотосинтез и наряду с другими ассимилятами возникают специфические неустойчивые продукты фотосинтеза. На втором этапе фотопериодизма у длиннодневных видов эти продукты устойчивы на свету (в условиях длинного дня или непрерывного света) и неустойчивы в темноте (в условиях короткого дня); у короткодневных видов, наоборот, продукты фотосинтеза устойчивы в темноте и неустойчивы на свету; у нейтральных видов эти продукты устойчивы и на свету и в темноте.

С общебиологической точки зрения различная способность одних и тех же специфических продуктов фотосинтеза к распаду и стабилизации на свету и в темноте объясняется различием внутриклеточных условий у нейтральных, длиннодневных и короткодневных видов, в связи с эволюцией приспособительных свойств в различных условиях светового режима [8, 17, 10]. Для объяснения этого явления с физиологической точки зрения пока еще нет достаточных оснований.

Недавно законченное исследование фотопериодизма в аэробных и анаэробных условиях и изучение активности различных окислительных систем показали, что на втором этапе фотопериодизма у всех растений как в темноте, так и на свету реакции протекают при обязательном доступе кислорода [30]; что у всех растений длительный период света на длинном дне активизирует деятельность металлсодержащих оксидаз, ингибирующихся азидом натрия, тогда как длительная темнота на коротком дне активизирует оксидазы остаточного дыхания. Эти данные позво-

ляют сделать предположение о том, что в фотопериодической реакции зацветания длиннодневных видов принимают участие те стороны дыхательного процесса, которые активируются светом и связаны с усилением активности металлсодержащих оксидаз. В фотопериодической реакции зацветания короткодневных видов, наоборот, имеют большее значение те стороны дыхания, которые активируются в темноте и связаны с усилением активности оксидаз остаточного дыхания [28].

Существенное значение для понимания различной направленности обмена веществ в связи с приспособлением растительных видов к различной длине дня имеют работы, указывающие на изменения в обмене сахаров [73, 74], крахмала [58], аминокислот [4] пигментов листа [27] и других метаболитов, а также на характер их передвижения по растению [47].

Совокупность приведенных данных свидетельствует о том, что цветение длиннодневных видов ускоряется при преобладании углеводов—сахаров и относительно низком содержании азотистых соединений—белков и задерживается при распаде ассимилятов в условиях длительной темноты; цветение короткодневных видов, наоборот, ускоряется при преобладании азотистых соединений—белков и меньшем содержании углеводов и задерживается при накоплении ассимилятов на продолжительном свету.

Гормональные факторы цветения растений

Гипотеза Сакса о цветообразующих веществах не выдержала экспериментальной проверки и не нашла сочувствия в последующих работах других исследователей. Однако от его представлений осталась одна правильная мысль о том, что для зацветания растений необходимы какие-то дополнительные условия к тем, при которых происходит их вегетативный рост.

Четверть века назад нами [13] было выдвинуто представление о том, что зацветание растений связано с образованием в листьях веществ гормональной природы или гормонов цветения, которые до их разграничения были объединены под названием флоригена. Это представление основывалось на многих опытах, в том числе и опытах с прививками, в которых было показано, что короткодневные виды зацветают в условиях короткого дня за счет веществ, вырабатываемых в листьях длиннодневных видов, и, наоборот, длиннодневные виды зацветают в условиях короткого дня за счет веществ, образующихся в листьях короткодневных видов [13, 14, 6, 71, 72]. Таким образом была установлена и общность гормонов цветения у длиннодневных, короткодневных и нейтральных видов, но физиологическая природа этих веществ длительное время оставалась неразгаданной.

Открытие гиббереллинов явилось одновременно выдающимся достижением в учении о росте и развитии растений [85, 39] и стимулом к дальнейшей теоретической разработке вопросов о гормональных факторах зацветания растений. В многочисленных опытах ученых разных

стран выяснилась и общая функция гиббереллинов, выражающаяся в ускорении ростовых процессов всех растений, и специфическая черта в их действии, заключающаяся в том, что они вызывали и ускоряли цветение многих длиннодневных видов в условиях короткого дня и неярковизированных сеянцев озимых и двухлетних форм, но не стимулировали цветения короткодневных видов в условиях короткого дня [59, 70, 66, 40, 58, 89, 20, 21]. Стало ясным, что гиббереллины не являются теми гормонами цветения, которые, согласно нашему представлению, имеют общую природу для длиннодневных и короткодневных видов.

Результаты специальных опытов, поставленных для решения вопроса о взаимоотношениях между флоригеном и гиббереллинами, а также некоторые теоретические соображения привели нас к предположению о том, что в состав гормонов цветения или флоригена входят две группы веществ: гиббереллины, необходимые для образования и роста стеблей, и вещества азотистой природы, необходимые для образования цветков и предположительно названные антезинами. В связи с этим отсутствие цветения длиннодневных видов на коротком дне объясняется недостатком гиббереллинов, тогда как отсутствие цветения короткодневных видов на длинном дне объясняется недостатком антезинов; отсутствие цветения у озимых форм и сеянцев двухлетников объясняется на длинном дне отсутствием гиббереллинов, а на коротком дне—гиббереллинов и антезинов [22, 86], (рис. 1).

