ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ. ՀԱՅԿԱԿԱՆ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ
XIX, № 12, 1966

М. Х. ЧАЛДАХЯН

РОЛЬ ГИББЕРЕЛЛИНОВ В ПРОЦЕССАХ ФОТОПЕРИОДИЗМА И ЯРОВИЗАЦИИ РАСТЕНИЙ

Фотопериодизм и яровизация представляют собой приспособительные реакции растений к внешней среде, регулирующие сроки наступления генеративной фазы таким образом, что цветение и последующее плодоношение растений проходят в наиболее благоприятных условиях.

Вместе с тем и фотопериодизм, как реакция растений на длину дня, и яровизация, как реакция на действие пониженных температур, в руках экспериментатора являются удобными средствами для управления скоростью зацветания растений и выяснения физиологической природы тех метаболитов, которые лежат в основе этого процесса.

Среди многих звеньев метаболизма и разнообразия метаболитов, которые связаны с процессами фотопериодизма и яровизации растений, особенное значение имеют гиббереллины. Распознание роли гиббереллинов в этих процессах проходило в два этапа:

1) изучение влияния гиббереллиновых препаратов микробного происхождения, главным образом гиббереллиновой кислоты на растения и 2) изучение динамики изменений в содержании природных или эндогенных гиббереллинов в растениях.

Исследования, проведенные на первом этапе, показали, что под влиянием гиббереллинов усиливается рост стеблей растений и ускоряется цветение длиннодневных видов, а также сеянцев озимых форм и двулетников в первый год их жизни [3, 4, 16, 17, 19, 20, 27—29, 35, 36, 38 и др.].

Таким образом, была установлена химическая индукция к цветению длиннодневных видов с помощью гиббереллинов, во многом сходная с фотопериодической индукцией длинными фотопериодами, и химическая яровизация озимых форм и однолетних сеянцев двухлетников применением гиббереллинов, имеющая общие черты с яровизацией, т. е. термоиндукцией пониженными температурами.

Во всех этих случаях применялись гиббереллины микробного происхождения, главным образом, гиббереллин A_3 или гиббереллиновая кислота, но скоро возникла идея о том, что в регуляции цветения под влиянием длины дня и пониженных температур принимают участие и эндогенные гиббереллины, свойственные самим растениям. Эта идея явилась предпосылкой для второго этапа—изучения динамики изменений в содержании природных или эндогенных гиббереллинов в связи с фотопериодизмом и яровизацией.

Это изучение проводилось нами в последние годы в вегетационных

опытах с растениями, отличающимися по своей фотопериодической и термической чувствительности и выращиваемыми в условиях вегетационного домика и оранжереи Института физиологии растений.

Изменение в содержании эндогенных гиббереллинов в связи с фотопериодизмом

Изучение динамики изменений в содержании природных гиббереллинов в связи с фотопериодизмом проводилось нами совместно с В. Н. Ложниковой. Содержание гиббереллинов определялось в связи с влиянием на растения 1) длины дня, 2) фотопериодической индукции, 3) непрерывного света и непрерывной темноты, 4) реакции прерывания темноты светом.

В качестве опытных объектов брали растения различных длиннодневных, короткодневных и нейтральных видов, листья которых в определенные сроки брались на анализ.

В опытах 1959—1962 гг. извлечение эндогенных гиббереллинов производилось ацетоном и для определения брались нехроматографированные экстракты; позднее, в 1963—65 гг. извлечение делалось этанолом, полученные экстракты подвергались разделительной хроматографии на бумаге и определение производилось в элюатах из полос хроматограммы с Rf 0,6—0,8, в которых сосредоточивалась вся биологическая активность. В качестве биотестов брались проростки карликового сорта гороха Пионер (Pisum sativum) и розеточные растения рудбекии в условиях короткого дня (Rudbeckia bicolor).