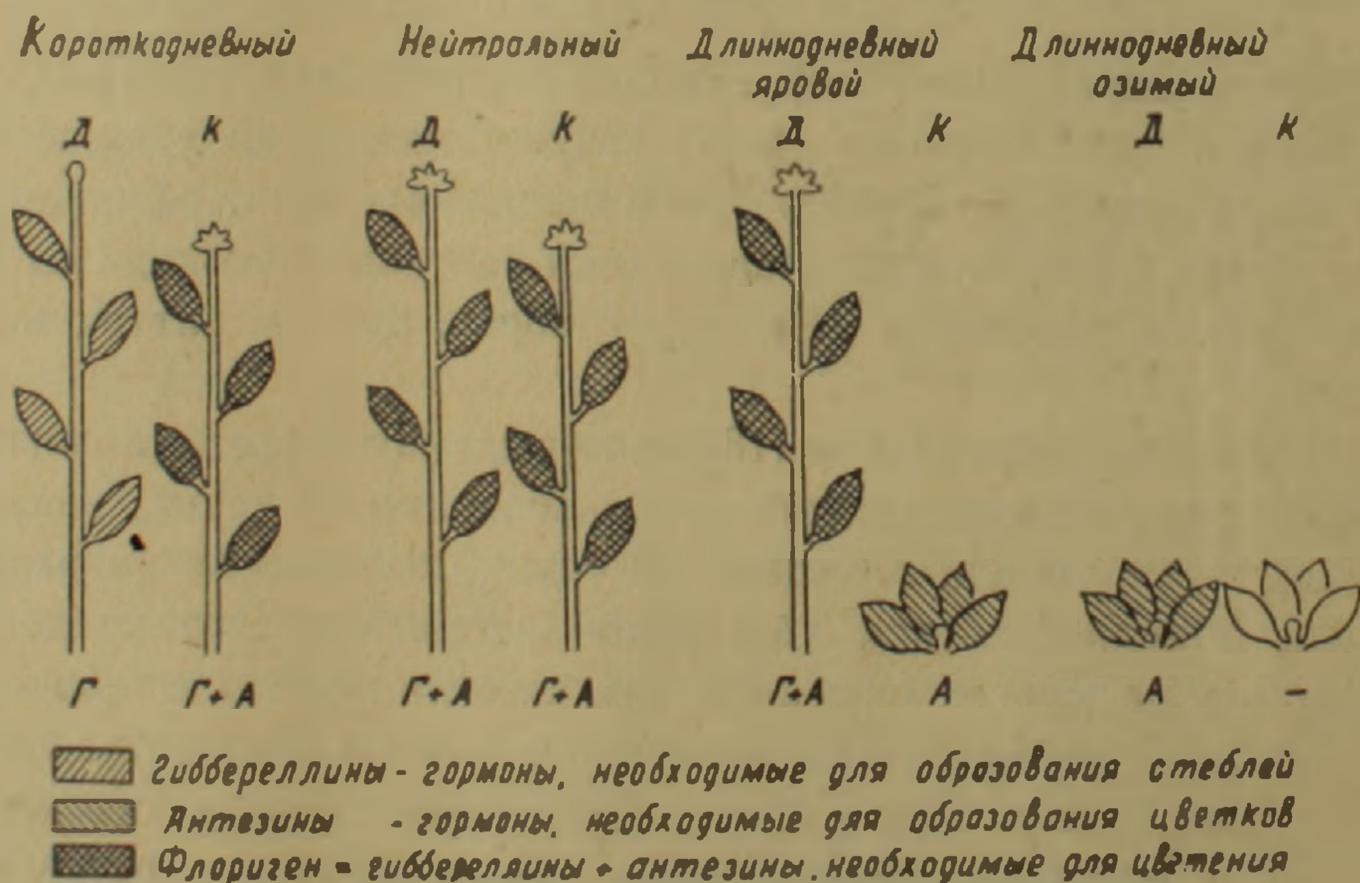


Рис. 1. Схема образования гормонов цветения у различных растительных видов: 1—гиббереллины—гормоны, необходимые для образования стеблей; 2—антезины—гормоны, необходимые для образования цветков, 3—флориген=гиббереллины+антезины, необходимые для цветения.

Представленная схема показывает, что цветение всех растительных видов происходит в две фазы: образование и рост стеблей и образование цветков. У длиннодневных видов критической является фаза образования и роста стеблей, в силу их приспособления к перезимовке, требую-

щего формирования розеточных растений в условиях короткого дня. У короткодневных видов критической является фаза образования цветков, в силу их приспособления к переживанию летнего периода, засухи или тропических дождей, требующего формирования растений без генеративных органов в условиях длинного дня.

Эта схема была построена в значительной мере на косвенных опытах и предположениях и нуждалась в тщательной экспериментальной проверке [65]. Опыты, предпринятые с этой целью нами совместно с В. Н. Ложниковой [31, 34], проводились таким образом, что из свежих листьев различных растений производилось экстрагирование гиббереллиноподобных веществ с помощью ацетона, а после выпаривания его и растворения сухого остатка в воде производилось их определение с помощью специфической реакции роста стебля и цветения рудбекии в условиях короткого дня. При этом гиббереллиноподобные вещества были обнаружены в листьях всех испытанных растений, так же как это ранее было установлено для семян незрелых плодов, проростков и зеленых частей многих растений [67, 79, 62, 41, 80, 69].

В опытах по фотопериодизму выяснилось, что содержание гиббереллиноподобных веществ, как у длиннодневных видов—рудбекии и табака Сильвестрис, так и у короткодневных видов—периллы красной и табака Мамонт на длинном дне выше, чем на коротком; что гиббереллиноподобные вещества действуют на рост стебля и цветение рудбекии таким же образом, как и чистые препараты гиббереллина. Особенно важным представляется то обстоятельство, что розеточные растения рудбекии в условиях короткого дня образовали стебли и цвели под влиянием экстрактов не только из листьев растений длиннодневных видов—табака Сильвестрис и рудбекии, но и из листьев растений короткодневного табака Мамонт, находившихся в условиях длинного дня (рис. 2). В этом последнем случае образование стеблей и цветение рудбекии в условиях короткого дня происходило за счет гиббереллинов табака Мамонт и собственных антезинов.

В опытах по яровизации было установлено, что в листьях яровых форм пшеницы, рапса и риса содержание гиббереллиноподобных веществ высокое и растения рудбекии, обработанные этими веществами, образуют стебли и цветут. У озимых форм этих же культур содержание гиббереллиноподобных веществ настолько мало, что их экстракты не вызывают роста стеблей и цветения рудбекии. У озимых форм, прошедших яровизацию, содержание гиббереллиноподобных веществ повышается и достигает уровня содержания их у яровых форм; при обработке этими веществами растения рудбекии также образуют стебли и цветут (рис. 3).

Результаты этих опытов позволяют прийти к выводу, что одним из главных различий между яровыми и озимыми формами является различие в содержании гиббереллиноподобных веществ, а одним из главных изменений, происходящих в процессе яровизации озимых форм, является образование и накопление гиббереллиноподобных веществ.

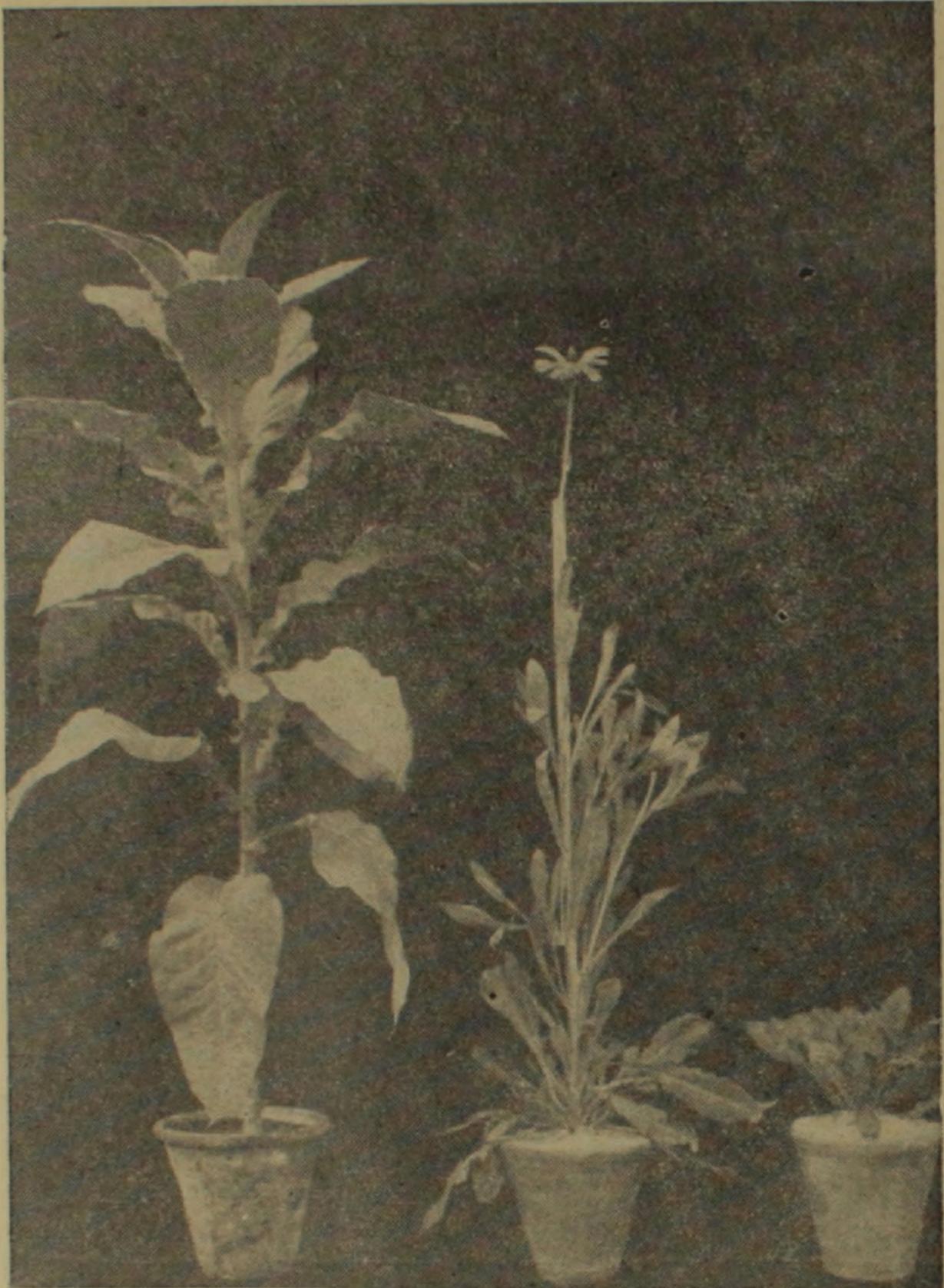


Рис. 2. Влияние экстрактов из листьев короткодневного вида—табака Мамонт, находящегося на длинном дне. Цветение длиннодневного вида—рудбекии в условиях короткого дня. 1—растение табака Мамонт, из листьев которого брался экстракт; 2—растение рудбекии, которое обрабатывалось этим экстрактом; 3—контрольное растение рудбекии (фото 18.IX.1959).

В опытах Харада и Нитча [51] с рудбекией и двумя сортами хризантемы и в опытах Ланга [60] с однолетней белой были установлены существенные различия в содержании гиббереллиноподобных веществ в экстрактах из листьев, вегетирующих и индуцированных растений с помощью хроматографического метода и биологической пробы на листочках овса и карликовых мутантах кукурузы. В других опытах Харада и Нитч [52] получили спиртовой экстракт из верхушек с молодыми листочками растений рудбекии, индуцированных длинным днем, хроматографировали его, и влияя экстрактом из участка хроматограммы между R_f 0,60—0,85 на розеточные растения того же вида, получили их цветение.