Длина дня. При изучении влияния длины дня выяснилось, что равным образом у длиннодневных видов — табака Сильвестрис (Nicotiana sylvestris), рудбекии (Rudbeckia bicolor), ранса (Brassica napus v. oleifera), пшеницы (Triticum vulgare), ржи (Secale cereale), овса (Avena sativa) и люпина (Lupinus angustifolius); у короткодневных — табака Мамонт (Nicotiana tabacum), перилла красной (Perilla nankinensis), проса (Panicum miliaceum) и сои (Soja hispida), и у нейтральных — табака Трапезонд (Nicotiana tabacum), гречихи (Fagopyrum esculentum) и конских бобов (Vicia faba), содержание природных гиббереллинов на длинном 16—18-часовом дне было всегда больше, чем на коротком 9—10-часовом [7, 8, 10, 17]. Таким образом, выяснилось, что изменения в содержании природных гиббереллинов связаны не с фотопериодической реакцией зацветания, а непосредственно с фотопериодической реакцией роста растений, так как известно, что рост у всех растений идет на длинном дне более интенсивно, чем на коротком.

Повышение содержания веществ с гиббереллиновой активностью на длинном дне было установлено и другими авторами. Так, у растений длиннодневного вида—рудбекии (Rudbeckia speciosa) при перестановке на длинный день последовательно повышалось содержание трех фракций, обладающих гиббереллиновой активностью —вещества Е через неделю, вещества В через две недели и вещества Е через три недели после

перестановки [23]. Повышение общей активности на длинном дне, сравнительно с коротким было показано также для длиннодневного табака (Nicotiana silvestris) и для короткодневных видов — хризантемы (Chrysanthemum morifolium), табака Мамонт (Nicotiana tabacum), перилды (Perilla), Pharbitis и Chenopodium rubrum [22]. В двух последних исследованиях испытание активности производилось на мезокотилях овса, тест-объекте, чувствительном и к ауксину, и к гиббереллину, и поэтому о гиббереллиноподобных веществах здесь можно говорить лишь условно. Повышение общей гиббереллиновой активности после перенесения растений с короткого дня на длинный наблюдалось также у сеянцев однолетней белены [30] и у растений шпината [43].

Фотопериодическая индукция. Подтверждение тому выводу, что изменения в содержании природных гиббереллинов связаны не с фотопериодической реакцией зацветания, а с фотопериодической реакцией роста растений дали опыты, в которых растения табаков длиннодневного вида (N. sylvestris) и короткодневного (N. tabacum) сорта Мамонт подвергались воздействию длинного дня в течение 10, 20, 30 и 40 суток, после чего брались пробы листьев на определение природных гиббереллинов.

Эти определения показали, что у обоих видов табака по мере увеличения сроков индукции длинным днем, содержание природных гиббереллинов увеличивалось, что особенно заметно было при 30—40-дневной индукции. У длиннодневного табака Сильвестрис это воздействие длинным днем совпадало с индукцией к цветению; у короткодневного вида табака Мамонт никакой индукции к цветению не было. Ко дню окончания всех сроков индукции растения табака Сильвестрис находились в разных фазах развития, получившие 10 дней в фазе розетки, 20 дней в фазе стеблевания, 30 дней в фазе бутонизации, 40 дней в фазе начала цветения; растения же табака Мамонт при всех сроках индукции находились в одной и той же фазе развития—в фазе стеблевания [11].

Увеличение содержания природных гиббереллинов в листьях растений на длинном дне полностью совпадает с ранее установленным увеличением содержания на длинном дне природных ауксинов [6, 14, 21] и в этом повышении количества двух групп веществ, наиболее сильно стимулирующих рост, кроется объяснение фотопериодической ростовой реакции растений, когда рост всех растений, независимо от характера их фотопериодической реакции, идет тем более интенсивно, чем больше длина дня.

Непрерывный свет и непрерывная темнота. Растения тех же двух видов табака (N. sylvestris и N. tabacum) как в фазе розеток, так и в виде стебельных растений с хорошо сформированными листьями ставились на 5, 10 и 15 суток на непрерывный свет или в непрерывную темноту. Оказалось, что на непрерывном свету содержание природных гиббереллинов в листьях растений обоих видов табака увеличивается, в непрерывной темноте уменьшается. Это дало возможность сделать вывод, что на свету в листьях растений идет образование гиббереллинов, а в темноте их разрушение. А поскольку соотношение длины периода света

к длине периода темноты в длиннодневном цикле значительно выше, чем в короткодневном цикле, постольку на длинном дне гиббереллинов больше, чем на коротком [11].