Проведенные нами опыты подтвердили представление о том, что возникающие в процессах фотопериодизма и яровизации гиббереллин и гиббереллиноподобные вещества влияют на образование и рост стеблей и не влияют на процесс образования цветков, который уже непосредственно связан с метаболизмом других физиологически активных веществ—антезинов [23, 42].



Рис. 3. Влияние экстрактов из листьев растений пшеницы, находящихся на длинном дне, на развитие длиннодневного вида—рудбекии в условиях короткого дня. Растения рудбекии обрабатывались экстрактами из листьев 1—озимой яровизированной пшеницы Лютесценс 434; 2—яровой пшеницы Московка, 3—озимой неяровизированной пшеницы Лютесценс 434 (фото 14.XII.1960).

Для полного обоснования этого представления следовало бы выделить вещества типа антезина из листьев растений длиннодневного вида, находящегося в условиях короткого дня и получить такое воздействие ими на растения короткодневного вида, чтобы вызвать их цветение в условиях длинного дня.

До настоящего времени выделить вещества типа антезинов не удалось, хотя в этом направлении в разных странах, начиная с 1938 г. [49] ведутся интенсивные изыскания. Сообщение Робертса и Штрукмейер [82] о выделении ими из массы листьев цветущих растений короткодневного вида дурнишника веществ типа липидов, вызывающих цветение растений этого же вида в условиях длинного дня, так и осталось без какого-

либо описания условий и результатов опытов. В работе же Линкольна, Мэйфильда и Куннингема [64], описывающих результаты опыта по ускорению закладки цветочных органов у дурнишника в условиях длинного дня под влиянием спиртового экстракта из лиофилизированных листьев и стеблей цветущих растений, лишь небольшая часть растений давала такую реакцию.

Наиболее рациональным путем выделения веществ типа антезина в настоящее время является сочетание метода хроматографирования с биологической реакцией, которое дало столь успешные результаты при получении гиббереллинов и гиббереллиноподобных веществ из выделений грибов и из тканей высших растений.

Среди метаболитов, возникающих в обмене меристематических тканей стеблевых почек, особенное значение для процессов роста и дифференцировки имеют такие активные вещества, как ауксины и продукты обмена нуклеиновых кислот.

Ауксины являются первыми гормонами, выделенными из растений, а затем изготовленными синтетическим путем, которые обладают сильным регуляторным действием на рост клеток и тканей, на прорастание семян и почек, образование и рост корней, плодов и другие процессы.

Проведенные с целью выяснения влияния ауксинов на зацветание растений исследования показали, что обработка гетероауксином и альфа-нафтилуксусной кислотой растений короткодневных видов—периллы, дурнишника, каланхое и мари, задерживает их цветение [16, 37, 38, 50], тогда как применение антиауксина—триодбензойной кислоты стимулирует цветение сои и дурнишника [46, 36]. Вместе с тем у растений длиннодневных видов—рудбекии, ячменя и белены—добавление ауксинов вызывало некоторое ускорение цветения [16, 63, 61]. Во всех этих случаях влияние ауксинов и антиауксинов сказывалось при таких условиях длины дня, при которых зацветали и контрольные растения.

Такой же способностью к цветению обладали и растеньица томатов, имеющие всего три листа, цветение которых было значительно ускорено при помощи триодбензойной кислоты [90, 87]; и годовалые растения ананасов, и жировые побеги многолетних лимонных деревьев, цветение которых было вызвано обработкой растворами альфанафтилуксусной и 2,4-дихлорфеноксиксусной кислот [77, 12].

В опытах, проведенных нами совместно с Л. П. Хлопенковой [33], розеточные растения рудбекии подвергались в условиях короткого дня воздействию растворами гиббереллина, гетероауксина, гидразида малеиновой кислоты, кинетина и некоторых других веществ, вводимых капельным способом в центральную почку розетки. В течение 40 дней образовывали стебли и цветочные органы только растения, обработанные гиббереллином; все другие оставались в фазе розетки. После этого растения получили 12-дневную индукцию длинным днем и тогда выявилось действие других веществ,—обработка гетероауксином ускорила цветение, гидразидом малеиновой кислоты—не повлияла, а кинетином—резко за-

держала рост стеблей и воспрепятствовала бутонизации и цветению растений (рис. 4).

Этот опыт хорошо иллюстрирует тот общий вывод, к которому подводят уже упомянутые исследования многих авторов,—ауксины и синтетические ростовые препараты ускоряют зацветание длиннодневных видов в тех условиях, при которых контрольные растения также обладают способностью к цветению, хотя и в более поздние сроки. В этих же усло-



Рис. 4. Цветение длиннодневного вида — рудбекии под влиянием гетероауксина и кратковременной, 12-дневной, индукции длинным днем 1—контрольное растение рудбекии; 2—растение обрабатывалось 0,01% раствором гетероауксина; 3—растение, обрабатывалось 0,01% раствором кинетина (фото 11.XI.1960).

виях, т. е. при пребывании растений на длинном дне или при индукции их длинным днем содержание естественных ауксинов в стеблевых почках всегда выше, чем на коротком дне [26].

Если увеличение содержания ауксинов в стеблевых почках или введение их извне ускоряет зацветание длиннодневных видов и задерживает цветение короткодневных видов, то увеличение содержания производных обмена нуклеиновых кислот, наоборот, ускоряет зацветание короткодневных видов.

Результаты аналитических определений показали, что содержание нуклеиновых кислот у короткодневных видов увеличивается в условиях короткого дня, где наступает их цветение [11, 2]. Эти результаты совпадают с данными опыта Лона и Боччи [68], в котором было показано действие кинетина на ускорение цветения периллы красной при неполной 10-дневной индукции коротким днем, и в опыте Солсбери и Боннера [84], в котором под влиянием антиметаболита нуклеинового обмена—5-фтор-

урацила, наоборот, задержалось цветение дурнишника в условиях короткого дня.

В других опытах, проведенных нами совместно с Л. П. Хлопенковой [33], растения периллы красной под воздействием производных обмена нуклеиновых кислот,—аденина, аденозина, гуанозина, цитозина и уридина, ускоряли цветение на 10—15 дней сравнительно с контрольными растениями при 14-дневной индукции коротким днем (рис. 5).



Рис. 5. Цветение короткодневного вида—периллы красной под влиянием производных обмена нуклеиновых кислот и кратковременной, 14-дневной, индукции коротким днем. 1—контрольное растение периллы, растения обрабатывались 2—0,005% раствором аденина, 3—0,005% раствором гуанозина, 4—0,005% раствором аденозина (фото 26 IV.1960).

Более глубоко идущее влияние этих веществ на процесс цветения было получено в опытах, проведенных нами совместно с Р. Г. Бутенко [29, 32, 3]. В этих опытах растеньица короткодневных видов—периллы красной и ипомеи, выращенные в пробирках из изолированных верхушечных почек на искусственных питательных средах, начинали цвести в условиях постоянного длинного дня в тех случаях, когда в питательную среду вносились производные нуклеинового обмена, и, особенно, кинетин, аденозин или смесь нуклеозидов рибонуклеиновой кислоты, дополненным энзиматическим гидролизатом казеина.

Таким образом, увеличение содержания производных обмена ну-

клеиновых кислот в стеблевых почках или их искусственное введение извне не только ускоряет зацветание растений короткодневных видов при индукции их коротким днем, но и вызывает цветение растений на непрерывном длинном дне при выращивании их из верхушечных стеблевых почек на искусственных питательных средах.

Цветение растений, как результат метаболизма питательных и регуляторных веществ в листьях и стеблевых почках

Суммируя приведенные данные, можно представить себе такую общую картину значения трофических и гормональных факторов в цветении растений.

Цветение длиннодневных видов ускоряется при преобладании ассимилятов—сахаров и относительно низком содержании азотистых и белковых соединений и задерживается при распаде ассимилятов в условиях длительной темноты; вместе с тем оно ускоряется при повышении содержания ауксинов; решающее влияние на их зацветание оказывает повышение содержания гиббереллинов, которые взаимодействуют с ауксинами. Цветение короткодневных видов, наоборот, ускоряется при преобладании азотистых и белковых соединений и меньшем содержании сахаров и задерживается при накоплении ассимилятов на продолжительном свете; вместе с тем оно задерживается при повышении содержания ауксинов и ускоряется при повышении содержания производных обмена нуклеиновых кислот; решающее значение для их зацветания имеют вещества типа антезинов.

Взаимная связь трофических и гормональных факторов и общий характер их влияния на цветение растений изображены на представленной здесь схеме (рис. 6), где для сокращения азотистые и белковые соединения обозначаются как белки, а пурины, пиримидины, нуклеотиды и нуклеозиды—как нуклеозиды; сахара и другие углеводные соединения—как углеводы; ауксины и ауксиноподобные вещества—как ауксины, гиббереллины и гиббереллиноподобные вещества—как гиббереллины, вещества типа антезинов—как антезины.

Настоящая схема отображает те основные выводы, которые можно сделать по поводу трофических и гормональных факторов зацветания растений.

1. Между метаболитами—питательными веществами и физиологически активными соединениями, существует тесная связь, поскольку они являются звеньями одного общего обмена веществ. Зацветание длиннодневных видов происходит при усилении углеводного обмена и определяющую роль в нем играют не обычные промежуточные, а специализированные конечные продукты—гиббереллины и ауксины. Зацветание короткодневных видов наступает при усилении азотного и белкового обмена и определяющую роль в нем играют не обычные промежуточные, а специализированные конечные продукты—вещества типа антезина и производные обмена нуклеиновых кислот. Зацветание нейтральных видов наступает в обоих случаях.

2. В тканях растений всех видов—длиннодневных, короткодневных и нейтральных, при всех условиях внешней среды имеются одни и те же метаболиты в их большом разнообразии. Это совершенно очевидно для углеводов, белков, ауксинов, нуклеозидов и многих других соединений; с полной очевидностью об этом можно говорить и в отношении гиббереллинов и веществ типа антезина, широко распространенных в самых



Рис. 6. Схема гормональных и трофических факторов цветения растений. Цветение у короткодневного вида отсутствует на длинном дне, так как содержание антезинов и белков в листьях и нуклеозидов в стеблевых почках не достигает необходимого критического уровня. Цветение у длиннодневного вида, наоборот, отсутствует на коротком дне, так как содержание гиббереллинов и углеводов в листьях и ауксинов в стеблевых почках не достигает необходимого критического уровня. Во всех других случаях растения цветут, так как содержание всех необходимых метаболитов в листьях и стеблевых почках достигают критического уровня.

различных органах. Для перехода растений к зацветанию имеет значение количественное содержание тех или иных метаболитов и достижение ими критического уровня, определяющего этот переход.

3. В процессе зацветания растений имеют значение метаболиты всех органов растений, и не отдельно взятые, а их комплексы. Поэтому, помимо количественного содержания метаболитов решающую роль играет их соотношение,—в листьях соотношение углеводов и белков, гиббереллинов и антезинов, в стеблевых почках соотношение ауксинов и производных нуклеинового обмена. Зацветание растений наступает только в тех случаях, когда содержание всех необходимых метаболитов в листьях и стеблевых почках достигает определенного критического уровня.