Увеличение содержания гиббереллиноподобных веществ в растениях карликовых сортов фасоли было получено при освещении их лампами накаливания дополнительно к свету люминисцентных ламп [48] и в растениях ипомеи (Pharbitis nil) при выращивании их не в темноте, а на белом, красном и далеком красном свету [11]. Вместе с тем были получены данные, говорящие о том, что уровень экстрагируемых эндогенных гиббереллинов у молодых сеянцев гороха при освещении их видимым светом уменьшается [42]. Задержка же роста сеянцев, вызванная светом, снимается добавлением гиббереллинов как у этиолированных растений [33, 34], так и у растений, находящихся на свету [37]. Кажущееся противоречие в выводах наших и последних авторов возможно следует искать и в различии испытанных объектов, и в возрастных различиях.

Реакция прерывания темноты светом. Реакция прерывания темноты светом заключается, как известно, в том, что в короткодневном цикле при кратковременном освещении в течение длинного периода темноты цветение растений длиннодневных видов ускоряется, а короткодневных видов задерживается.

Изучение влияния прерывания длительного темнового периода светом на содержание природных гиббереллинов производилось в опытах с длиннодневными видами —табаком Сильвестрис (N. sylvestris), рудбекией (R. bicolor), короткодневными видами — табаком Мамонт (N. tabacum), дурнишником (Xanthium pennsylvanicum) и нейтральным видом—табаком Трапезонд (N. tabacum). Растения выращивались в условиях длинного 16-часового дня, короткого 8-часового дня и короткого 8-часового дня с прерыванием темнового периода посередине двумя часами света.

Растения табака Сильвестрис и рудбекии на длинном дне имели крупные стебли и бутонизировали, на коротком дне были в фазе розетки, на коротком дне с прерыванием имели небольшие стебли. Растения табака Мамонт и дурнишника имели крупные стебли и на длинном дне вегетировали, на коротком дне бутонизировали и на коротком дне с прерыванием вегетировали. Растения табака Трапезонд имели стебли и бутонизировали во всех вариантах. Экстрагирование природных гиббереллинов из листьев после фиксации в жидком азоте производилось этиловым спиртом; хроматографирование велось в системе растворителей—изопропиловый спирт-вода (5:2).

Определения активности элюатов хроматограмм, проведенные с помощью биотестов на горох и рудбекию, показали, что у всех испытанных видов содержание природных гиббереллинов на коротком дне значительно ниже, чем на длинном, на коротком же дне с прерыванием оно резко повышалось, приближаясь к уровню их содержания на длинном дне (рис. 1 и 2). Такие же изменения наблюдались и в содержании природ-

ных ауксинов и других стимуляторов роста, как это ранее было установлено на растениях сои [26]

Таким образом, при реакции растений длиннодневных и короткодневных видов на прерывание темноты светом в короткодневном цикле происходит усиление обмена и образования природных гиббереллинов и ауксинов и ускорение роста стеблей [12]. Это дает возможность объяс-