4. У всех растительных видов, независимо от характера их фотопериодической реакции под влиянием одних и тех же условий внешней среды изменения в динамике содержания метаболитов являются однозначными и идут в одних и тех же направлениях, но с различной скоростью и в различной мере. Как у длиннодневных, так и у короткодневных

и нейтральных видов в условиях длинного дня идет усиление углеводного обмена и увеличение содержания углеводов и гиббереллинов в листьях и ауксинов в стеблевых почках. В условиях короткого дня идет усиление белкового обмена и увеличение содержания белков и веществ типа антезина в листьях и производных обмена нуклеиновых кислот в стеблевых почках.

5. Зацветание длиннодневных на длинном дне и короткодневных видов на коротком дне и его отсутствие в условиях противоположной длины дня является результатом их приспособления к условиям внешней среды. У длиннодневных видов критической является фаза формирования и роста стебля, благоприятными условиями для которой являются усиленный углеводный обмен и повышение содержания углеводов, гиббереллинов и ауксинов. У короткодневных видов критической является фаза образования цветков, благоприятными условиями для которой являются усиленный белковый обмен и повышение содержания белков, веществ типа антезинов и производных обмена нуклеиновых кислот. Фаза образования цветков у длиннодневных видов и фаза образования и роста стеблей у короткодневных видов имеют генетически закрепленные благоприятные внутренние условия как на длинном, так и на коротком дне. У нейтральных видов ни одна из двух фаз цветения не является критической и они зацветают при любой длине дня.

Институт физиологии растений
имени К. А. Тимирязева
Академии наук СССР

Поступило 22.IV.1963 г.

Մ. Խ. ՉԱՅԼԱԽՅԱՆ

ԲՈՒՅՍԵՐԻ ԾԱՂԿՄԱՆ ՏՐՈՖԻԿ ԵՎ ՀՈՐՄՈՆԱԿ ԳՈՐԾՈՆՆԵՐԸ

Ա մ փ ո փ ու մ

Հոգվածում (սխեմայում) շարադրված տվյալների հիման վրա՝ բույսերի ծաղկումն սկսվելու տրոֆիկ և հորմոնալ գործոնների առիթով կարելի է անել ստորև բերվող հիմնական կրակացությունները:

1. Մետաբոլիտների՝ սննդանյութերի և ֆիզիոլոգիապես ակտիվ միացությունների միջև գոյություն ունի սերտ կապ, քանի որ նրանք հանդիսանում են նյութերի մեկ ընդհանուր փոխանակման օղակները: Երկարօրյա տեսակների ծաղկումը տեղի է ունենում, երբ ածխաջրատային փոխանակությունն ուժեղանում է և դրանում որոշիչ դեր են խաղում ոչ թե սովորական միջակա, այլ մասնագիտացված վերջնական նյութերը՝ գիբերելինները և աուքսինները: Կարճօրյա տեսակների ծաղկումն սկսվում է, երբ ազոտային ու սպիտակուցային փոխանակությունն ուժեղանում է և դրանում որոշիչ դեր են խաղում ոչ թե սովորական միջակա, այլ մասնագիտացված վերջնական նյութերը՝ անտիդինի տիպի նյութերը և նուկլիենային թթուների փոխանակության ածանցյալները: Չեղոր տեսակների ծաղկումն սկսվում է երկու դեպքում էլ:

2. Թե երկարօրյա, թե կարճօրյա և թե շեղոր տեսակի բույսերի հյուս-

վածքներում, արտաքին միջավայրի բոլոր պայմաններում, կան միևնույն մետաբոլիտները՝ իրենց մեծ բազմազանությամբ: Դա միանգամայն ակներև է ածխաջրատարների, սպիտակուցների, աուքսինների, նուկլեոզոիդների և ուրիշ շատ միացությունների համար, այդ մասին լրիվ ակներևությամբ կարելի է ասել նաև գիբերելինների ու անտիդինի տիպի նյութերի նկատմամբ, որոնք լայնորեն տարածված են ամենատարբեր օրգաններում: Որպեսզի բույսերն անցնեն ծաղկման, դրա համար նշանակություն ունի այս կամ այն մետաբոլիտների քանակական պարունակությունը և նրանց այնպիսի մակարդակի հասնելը, որը որոշում է այդ անցումը:

3. Բույսերի ծաղկումն սկսվելու պրոցեսում նշանակություն ունեն բույսերի բոլոր օրգանների մետաբոլիտները, այն էլ ոչ թե առանձին-առանձին վերցրած, այլ նրանց կոմպլեքսները: Ուստի, բացի մետաբոլիտների քանակական պարունակությունից, վճռական դեր է խաղում նրանց հարաբերակցությունը—տերևներում՝ ածխաջրատների ու սպիտակուցների, գիբերելինների ու անտիդինների հարաբերակցությունը, ցողունային բողբոջներում, աուքսինների ու նուկլեինային փոխանակության ածանցյալների հարաբերակցությունը: Բույսերի ծաղկումն սկսվում է այն դեպքերում միայն, երբ բոլոր անհրաժեշտ մետաբոլիտների պարունակությունը տերևներում և ցողունային բողբոջներում հասնում է որոշակի կրիտիկական մակարդակի:

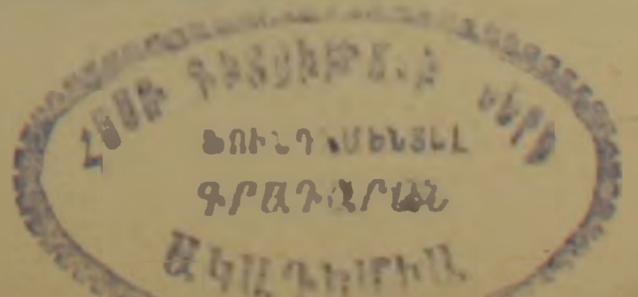
4. Բոլոր բուսական տեսակների մոտ, անկախ արտաքին միջավայրի միևնույն պայմանների ազդեցության տակ տեղի ունեցող նրանց լուսապարբերականության բնույթից, մետաբոլիտների դինամիկայում կատարվող փոփոխությունները միանշանակ են և ընթանում են միևնույն ուղղությամբ, բայց տարբեր արագությամբ ու տարբեր շափով: Ինչպես երկարօրյա, այնպես էլ կարճօրյա ու շեղոք տեսակների մոտ, երկար օրվա պայմաններում տեղի ունի ածխաջրատային փոխանակության ուժեղացում և ածխաջրատների ու գիբերելինների պարունակության ավելացում տերևներում և աուքսիններինը՝ ցողունային բողբոջներում: Կարճ օրվա պայմաններում տեղի ունի սպիտակուցային փոխանակության ուժեղացում և սպիտակուցների ու անտիդինի տիպի նյութերի պարունակության ավելացում տերևներում և նուկլեինային թթուների փոխանակության ածանցյալներինը՝ ցողունային բողբոջներում:

5. Երկարօրյա տեսակների ծաղկման սկսվելը երկար օրում ու կարճօրյա տեսակներինը՝ կարճ օրում և նրա բացակայությունը օրվա հակադիր երկարության պայմաններում՝ արդյունք է այն բանի, որ նրանք հարմարվում են արտաքին միջավայրի պայմաններին: Երկարօրյա տեսակների մոտ կրիտիկական է հանդիսանում ցողունի կազմավորման ու աճման փուլը, որի համար բարենպաստ պայմաններ են՝ ուժեղացած ածխաջրատային փոխանակությունը և ածխաջրատների, գիբերելինների ու աուքսինների պարունակության բարձրացումը: Կարճօրյա տեսակների մոտ կրիտիկական է հանդիսանում ծաղիկների առաջացման փուլը, որի համար բարենպաստ պայմաններ են՝ ուժեղացած սպիտակուցային փոխանակությունը և սպիտակուցների, անտիդինների տիպի նյութերի ու նուկլեինային թթուների փոխանակության ացանցյալի պարունակության բարձրացումը: Երկարօրյա տեսակների մոտ ծաղիկների առաջացման փուլը և կարճօրյա տեսակների մոտ ցողունների առաջացման ու աճման փուլն ունեն գենետիկորեն ամրապնդված ներքին բարենպաստ պայմաններ:

ինչպես երկար, այնպես էլ կարճ օրվա դեպքում: Չեզոք տեսակների մոտ ծաղկման երկու փուլերից և ոչ մեկը կրիտիկական չի հանդիսանում և նրանք սկսում են ծաղկել օրվա ամեն մի երկարության դեպքում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Бордина И. Н. Труды по прикл. бот., ген. и селекции, 27, 171, 1931.
2. Бутенко Р. Г. Физиол. растений, 5, 5, 417, 1958.
3. Бутенко Р. Г. и Чайлахян М. Х. ДАН СССР, 141, 1239, 1961.
4. Казарян В. О., Авунджян Э. С. и Карапетян К. А. ДАН АрмССР, 29, 5 и 6 1959.
5. Клебс Г. Произвольное изменение растительных форм, 1905.
6. Мошков Б. С. Соц. растениеводство, 21, 145, 1937.
7. Разумов В. И. Соц. растениеводство, 15, 15, 1935; Об. раб. по физ. раст. пам. К. А. Тимирязева, 283, 1941.
8. Разумов В. И. Среда и особенности развития растений. Сельхозгиз, 1954.
9. Сабинин Д. А. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. IX Тимир. чтение АН СССР, 1948.
10. Скрипчинский В. В. Бюлл. Моск. Общ. исп. природы, 61, 53 и 67, 1956.
11. Туркова Н. С. и Жданова Л. А. Тез. докл. секц. физ. раст. II делег. съезда Всес. Бот. Общ., 61, 1957.
12. Холодный Н. Г. и Кочерженко И. Е. ДАН СССР, 61, 391, 1948.
13. Чайлахян М. Х. Гормональная теория развития растений. Изд. АН СССР, 1937.
14. Чайлахян М. Х. Изв. АН СССР, сер. биол., 5—6, 1249, 1938.
15. Чайлахян М. Х. Успехи совр. биол. 26, 515, 1948.
16. Чайлахян М. Х. ДАН СССР, 60, 1269, 1948.
17. Чайлахян М. Х. Журн. общ. биологии, 15, 269, 1954.
18. Чайлахян М. Х. Журн. общ. биологии, 17, 121, 1956.
19. Чайлахян М. Х. Ботан. журн., 41, 487, 1956.
20. Чайлахян М. Х. ДАН СССР, 117, 1077, 1957.
21. Чайлахян М. Х. Ботан. журн. 43, 927, 1958.
22. Чайлахян М. Х. Физиол. растений, 5, 541, 1958.
23. Чайлахян М. Х. Изв. АН АрмССР, биол. н., 13, 2, 1960.
24. Чайлахян М. Х. Изв. АН СССР, с. биол., 2, 206, 1960.
25. Чайлахян М. Х. и Ярковая Л. М. Труды Инст. физиол. раст. им. К. А. Тимирязева, 2, 95, 1938.
26. Чайлахян М. Х. и Жданова Л. П. ДАН СССР, 19, 107, 219, 305, 1938.
27. Чайлахян М. Х. и Баврина Г. В. Физиол. раст., 4, 312, 1957.
28. Чайлахян М. Х. и Аксенова Н. П. Физиол. раст., 6, 699, 1959.
29. Чайлахян М. Х. и Бутенко Р. Г. ДАН СССР, 128, 6, 1959.
30. Чайлахян М. Х. и Константиновна Т. Н. ДАН СССР, 135, 1539, 1960.
31. Чайлахян М. Х. и Ложникова В. Н. Физиол. раст. 7, 521, 1960.
32. Чайлахян М. Х., Бутенко Р. Г. и Любарская И. И. Физиол. раст. 3, 101, 1961.
33. Чайлахян М. Х. и Хлопенкова Л. П. ДАН СССР, 141, 1497, 1961.
34. Чайлахян М. Х. и Ложникова В. Н. Физиол. раст., 1962.
35. Arthur J. M., Guthrie E. D., Newell J., Amer. J. Bot., 17, 416 1930.
36. Bonner J. Bot. Gaz., 110, 625 1949.
37. Bonner J., Thurlow J. Bot. Gaz., 110, 613 1949.
38. Bonner J., Liverman J. Iowa St. Coll. Press, 283 1953,
39. Brian R. W. Biol. Reviews, 34, 37 1959.
40. Bünsow R., Harder R. Naturwissensch., 43, 479, 44 453 1956.
41. Bünsow R., Penner J., Harder R. Naturwissensch., 45, 46 1958.