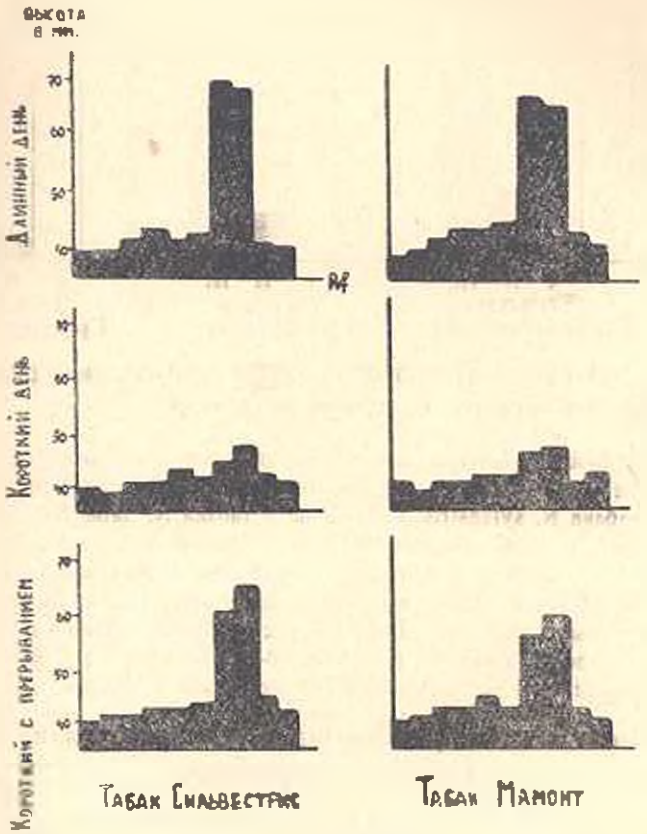

Рис. 1. Содержание природных гиббереллинов в листьях табаков N. sylvestris и N. tabacum, сорта Мамонт. Гистограммы составлены по росту проростков гороха Пионер под влиянием элюатов из 10 различных участков хроматограмм с соответствующими Rf. Экстракты, которые разделялись хроматографически, были получены из листьев растений, находившихся в условиях длинного 16-часового дня (вверху), короткого 6-часового дня с прерыванием темноты 2-мя часами света (в среднее) и короткого 8-часового дня (внизу).

нить влияние прерывания темноты светом на ускорение роста проростков и прорастание семян у некоторых растений [15].

В свете представления о двухфазности цветения растений [5], формирование и рост стеблей длиннодневных видов под влиянием прерывания темноты светом является решающей фазой развития, которая определяет последующее образование цветков. Иначе обстоит дело у корот-

кодневных видов, у которых формирование и рост стеблей не является решающей фазой, а под влиянием прерывания темноты светом, по-видимому, нарушается образование метаболитов, необходимых для возникновения цветков.

Рис. 2. Влияние прерывания темноты короткодневного цикла светом на содержание природных гиббереллинов в листьях различных сортов табака. Слева у табака N. sylvestris, в середине у табака N. tabacum сорта Мамонт и справа у табака N. tabacum, сорта Трапезонд. Содержание гиббереллинов определялось по приросту проростков гороха Пионер под влиянием элюатов (Rf 0,6—0,8). Экстракты, которые разделялись хроматографически, были получены из листьев растений, находящихся в условиях длинного 16-часового дня (I), короткого 8-часового дня с прерыванием темноты 2-мя часами света (II) и короткого 8-часового дня.

Изменения в содержании эндогенных гиббереллинов в связи с яровизацией

Изучение динамики изменений в содержании природных гиббереллинов в связи с яровизацией проводилось нами совместно с В. Н. Ложниковой и Л. П. Хлопенковой. Содержание природных гиббереллинов в растениях определялось в связи с влиянием 1) яровизации—у яровых, озимых яровизированных форм и 2) длины дня—у этих же форм в различных условиях фотопериодического режима. Извлечение и определение природных гиббереллинов производилось теми же методами, что и при изучении их содержания в связи с фотопериодизмом. В дополнение к биотестам на гиббереллины—карликовому гороху Пионер и рудбекии—использовалась также озимая рожь Вятка (рост стеблей в условиях длинного дня).

Яровизация—яровые, озимые и озимые яровизированные формы. Сравнительное изучение содержания природных гиббереллинов у яровых и озимых форм показало, что в листьях яровых форм пшеницы (Triticum vulgare), рапса (Brassica napus a. oleifera) и ржи (Secale ce-

reale) гиббереллинов значительно больше, чем у соответствующих им озимых форм. Таким образом, выяснилось, что при выращивании растений в условиях длинного дня одним из главных различий между яровыми и озимыми формами является различие в содержании природных гиббереллинов.

Одновременно выяснилось, что у озимых форм пшеницы, рапса и ржи, прошедших яровизацию, т. е. термоиндукцию при температуре 3—4°С в течение 45 дней, содержание природных гиббереллинов в листьях растений на длинном дне повышается и их уровень достигает примерно уровня содержания гиббереллинов у яровых форм [9, 10].

Увеличение содержания природных гиббереллинов и гиббереллиноподобных веществ в результате яровизации, или воздействия пониженными температурами, было установлено на растениях двухлетней белены (Hyoscyamus niger) с помощью биотеста на карликовых мутантах кукурузы [12], а также на растениях Althaea и Chrysanthemum [22]. Равным образом у растений пшеницы (Triticum aestivum), прошедших яровизацию, количество гиббереллиноподобных веществ было всегда значительно больше, чем у неяровизированных, у которых в начале кущения их вовсе не удавалось найти [25].

Длина дня. Это различие в содержании природных гиббереллинов между яровыми, яровизированными и озимыми формами пшеницы и рапса выявляется только на длинном дне, а у ржи на длинном дне в большой мере, чем на коротком. Уровень содержания гиббереллинов в листьях растений вполне совпадает с различием в фазе развития растений: на длинном дне яровые и озимые яровизированные формы находились в фазе стеблевания и колошения, на коротком дне — в фазе кущения, т. е. в такой же фазе, как и неяровизированные озимые формы в условиях длинного и короткого дня [9].

В опытах с пшеницей были получены данные, подтверждающие тот факт, что как у яровизированных, так и у неяровизированных растений содержание гиббереллиноподобных веществ выше на длинном дне [25].

Из того, что в условиях короткого дня разницы в содержании природных гиббереллинов между яровыми и яровизированными формами, с одной стороны, и озимыми неяровизированными, с другой, нет или почти нет, следует, что в процессе яровизации образование и накопление гиббереллинов не происходит, а идет какой-то подготовительный процесс, заканчивающийся образованием метаболитов, которые можно рассматривать, как предшественники гиббереллинов [5]. В опыте с озимой рожью Вятка это полностью подтвердилось: при яровизации проросших семян в течение 15, 30 и 45 дней в проростках в темноте и в зеленых растениях на коротком дне различий в содержании природных гиббереллинов между контрольными экземплярами и яровизированными не было, тогда как в зеленых растениях на длинном дне вместе с повышением сроков яровизации увеличивалось и содержание природных гиббереллинов (рис. 3).

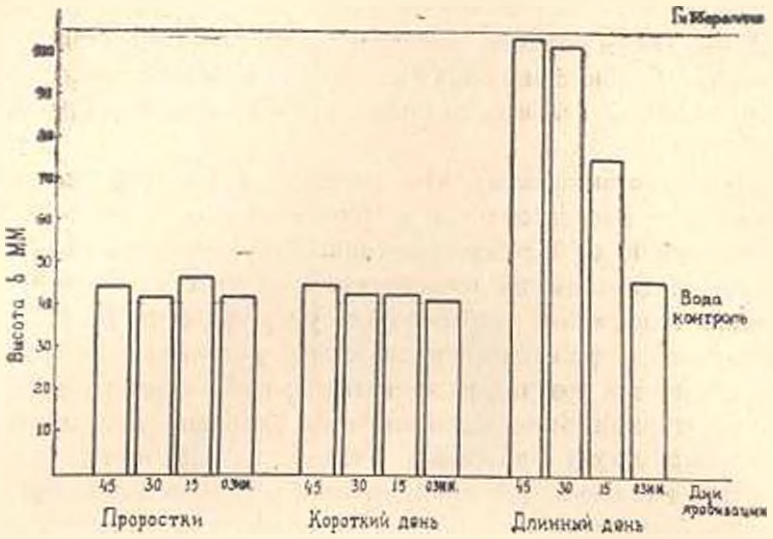

Рис. 3. Влияние яровизации на содержание природных гиббереллинов в проростках и в листьях растений озимой ржи Вятка. Гистограммы составлены по росту проростков гороха Пионер под влиянием элюатов (Rf 0,6—0,8). Экстракты, которые разделялись хроматографически, были из проростков, находившихся в темноте и из растений озимой ржи, находившихся в условиях короткого и длинного дня.

Заключение

Результаты изучения динамики изменений в содержании природных гиббереллинов в связи с фотопериодизмом и яровизацией подчеркивают их существенную роль в этих процессах. При этом выявилось полное соответствие этих результатов аналитического характера с данными синтетических опытов, в которых растения непосредственно подвергались воздействию гиббереллиновых препаратов.

Фотопериодическая индукция растений длинным днем связана с усилением образования и накопления эндогенных гиббереллинов в листьях растений, образованием и ростом стеблей и формированием цветков. Воздействие экзогенных гиббереллинов на растения озимые в условиях короткого дня также приводит к образованию и росту стеблей и формированию цветков. Яровизация, т. е. воздействие пониженными температурами, приводит в условиях длинного дня к накоплению гиббереллинов, образованию и росту стеблей, а у многих озимых и сеянцев двухлетников и к цветению растений.

Такое соответствие в результатах синтетических опытов и аналитических определений свидетельствует о том, что гиббереллины играют значительную роль в процессах фотопериодизма и яровизации. Их основная функция, как показывают многие данные [1, 29, 30], заключается в образовании и росте стеблей.