42. Chailakhian M. Kh. Plant growth regulation. 4-th Intern. Conf. on pl. gr. regul., Iowa 1961.
43. Chailakhian M. Kh. Can. J. Botany, 39, 1817, 1961
44. Denffer D. Planta, 31, 418, 1940.
45. De-Kopp R. Ann. Bot., 10. 31, 40, 353, 1946.
46. Galston A. W., Amer. J. Bot., 34, 1947.
47. Grainger J. Ann. appl. Biol., 25, 1 (1938); 27, 311, 1940.
48. Hamner K. C. Bot., Gaz., 101, 658 1940.
49. Hamner K. C., Bonner J. Bot. Gaz., 100, 388, 1938.
50. Hamner K. C., Nanda K. K. Bot., Gaz., 118, 13, 1956.
51. Harada N., Nitsch I. P. Plant Physiol., 34, 309, 1959.
52. Harada N., Nitsch I. P. Bull. Soc. Bot. France, 106, 451, 1959.
53. Harder R., Bode G., Witsch H. Jahrb. wiss. Bot; 99, 381, 1944.
54. Harder R., Bünsow R. Naturwissensch., 43, 44, 1958.
55. Klebs G. Handwört. Naturwiss. 4 276 (1913); Flora, 11, 128, 1918.
56. Knodel H. Zeitsch., Bot. 29, 449 1936.
57. Kraus E. J., Kraybill H. A. Oregon Agr. Cole. Exp., Sta. Bull. 149. 1 1918.
58. Laibach F. Naturwissensch., 31. 246 1943.
59. Lang A. Naturwissensch., 43. 284, 544 (1956); Proc. Nat. Acad. Sci., 43, 709, 1957.
60. Lang A., Planta, 54, 498 1960
61. Lang A., Liverman J. L. Rep. a. Comman. 8 th Int. Bot. Congr. 11, 330, 1954.
62. Lang A., Sandwal J. A., Beriri A. Proc. Nat. Acad. Sci, 43, 960, 1957.
63. Leopold A. C., Thimann K. V. Amer. Journ. Bot., 36, 342, 1949.
64. Lincoln R., Mayfield D., Cunningham A. Science, 133, 756, 1961.
65. Lockhart J. A. Encyclopedia of pl. Phystol., 15, 390, 1961.
66. Lona F. L'Ateneo Parmense, 27. 867 (1956). Nuovo Giorn. Bot. Ital., 63, 61, 1956.
67. Lona F. L'Ateneo Parmense, 28, 111, 1957.
68. Lona F., Boccui A. Nuovo Giorn. Bot. Ital., 64, 236 1957.
69. Mac Millan J., Suter A. J. Naturwissensch 45, 46 1958
70. Marth P. C., Andia W. V., Mitchell J. W. Bot., Gaz., 118, 106, 1956.
71. Melchers G. Ber. Deutsch. bot. Ges., 57, 29 1939.
72. Melchers G. Lang A. Biol. Zbl., 61, 16, 1941.
73. Melchers G. Naturwissensch, 30, 588, 1942.
74. Melchers G., Claes H. Naturwissensch., 31, 247, 1943.
75. Murneek A. E. Missouri Univ. Agr. Exp. Sta. Res. Bull. 286, 1, 1937.
76. Nightingale G. T. Wisconsin Univ. Agr. Exp. Sta. Res. Bull. 74, 1, 1927.
77. Overbeek J. Bot., Gaz., 108, 64 1946.
78. Parker M. W., Borthwick H, A. Bot., gaz., 102, 256. 1940.
79. Phinney B. O., West Ch., Ritzel M., Nelly P. M. Proc, Nat., Acad. Sci., 43. 398. 1957.
80. Radley M. Ann. Bot., 22 297, 1958.
81. Roberts R. H., Struckmeyer B. E., J. Agric. Res., 59, 699. 1939.
82. Roberts R. H., Struckmeyer B. E. Amer. J, Bot. 35, Suppl V 1960.
83. Sachs J. Arbeit. bot. Inst. Würzburg, 3, 452 1880; 4, 689, 1882 3, 372, 1888.
84. Salisbury F. B., Bonner J. Plant Physiol., 33, suppl, XXV 1958.
85. Stowe B. B., Yamaki T. Ann. Rev. Plant Physiol. 8, 181 1957.
86. Tschallachjan M. Ch. Biolog. Zbl. 77, 641 1958.
87. Waarde J., Roodenburg. Proc. Koninkl. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam, 51. 284 1948.
88. Went F. W. Plant Physiol., 13, 55, 1938.
89. Wittwer S. H., Bucovac M. J., Sell H. M., Weller L. E., Plant Physiol- 32, 1, 1957.
90. Zimmerman P. W., Hitchcock A. E. Contrib Boyce Thomps. Inst., 12, 321- 1942.