Вначале создавалось такое впечатление, что повышение уровня содержания природных гиббереллинов в растениях происходит под влиянием совершенно различных условий внешней среды—пониженных температур (яровизация) и длинных дней (фотопериодическая индукция). Однако последующий анализ показал, что в процессе яровизации растений происходит образование и накопление не гиббереллинов, а их предшественников, которые в дальнейшем в условиях длинного дня превращаются в гиббереллины.

В свое время на основании опытов с прививками на однолетние розеточные сеянцы двухлетней белены (Hyoscyamus niger) яровизированных растений той же белены, или различных яровых растений, Мельхерс [39] пришел к выводу о том, что в результате яровизации возникают специфические вещества гормональной природы—верналины, которые имеются у всех яровых форм; при этом у длиннодневных видов они непосредственно превращаются в гормоны цветения на длинном дне, а у короткодневных видов на коротком дне.

Анализируя этот вопрос, Ланг [31] недавно также склонился к мысли о прямой связи между верналином и флориге́ном, т. е. комплексом гормонов цветения, давая такую схему для яровизации: низкая T → термоиндуцированное состояние — верналин — флориген.

После открытия гиббереллинов Саркар [44] провел сравнительные исследования и не нашел соответствия между действием яровизирующих пониженных температур и влиянием гиббереллиновой кислоты на растения озимой формы Arabidopsis thaliana; на основании этого он пришел к выводу, что верналин не идентичен гиббереллину. Подобное несоответствие в действии гиббереллинов и яровизации растений наблюдали многие авторы [2, 29, 40].

Приведенные здесь данные показывают, что в результате яровизации действительно возникают вещества гормональной природы— предшественники гиббереллинов, которые, собственно, и являются верналинами. В дальнейшем верналины в условиях длинного дня превращаются в гиббереллины, тогда как в условиях короткого дня они таким превращениям не подвергаются. Вследствие этого озимые яровизированные растения на длинном дне формируют стебли, а на коротком дне остаются в фазе розеток. У всех же яровых форм верналины образуются в растениях без воздействия яровизации. Весьма вероятно, что диффузаты из семян и соки из яровизированных растений озимой ржи и редиса, с помощью которых Томита [45] получил образование стеблей у озимой неяровизированной пшеницы и ускорение цветения редиса, содержат верналины.

Верналины непосредственной связи с флориге́ном не имеют, так как по нашему предположению [4, 5] в комплекс флорига́на (гормонов цветения) входят две разные группы гормональных веществ: 1) гиббереллины, влияющие на формирование и рост стеблей и 2) вещества, влияющие на образование цветков, названные антезинами. Экспериментальные данные показывают, что однолетние сеянцы озимых и двухлетних форм

образуют цветки только на длинном дне, а на коротком дне даже при обработке гиббереллином формируют только стебли [4, 18, 28, 29], что свидетельствует о том, что у этих форм антезины образуются только на длинном дне (рис. 4).

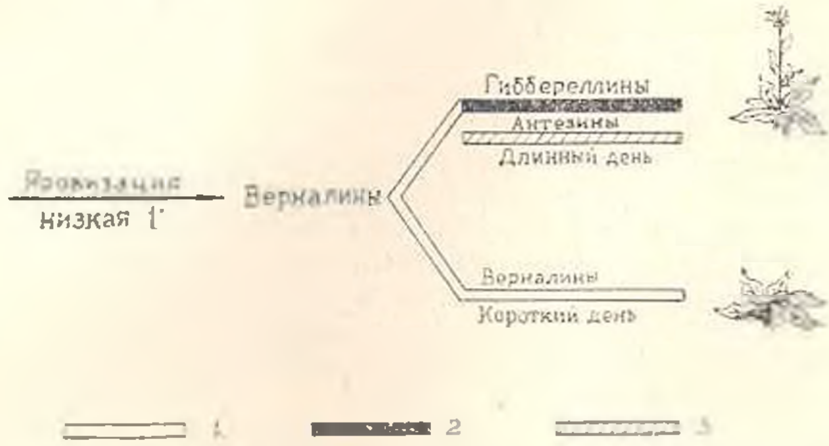

Рис. 4. Схема образования верналинов в процессе яровизации и гиббереллинов в процессе фотопериодической индукции у растений озимых форм.

Таким образом, в процессах яровизации и фотопериодизма происходят различные изменения физиологического и формообразовательного характера. Яровизация, т. е. индукция пониженными температурами, приводит к образованию верналинов и не выводит сеянцы озимых форм и двулетников из розеточного состояния; фотопериодическая индукция длинным днем приводит к превращению верналинов—образованию гиббереллинов и вызывает формирование и рост стеблей растений.

Институт физиологии растений
имени К. А. Тимирязева АН СССР

Поступило 5.X 1966 г.

Մ. Խ. ՉԱՅԼԱԽՅԱՆ

ԳԻԲԲԵՐԵԼԻՆՆԵՐԻ ԴԵՐԸ ԲՈՒՅՍԵՐԻ ՖՈՏՈՊԵՐԻՈԴԻԶՄԻ ԵՎ ՅԱՐՈՎԻԶԱՑԻԱՅԻ ՊՐՈՑԵՍՆԵՐՈՒՄ

Ամփոփում

Բնական կամ էնդոգեն գիբբերելինների փոփոխության դինամիկայի ուսումնասիրությունը՝ կապված ֆոտոպերիոդիզմի և յարովիզացիայի հետ, ցույց տվեց անալիտիկ որոշումների արդյունքների լրիվ համապատասխանումը բույսերի վրա գիբբերելինային պրեպարատների ազդեցության վերաբերյալ նախկինում կատարված փորձերի տվյալներին.

Պարզվել է, որ բոլոր բույսերի մոտ, անկախ ֆոտոպերիոդիկ ռեակցիայի բնույթից, բնական դիբբերելլինների պարունակությունը երկար օրում ավելի է, քան կարճ օրում և այն աստիճանաբար ավելանում է երկար օրվա միջոցով ֆոտոպերիոդիկ ինդուկցիայի շրջանի երկարացման ուղղությամբ։

Այսպիսով, բույսերի տերևներում բնական դիբբերելլինների պարունակությունը կապված է ոչ թե բույսերի ծաղկման, այլ ամբ ֆոտոպերիոդիկ ռեակցիայի հետ։ Բույսերն անընդհատ մթության մեջ պահելու դեպքում բնական դիբբերելլինների պարունակությունը պակասում է, իսկ անընդհատ լույսի տակ աճեցնելու դեպքում ավելանում է։

Կարճ օրվա ցիկլում (8 ժամ լույս + 16 ժամ մթություն) երկարատև մթության շրջանի ընդհատումը լույսով (6 ժամ լույս + 8 ժամ մթություն + 2 ժամ լույս + 8 ժամ մթություն) հանգեցնում է բնական գիբբերելլինների պարունակության դյալի ավելացմանը, համապատասխանաբար և ցողունների աճեցման ուժեղացմանը։

Գարնանային ձևերի մոտ դիբբերելլինների պարունակությունը միշտ ավելի շատ է, քան աշնանայիններիի մոտ։

Աշնանային տեսակների և երկամյա տնկիների յարովիզացիայի պրոցեսում առաջանում են նախորդներ, որոնք հետագայում, միայն երկար օրվա պայմաններում, վեր են ածվում դիբբերելլինների, իսկ կարճ օրում այդպիսի փոփոխությունների չեն ենթարկվում։

Այդ նախորդներն իրենցից ներկայացնում են վերնալիններ, որոնց յարովիզացիայի պրոցեսում առաջանալը ենթադրվել է ավելի վաղ։ Գարնանային տեսակների և աշնանային յարովիզացված բույսերի ֆիզիոլոգիական վիճակը տարբեր է։ Եթե առաջիններդ դիբբերելլինի ազդեցության տակ ընդունակ են կոկոնակալելու և ծաղկելու կարճ օրում, ապա երկրորդները այդ ընդունակությունից զուրկ են և ծաղկում են միայն երկար օրվա պայմաններում։

ЛИТЕРАТУРА

1. Ложникова В. Н. ДАН СССР, т. 168, 1, стр. 223—226, 1966.
2. Разумов В. И., Лимарь Р. С. и Тан К. В. Ботанический журнал, т. 45, стр. 1732—1738, 1960.
3. Чайлахян М. Х. ДАН СССР, т. 117, 6, стр. 1077—1088, 1957.
4. Чайлахян М. Х. Ботанический журнал, т. 43, 7, стр. 927—52, 1958.
5. Чайлахян М. Х. XXV Тимирязевские чтение. Изд. Наука, 1964.
6. Чайлахян М. Х. и Жданова Л. П. ДАН СССР, т. 19, стр. 305—308, 1938.
7. Чайлахян М. Х. и Ложникова В. Н. ДАН СССР, т. 128, 6, стр. 1309—1312, 1959.
8. Чайлахян М. Х. и Ложникова В. Н. Физиология растений, т. 7, вып. 5, стр. 521—530, 1960.
9. Чайлахян М. Х. и Ложникова В. Н. Физиология растений, т. 9, в. 1, стр. 21—31, 1962.
10. Чайлахян М. Х., Некрасова Т. В., Хлопенкова Л. П. и Ложникова В. Н. Физиология растений, т. 10, вып. 4, стр. 465—476, 1963.
11. Чайлахян М. Х. и Ложникова В. Н. ДАН СССР, т. 157, 2, стр. 482—485, 1964.
12. Чайлахян М. Х. и Ложникова В. Н. Физиология растений, т. 13, в. 6, 1966.
13. Чайлахян М. Х. и Хлопенкова Л. П. Физиология растений, т. 18, в. 6, 1966.

14. Bonner J. Plant Physiol., 15, 319—325, 1940.
15. Borthwick H. A. Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals, 275—287, 1959.
16. Bünsow R. und Harder R. Naturwiss., 43, 20, 479—780, 1956.
17. Bünsow R. und Harder R. Naturwiss., 44, 20, 479—780, 1957.
18. Chailakhyan M. Kh. Centre national de la Recherche scientifique. Gif S. Ivette, 589—596, 1964.
19. Chouard P. C. r. Acad. sci., Paris, 215, 5520—5522, 1957.
20. Chouard P. Bull. Soc. bot. Fr., 105, 135—136, 1958.
21. Cooke A. R. Plant Physiology, 25, 440—444, 1954.
22. Harada H. Rev. gen. Bot., 69, 201—297, 1962.
23. Harada H. and Nitsch J. P. Plant Physiology, 34, 409—415, 1959.
24. Harada H. and Nitsch J. P. Bull. Soc. Bot. France, 106, 9, 451—454, 1959.
25. Kentzer T. Proceedings of Symposium Differentation of Apical and some problems of ecological regulation of development of plants, Praha—Nitra, 89—96, 1966.
26. Kijosawa S. Proc. Crop. Sci. Soc. Jap., 29, 163—166, 1960.
27. Lang A. Naturwissenschaften, 43, 11, 257—58, 1956.
28. Lang A. Naturwissenschaften, 4, 23, 284—285, 1956.
29. Lang A. Proc. Nat. Acad. Sci., 43, 709—717, 1957.
30. Lang A. Planta, 54, 5, 498—504, 1960.
31. Lang A. Encyclopedia of Plant Physiology, 15, 1, 1380—1536, 1965.
32. Lang A. and Reinhard E. Advances in Chemistry series, 28, 71—79, 1961.
33. Lockhart J. A. Planta, 52, 250—258, 1958.
34. Lockhart J. Plant growth Regulation (Fourth Internat. Vonf. Plant Growth Regulation), 513—557, Iowa Univ. Press, 1961.
35. Lona F. L'Anteneo Parmense, 27, 867—875, 1956.
36. Lona F. L'Anteneo Parmense, 28, 111—115, 1957.
37. Lona F. et Bocchi A. Nuovo Giorn. pot. Ital., 63, 469—506, 1956.
38. Marth P., Audia W. and Mitchell J. Bot. Gas., 118, 106—111, 1956.
39. Melchers G. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 57, 29—48, 1939.
40. Michniewics M. and Lang A. Planta, 58, 549—563, 1962.
41. Ogawa J. Plant and Cell Physiology, 5, 1, 11—20, 1964.
42. Phillipps L., Villos A. and Cutler H. Contribs. Boyce Thompson Inst., 20, 2, 111—120, 1959.
43. Redley M. Ann. Bot., 27, 373—377, 1963.
44. Sarcar S. Biol. Zbl., 77, 1—49, 1958.
45. Tomita T. Regulateurs naturels de la croissance vegetale, Gif. s/Yvette, Paris, Edit. du Centre National de la Recherche Scientifique, 635—638, 1964.
46. Tschailachian M. Ch. Biologischen Zentralblatt, 77, 6, 641—662, 1958.
47. Wittwer S. and Bukovac M. Science, 126, 3262, 30—31, 1957.
48. Wheller A. W. J. Expil. Bot., 13, 37, 36—44, 1962.