

Մ. Ք. ՉԱՅԼԱՆՅԱՆ

ԲՈՒՅՍԵՐԻ ԱՃՄԱՆ ՈՒ ԾԱՂԿՄԱՆ ՔԻՄԻԱԿԱՆ ԿԱՐԳԱՎՈՐՈՒՄԸ*

Բույսերի աճման ու զարգացման քիմիական կարգավորումը հնուց կատարվում է հանքային միացությունների միջոցով, ինչպիսիք են պարարտանյութերը, որոնց բաղադրությունից ու քանակից կախված է բույսերի աճման, զարգացման և պտղատվության ինտենսիվությունը: Դա կապված է այն հանգամանքի հետ, որ այդ պրոցեսների հիմքում ընկած է ընդհանուր նյութափոխանակությունը և այն միացությունների սինթեզը, որոնք անհրաժեշտ են բույսերի սննդառության համար:

Վերջին 35 տարիների ընթացքում կատարված հետազոտությունները ցույց են տվել, որ աճման ու ծաղկման պրոցեսների կարևոր ներքին գործոններն են հանդիսանում նյութափոխանակության հատուկ մետաբոլիտները՝ բարձր ֆիզիոլոգիական ակտիվություն ունեցող նյութերը կամ կարգավորիչները, և որ բույսերի աճման ու ծաղկման պրոցեսների քիմիական կարգավորումը կարող է իրականանալ այդ կարգավորիչների օգնությամբ: Այդպիսի միացությունների թվին են պատկանում նյութերի հետևյալ խմբերը. ա) աուկսինները, բ) գիբբերելլինները, գ) կինինները և դ) աճման ինհիբիտորները (արգելակիչներ): Ներառյալ առաջին երեք խմբի նյութերն ունեն հորմոնային ծագում և հանդիսանում են ֆիտոհորմոններ, քանի որ առաջանում են փոքր քանակով, հեշտությամբ տեղափոխվում են բույսի մի մասից մյուսը և առաջ են բերում ձևագոյացման մեծ էֆեկտ: Զորորող խմբի նյութերն իրենց քիմիական կառուցվածքով պատկանում են միացությունների տարբեր խմբերի և չեն հանդիսանում ֆիտոհորմոններ: Քանի որ բոլոր չորս խմբերի նյութերն օրգանական միացություններ են, որոնց ամենաանընչ քանակներն առաջ են բերում աճման էֆեկտ, ուստի բույսերի մեջ նրանց որոշումն իրականացվում է ղզայուն կենսաբանական տեստերի միջոցով, իսկ ներարկումը բույսի մեջ առավելապես կատարվում է կանաչ վերգետնյա մասերի, սերմերի և վեգետատիվ բաղմացման օրգանների մշակման միջոցով:

Բույսերի աճման ու ծաղկման կարգավորման հարցում, որը պայմանավորված է վերոհիշյալ միացությունների ազդեցությամբ, հայտաբերված են հետևյալ հիմնական օրինաչափությունները. ա) ազդեցության յուրահատկությունը, որը պայմանավորված է կարգավորիչների առանձին խմբերի տարբեր քիմիական ծագումով և ֆունկցիոնալ դերով, բ) ազդեցության կախումը նյութի քանակից, որն արտահայտվում է ոչ միայն քանակական էֆեկտով, այլև ուղղվածությամբ՝ բնույթով—նյութի թույլ կոնցենտրացիայի դեպքում նկատվում է աճման համաչափ բարձրացող խթանում, միջին կոնցենտրացիաների դեպքում՝ արգելակում, բարձր կոնցենտրացիաների դեպքում՝ աճման պրոցեսների լրիվ

*Ձեկուցում, կարդացված 1969 թվականի մարտի 25-ին Հայկական ՍՍՀ գիտությունների ակադեմիայի ընդհանուր ժողովում:

արգելակում, գ) կոմպլեքսային ազդեցությունը, որն ի հայտ է գալիս տարբեր կարգավորիչների միաժամանակյա ազդեցության դեպքում նույն պրոցեսի վրա և որը բերում է գերազդեցության սիներգիզմի և անտագոնիզմի երևույթներին, դ) ազդեցության համակշռվածությունը, երբ էկզոգեն կարգավորիչների դրսից ներարկվող էֆեկտը կախված է արդեն բույսերի մեջ գոյություն ունեցող բնական կամ էնդոգեն կարգավորիչներից:

Այս բոլոր անընդհատ ու անփոփոխ դրսևորվող օրինաչափությունները վերկայում են այն մասին, որ կարգավորիչների դերը բույսերի կենսագործունեության մեջ կայանում է ոչ թե պատրաստի սխեմաների ազատման ռեակցիաներում, նման այն բանին, ինչպես զանգի ղողանջից առաջ եկած օդի ցնցումը սարերում առաջացնում է ձյան հյուս, այլ մետաբոլիկ վերափոխությունների ռեակցիաներում, որոնք կախված են կարգավորիչի քանակից:

Միացությունների բոլոր նշված խմբերը հանդիսանում են, գլխավորապես, աճման պրոցեսների կարգավորիչներ: Դրա հետ կապված, այդ պրոցեսների ֆիզիոլոգիական և բիոքիմիական կարգավորման հիմքը մշակված է նշանակալի շափով ավելի լավ, քան ծաղկման պրոցեսների կարգավորումը: Աճման քիմիական կարգավորումը ժամանակի մեջ և իր ուսումնասիրությունների բնութթով կարելի է տարաբաժանել երեք էտապի. առաջին էտապ— դա էկզոգեն կարգավորիչների ազդեցության ուսումնասիրությունն է և ձևագոյացման էֆեկտի հաշվարկը. երկրորդ էտապ— դա էնդոգեն կարգավորիչների հայտաբերումն է և ձևագոյացման էֆեկտի հաշվարկը՝ կախված այդ փոփոխությունների դինամիկայից. երրորդ էտապ— դա կարգավորիչների ազդեցության մեխանիզմի ուսումնասիրությունն է:

Ներկայումս կարելի է ընդհանուր հայտարարի բերել այն ուսումնասիրությունները, որոնց մեջ աճման ու ձևագոյացման երևույթները ներկայացված են առաջին երկու էտապների համընկնող տվյալների հիման վրա, և նշել այն հեռանկարները, որոնք նախագծվում են կարգավորիչների ազդեցության մեխանիզմի ուսումնասիրության բնագավառում: Դրա հետ կապված, մեր կողմից օգտագործված են ՍՍՀՄ ԳԱ Տիմիրյազևի անվան բույսերի ֆիզիոլոգիայի ինստիտուտի աճման և զարգացման լաբորատորիայում, ինչպես նաև Երևանի պետական համալսարանի լաբորատորիաներում, ՀՍՍՀ ԳԱ միկրոբիոլոգիայի ինստիտուտում, Հայաստանի խաղողագործության, գինեգործության և պտղագործության ինստիտուտում կատարված փորձերի ու անալիզների արդյունքները:

Աճման կարգավորումը աուկսինների միջոցով

Բույսերի հորմոնների մասին ուսմունքն սկսվել է աուկսինների, որպես աճման կարգավորիչների ուսումնասիրություններից: Չարլզ Դարվինի՝ աճման նյութի տեղաշարժման վրա կատարված առաջին դիտումներից հետո, որը խթանում էր վարսակի և *Phalaris canariensis*-ի ծլերի աճումը, միայն կես դար անց սկսվեց աուկսինների փորձնական ուսումնասիրությունը Բոյսեն-Յենսենի, Պաուլի և այլ գիտնականների կողմից, որը 1928 թվականին ավարտվեց Խոլոդ-նու [7] և Վենտի [35] աճման ու տրոպիզմների հորմոնային տեսությամբ և 1931—1933 թթ. Քյոզլի ու աշխատակիցների կողմից [23] աուկսինների և հետերոաուկսինների անջատումով: Ներկայումս հաստատված է, որ հետերոաուկ-

սինը կամ բետա-ինդոլիլքացախաթթուն ($C_{10}H_9O_2$) ու նրա ածանցյալները՝ ինդոլիլ պիրոխաղողաթթուն, ինդոլիլ-սցետալդեհիդը, ինդոլիլ-ացետոնիարիլը և այլն, հանդիսանում են հիմնական բնական աուկսինները: Աուկսինների սինթետիկ անալոգներն են հանդիսանում բետա-ինդոլիլքացախաթթուն, ալֆա-նաֆալիլքացախաթթուն, 2-4-դիքլորֆենօքսիքացախաթթուն և այլ թթուներ:

Աուկսինները խթանում են բջիջների աճումը, նրանց բաժանումը ու երկարացումը և մասնակցում են այն միացությունների բիոսինթեզին, որոնք առաջացնում են բջջապատերը, մասնակցում են նաև պրոտոպլազմի ալիպիսի դոչացությունների առաջացմանը, ինչպիսիք են միտախոնդրիանները և պլաստիդները: Աուկսինները խթանում են նաև վեգետատիվ օրգանների դոչացումն ու աճումը: Հետերոաուկսինի և այլ աուկսինների ձևագոյացման էֆեկտի փայլուն արտահայտությունն է հանդիսանում հատկապես արմատների առաջացումն ու ստիմուլյացիան վեգետատիվ ճանապարհով բազմացող բույսերի կտրոնների մոտ: Նրանց շարքում հանդիպում են ինչպես հեշտ արմատավորվող, դժվար արմատավորվող, այնպես էլ նույնիսկ աճման կարգավորիչների ազդեցության տակ բուրբուղին չարմատավորվող ձևեր ու տեսակներ: Ալիպիսի տարատեսակության հայտնի բացատրությունը սալիս են աճման էնդոգեն ստիմուլյատորների և ինհիբիտորների պարունակության քանակական անալիզները — պարզվում է, որ հեշտ արմատավորվող ձևերի ու տեսակների մոտ կտրոնների կեղևում եղած ստիմուլյատորների քանակը զգալիորեն ավելի է, քան աճման ինհիբիտորների քանակն է, այն ժամանակ, երբ դժվար արմատավորվող և բուրբուղին չարմատավորվող ձևերի ու տեսակների մոտ ինհիբիտորների քանակը սովորաբար գերակշռում է ստիմուլյատորների քանակին: Ընդ որում, այդ հարաբերակցությունը լրիվ կաշուն է և քիչ է փոխվում ինչպես վեգետացիոն բեղունի ընթացքում, այնպես էլ աճման էկզոգեն պրեպարատների ազդեցությունից, ի տարբերություն այն պլաստիկության, որը նկատվում է համեմատաբար հեշտ արմատավորվող կտրոնների մոտ [6, 17]: Ալիպիսով նշվում է վեգետատիվ ճանապարհով բազմացող չարմատավորվող տեսակների կարևոր պրոբլեմի լուծման մոտեցումներից մեկը: Դա էնդոգեն ստիմուլյատորների և ինհիբիտորների անբարենպաստ հարաբերակցության մեջ «կոնսերվատիվմի» խախտման անհրաժեշտությունը և կտրոնների բեռնացման արագացումն է:

Բույսերի վրա աուկսինների և գիբբերելլինների յուրահատուկ ազդեցության վերաբերյալ գիտելիքները հնարավորություն են տալիս ղեկավարել ձևագոյացման պրոցեսները: Բալենու կտրոնները գիբբերելլինի լուծույթով մշակելու դեպքում կտրոնի զագաթնային կողմի բողբոջները աճում և վեր են ածվում ընձյուղների, իսկ արմատներ չեն առաջանում, բետա-ինդոլիլկարագաթթվի լուծույթով մշակելու դեպքում կտրոնների հիմքային կողմում առաջանում են արմատներ, իսկ բողբոջները չեն բացվում: Կտրոնները միաժամանակ երկու նյութի լուծույթներով մշակելու դեպքում աուկսինի անտագոնիզմի և գերազդեցության երևույթները էֆեկտի հիման վրա կտրոններն առաջացնում են արմատներ, իսկ ընձյուղներ չեն տալիս [10] (նկ. 1):

Բետա-ինդոլիլկարագաթթվի գերազդեցությունը նկատվում է նաև պալադների առաջացման պրոցեսի խախտման դեպքում: Կարտոֆիլի հասուն բույսերի գագաթնային մասից կտրած կտրոնները հիմնային մասի վրա առաջացնում են երիտասարդ պլաներներ, իսկ եթե կտրոնները նախօրոք մշակվում

են բետա-ինդոլիլկարագաթթվի լուծույթով, ապա պալարների փոխարեն առաջանում են արմատներ [5]:

Ինչպես ցույց են տալիս այս և շատ ուրիշ փորձերը, աուկսինների խիստ կարևոր յուրահատուկ ֆունկցիան է հանդիսանում օրգանական նյութերի տեղաշարժման կարգավորումը դեպի այն մասերը, որոնք մշակվում են աուկսիններով: Եթե աուկսինների այս հատկությունն ուժեղացվում է կտրոնները աուկսինների հետ միասին վիտամին C-ով կամ B₁-ով, այսինքն ասկորբինա-



Նկ. 1. Աճման կարգավորիչների ազդեցության տակ արմատների առաջացումը և ընձյուղների աճումը Պոլյովկա բալի տնկիների մոտ:

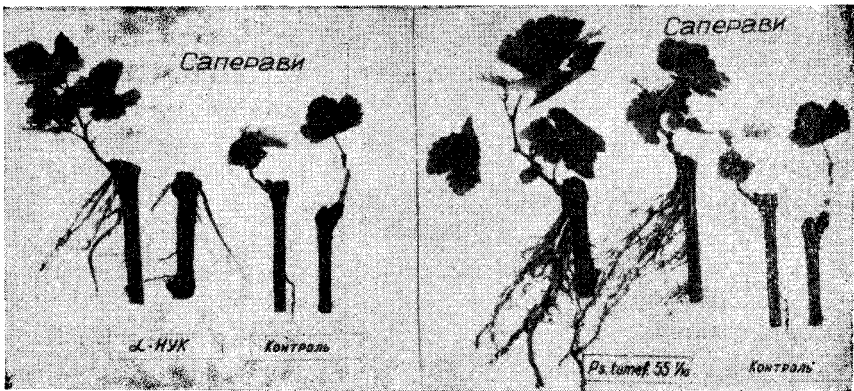
թթվով կամ տիամինով միաժամանակ մշակելու դեպքում հնարավոր է դառնում հաղթահարել օրգանագոյացման բևեռականությունը, չնայած վիտամիններն իրենք առանձին արմատների առաջացման վրա չեն ազդում: Այդպիսի ազդեցության նկատմամբ խիստ զգայունություն ցուցաբերում են լիմոնի կտրոնները — հորիզոնական վիճակում գտնվող կտրոնները հետերոաուկսինի և վիտամիններից մեկի լուծույթով միաժամանակ մշակելու դեպքում խոնավ պայմաններում բևեռական երկու ծայրերում տալիս են ընձյուղներ և արմատներ: Կտրոնները լրիվ հակառակ ուղղությամբ շրջելու դեպքում արմատներն առաջանում են գազաթնային, իսկ ընձյուղները՝ հիմնային ծայրում, ընդ որում և՛ մեկի, և՛ մյուսի առաջացման արագությունը մոտավորապես նույնն է, ինչ որ նորմալ կողմնորոշում ունեցող կտրոնների մոտ [8]: Այդպիսի կտրոններից առաջացած բույսերը զարգանում են ավելի դանդաղ, իսկ նրանց վրա գոյացած ճյուղերն աճում են ոչ թե դեպի վեր, ինչպես լինում է սովորաբար, այլ հորիզոնական հարթության վրա — բնածին բևեռականությունը հակասության մեջ է մտնում օրգանների արհեստականորեն ստեղծված տարածական տեղավորության հետ:

Օրգանագոյացման բևեռականության խախտումն այստեղ իրականանում է սիներգիզմի շնորհիվ՝ աուկսինների և բույսերի մոտ հաճախ աճման լրա-

ցուցիչ գործոնների դեր խաղացող վիտամինների ուղղությամբ համընկնող ազդեցության շնորհիվ:

Աուկսինները և աճման այլ կարգավորիչներն էական դեր են խաղում բարձրակարգ բույսերի ու միկրոօրգանիզմների փոխհարաբերությունների մեջ — սիմբիոզի և պարազիտիզմի երևույթներում: Լոբազգի բույսերի արմատների բջիջների մեջ պալարաբակտերիաներ ներարկելու դեպքում սկսվում է առաջինների հոսքը դեպի այդ բջիջները և նրանց վերաճումը պալարների. հետերո-աուկսինի ներարկումը լոբազգի բույսերի մեջ նպաստում է պալարների առաջացմանն ու աճմանը [11]:

Բույսերը ֆիտոպաթոգեն բակտերիաներով վարակելու դեպքում նրանց տարբեր օրգանների վրա առաջանում են քաղցկեղային ուռուցքներ — պտղատու



Նկ. 2. Սապերավի խաղողի տնկիների օրգանոգենները աուկսինով և բակտերիաների կուլտուրալ հեղուկի էքստրակտով ազդելու դեպքում: Ձախից բետա-ինդուլիլարազաթթվով մշակված տնկիները, աջից՝ այն տնկիները, որոնք մշակված են պտղատու ծառերի քաղցկեղ հարուցող *Pseudomonas tumefaciens* ֆիտոպաթոգեն բակտերիայի կուլտուրալ հեղուկի էքստրակտով

ծառերի քաղցկեղ, որը հարուցվում է *Pseudomonas tumefaciens* բակտերիաների կողմից կամ ճակնդեղի թոքախտ, որը զարգանում է *Xanthomonas beticola* բակտերիայով վարակելու դեպքում: Այս բակտերիաների արտադրանքներում գոյություն ունի աուկսինների այնպիսի մի քանակ, որ նրանց կուլտուրալ հեղուկների էքստրակտով խաղողի տնկիների վրա ազդելու դեպքում տեղի է ունենում արմատների առատ առաջացում՝ ճիշտ այնպես, ինչպես քիմիական գործարաններում պատրաստված աուկսինների ամենաակտիվ պրեպարատներով ազդելու դեպքում [14]:

Աճման կարգավորումը գիբբերելինների միջոցով

Ի տարբերություն աուկսինների, գիբբերելինները հայտաբերվել են 1926 թ. Կուրոսավայի կողմից [24] ֆուլգարիա սնկի (*Gibberella tujicuroi*) միկրոօրգանիզմների՝ արտաթորություններում, որոնք պարազիտում էին բրնձի պրեկտացիաներում: Բյուրեղային վիճակում առաջին պրեպարատները ստացվել են 1935—39 թթ. ընթացքում Կաբուտայի, իսյասիի և Սումիկիի կողմից [36, 37]: Գիբբերելինների հետ կապված ծավալուն աշխատանքներն սկսվեցին միայն

և բերորդ համաշխարհային պատերազմից հետո՝ հիսունական թվականներին, երբ նրանք հայտաբերվեցին նաև բարձրակարգ բույսերի հյուսվածքներում: Ներկայումս հայտնի են 25 գիրբերելլիններ, որոնց թվին են պատկանում այն գիրբերելլինները, որոնց անվանումը կապված է նրանց սկզբնաղբյուրը հանդիսացող բույսի անվան հետ — բամբակի, ֆարբիտիս, կանաձալիա և այլն: Բոլոր գիրբերելլինները հանդիսանում են ֆլուորենային շարքի օրգանական թթուներ, որոնց քիմիական կառուցվածքի հիմքում ընկած է տետրացիկլիկ կոլիզը. ամենամեծ ակտիվությամբ և բազմակողմանիությամբ օժտված է գիրբերելլին A_3 -ը կամ գիրբերելլինային թթուն ($C_{19}H_{22}O_5$), որը ներկայումս լայն կիրառում ունի: Գիրբերելլինները խթանում են բջիջների աճումը, հատկապես նրանց երկարացումը, ուժեղացնում են տերևների և ցողունների, ինչպես նաև պտուղների անսերմ տեսակների աճումը: Ի տարբերություն տուկսինների և շնորհիվ իրենց բարդ կառուցվածքի, գիրբերելլինային պրեպարատները մինչև այժմ ստացվում են ոչ թե քիմիական սինթեզի ճանապարհով, այլ կենսաբանական մեթոդով՝ անտիբիոտիկների նման:

Բույսերի վրա գիրբերելլինների ունեցած ազդեցության ամենափայլուն արտահայտությունը աճման արագացումն է, որի շնորհիվ հնարավոր է դառնում ուղղել «գաճաճներին» աճը — եգիպտացորենի և ոլոռի գաճաճ ձևերը հասցնել նորմալ չափերի և մեկ վեգետացիոն շրջանի ընթացքում կաղամբի, ծխախոտի և կանեփի սերմերից աճեցնել մինչև 5-6 բարձրությամբ խոտաբույսեր՝ «հսկաներ», ընդ որում նկատվում է հողի կողմից ջրի ու հանքային աղերի կլանման արագացում և տերևների ասիմիլացիոն գործունեության մեծացումը — գիրբերելլինները կարծես թե ուժեղացնում են բույսերի «ախորժակը»:

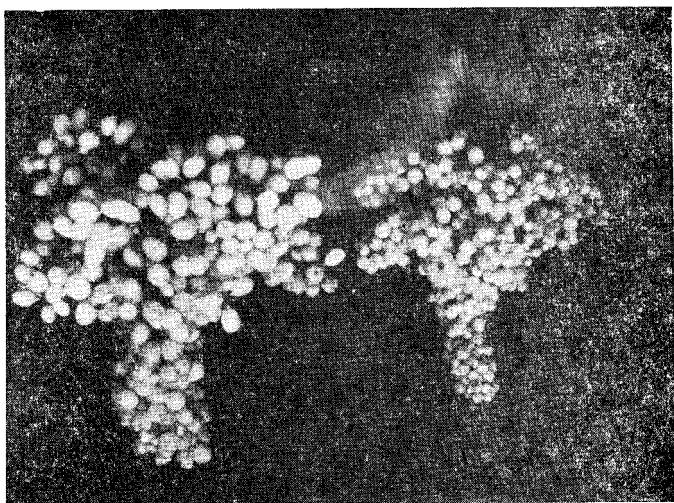
Այսպիսով, գիրբերելլինների միջոցով հնարավոր դարձավ երևան հանել բույսերի աճման հարուստ պոտենցիալ ընդունակությունները: Դա հնարավորություն տվեց մոտենալ Սախալինի բույսերի՝ «հսկաների» գաղտնիքի լուծմանը: Հայտնի է, որ Սախալինի վայրի խոտաբույսերի ծածկն աչքի է ընկնում առատասովոր ուժեղ աճումով և մեծ բարձրության է հասնում լայն տարածում ունեցող բարձի շվին, ուղտափողը և այլն: Մայր հողից Սախալին տեղափոխված կուլտուրական բույսերը մի քանի տարի հետո աստիճանաբար սերնդե-սերունդ ավելացնում են աճը՝ նման դառնալով իրենց վայրի հարևաններին — տարեկան, ոլոռ և ուրիշներ:

Միանգամայն պարզ է, որ կուլտուրական բույսերի այսպիսի փոխակերպում տեղի է ունենում այն նույն հիման վրա, ինչ որ Սախալինի տեղական բուսականության աճումը: Դրա համար հիմք են հանդիսանում Սախալինի հողա-կլիմայական պայմանները, օրվա ընթացքում լույսի երկար տևողությունը, կարմիր ճառագայթներով հարուստ ռադիացիան, հողի և մթնոլորտի խոնավության բարձր աստիճանը, հողի բարձր բերքատվությունը: Քանի որ արտաքին միջավայրի այս բոլոր բարենպաստ պայմանների օգտագործումը հնարավոր է միայն բույսերի ինտենսիվ ներդաշնակ աճման դեպքում, ուստի անց է կացվել աճման էնդոգեն կարգավորիչների պարունակության դինամիկայի ուսումնասիրությունը ոլոռի տարբեր օրգաններում, որն աճեցվել է տարբեր տարիների սերմերից: Պարզվել է, որ Սախալինի «հսկաների» աճման կարգավորման գործում մասնակցություն ունեն գիրբերելլիններն ու աուկսինները: Աուկսինների պարունակությունը տարբեր օրգաններում, այդ թվում նաև հասունացող սերմերի մեջ, ավելանում է Սախալինի պայմաններում բույսերի

կլիմայավարժմանը համապատասխան: Դրա հետ միասին աճում է նաև գիրբերելիները տեղաշարժման արագությունը՝ տերևներից դեպի աճող զագաթները տեղի է ունենում բույսերի ինտենսիվ աճում այնպես, ինչպես այն բույսերի մոտ, որոնց զագաթնային մերիստեման փորձի պայմաններում մշակվում է զրաից ներարկվող գիրբերելինով [19]:

Պտուղների աճման բացառիկ ուժեղ ստիմուլյացիա է առաջանում խաղողի վազերի վրա փթթող ծաղկաբույլերը գիրբերելինի թույլ լուծույթով մշակելու դեպքում [15]:

Արդեն տասը տարի է, ինչ հայտնի է այս փաստը և օգտագործում է գտել Ամերիկայի Միացյալ Նահանգներում, Ճապոնիայում և մեզ մոտ՝ Միջին Ասիայի խաղողագործության պրակտիկայում: Չնայած դրան, համեմատաբար վերջերս է բացատրություն ստացել այն հանելուկը, թե ինչու է գիրբերելինն առաջացնում հատապտուղների չափերի աչլպիսի ուժեղ մեծացում, ողկուղների խոշորացում և խաղողի բերքատվության բարձրացում միայն քիչ միջի անսերմ տեսակների մոտ և դրական էֆեկտ չի տալիս սերմնավոր տեսակների մոտ, իսկ հաճախ իջեցնում է նույնիսկ նրանց բերքատվությունը: Կալիֆորնիայում և Հայաստանում էնդոգեն գիրբերելինների պարունակության զինամիկայի ուսումնասիրությունն ինչպես զարգացող պտուղների, այնպես էլ ողկուղների չանչերի և տերևների մեջ ցույց է տվել, որ նրանց քանակն անսերմ տեսակների մոտ զգալիորեն ավելի քիչ է, քան սերմնավոր տեսակների մոտ և հասնում է վերջինների մակարդակին միայն գիրբերելինով մշակելու



Նկ. 3. Մարմարյա քիշմիշ անսերմ խաղողի ողկուղների ձևավորումը գիրբերելինով ազդելու դեպքում: Աջից՝ ստուգիչ ողկուղը, ձախից՝ ծաղկման շրջանում գիրբերելինի լուծույթով կրկնակի մշակված ողկուղ:

դեպքում: Այսպիսով, եթե խաղողի անսերմ պտուղների աճը ուժեղանում է շնորհիվ այն բանի, որ բնական գիրբերելինների պակասը փոխհատուցվում է միկրոբային ծագում ունեցող գիրբերելինների ներարկումով պտղի մեջ, ապա սերմնավոր տեսակների մոտ այդ գործառնությունը բերում է նշված նյու-

թերի չափից դուրս ավելցուկին և պտուղների ու ողկույզների ներդաշնակ աճի խախտմանը:

Գիրքերեկրիններն օժտված են բոլոր կանաչ բույսերի աճը խթանելու արտակարգ ընդունակությամբ: Տոմատի ծլի զագաթի վրա պատահաբար ընկած գիրքերեկրինի լուծույթի կաթիլը, որտեղ չրի միլիոն մասի մեջ լուծված է նյութի մեկ մաս, արդեն մեկ օր հետո մատնում է կատարված սխալը: Իզուր չէ, որ ժամանակին գիտահանրամատչելի ֆիլմերի կրկյան ստուգիան, ստեղծելով գիրքերեկրինների մասին ֆիլմը՝ էկրան թողեց այն «Կանաչ աշխարհի կախարհը» հնչեղ անվանումով:

Անմահ կարգավորումը կինինների միջոցով

Կինինները կամ ցիտոկինինները հայտաբերվել են ղգալիորեն ավելի ուշ, քան աուկսիններն ու գիրքերեկրինները: Առաջին կինինն ստացվել է Սկոդգի և աշխատակիցների կողմից 1955—56թթ. [28] դեզոքսիլիբոնուկլենիային թթվի կազմալուծման արդյունքից, իսկ դրանից մոտ տասը տարի անց եզրպտացորենի հատիկներից կետամի կողմից ստացվեց և քիմիական ճանաչվեց առաջին բնական կինետինը՝ զետտինը [26]:

Կինինները հանդիսանում են 6-ամինապուրինի ածանցյալները՝ կինետինը կամ 6-ֆուրֆարիլամինապուրինը, 6-բենզիլամինապուրինը և մյուսները, որոնք սինթեզված են քիմիական ճանապարհով: Նրանք ընդունակ են առաջացնելու ծխախոտի ցողունի միջուկի մեկուսացված հյուսվածքի և այլ բույսերի մեկուսացված հյուսվածքների բջիջների բաժանում, խթանելու սերմերի ու բողբոջների ծլումը, ուժեղացնելու տերևների և շաքիլների, այսինքն երիտասարդ աճող հյուսվածքների աճումը:

Կինինների ամենափայլուն ֆունկցիաներից մեկը՝ դա բարձրակարգ բույսերի մոտ նրանց ցողունի ծաղկաբողբոջների և վեգետատիվ բողբոջների առաջացումը խթանելու ընդունակությունն է: Այդ կարելի է դիտել ինչպես հասուն բույսերի մոտ, որոնք սրսկվում են կինետինի լուծույթով, այնպես էլ անոթներում, սինթետիկ սննդամիջավայրի վրա աճեցված փոքրածավալ բույսերի մոտ, որտեղ ավելացվում է կինետին [12, 13]: Բրիոֆիլումի դեկորատիվ բույսերի մոտ ամառվա բնական օրվա պայմաններում մոտ հյուսված տերևների ծայրերին առաջանում են բազմաթիվ էպիֆիտ բողբոջներ՝ այսպես կոչված «մանկիկներ», որոնք հասունանալուց և հողի վրա թափվելուց հետո սկիզբ են տալիս նոր փոքրիկ բույսերի: Կարճ՝ 8—10 ժամ տևողությամբ ունեցող օրվա պայմաններում այդպիսի բողբոջներ երբեք չեն առաջանում, բայց տերևները 6-բենզիլամինապուրինի լուծույթով սրսկելու դեպքում նույնպես առաջանում են այդպիսի բողբոջներ այնպես, ինչպես երկար օրվա պայմաններում: Այդ դեպքում կինինը նյութափոխանակության և ձևագոյացման պրոցեսների մեջ առաջացնում է որակական փոփոխություններ [22]:

Կինինի մյուս ոչ պակաս փայլուն ֆունկցիաներից մեկը բույսերը երիտասարդացնելու նրա հատկությունն է, որն ավելի ցատկոտ արտահայտվում է տերևների վրա: Բույսից կտրված դեղնած տերևները խոնավ մթնոլորտում տեղավորելու և տերևի կեսը կինինի լուծույթով սրսկելու դեպքում սկսվում է տերևի մշակված կեսի կանաչում և երիտասարդացում: Տերևների երիտասարդացման նույն երևույթը ստացվում է արմատները կտրված բույսերի տերևները կինինի

լուծույթով սրսկելու դեպքում ի հաշիվ այլ տերևներից հոսող նյութերի [30, 31]։ Արմատներ ունեցող բույսերի մոտ այդպիսի էֆեկտ չի ստացվում, որովհետև, ինչպես արդեն հաստատված է, արմատները հանդիսանում են կինինի աղբյուր։ Կինինի միջոցով երիտասարդացման պրոցեսների առաջին մոդելացված փորձերն անց են կացվել Մոտեսի կողմից [29], իսկ հետագայում նրանք զարգացում են ստացել այլ գիտնականների կողմից։

Կինինների մասին ուսմունքը, որը ծագել է զգալիորեն ավելի ուշ, քան աուկսինների և գիբբերելլինների մասին ուսմունքը, ստացել է շատ արագ զարգացում։ Չնայած դրան, բույսերի մեջ բնական կինինների պարունակության և փոփոխությունների դինամիկայի ուսումնասիրությունը դեռ նոր է սկսում զարգանալ՝ կապված բուսական հյուսվածքներից նրանց ստանալու համեմատաբար մեծ բարդությունների հետ։ Այդ պատճառով դրսից բույսի մեջ ներարկվող կինինների ձևագոյացման էֆեկտը ցույց տվող փաստերը չեն ամրացվում էնդոգեն կինինների պարունակության հիստոգրամներով այն չափով, ինչ չափով այն կատարվում է աուկսինների և գիբբերելլինների վերաբերյալ։

Աճման կարգավորումը ինհիբիտորների միջոցով

Բույսերի աճման վրա ֆիտոհորմոնների՝ աուկսինների, գիբբերելլինների և կինինների խթանող ազդեցությունը հավասարակշռվում է ինհիբիտորների արգելակող ազդեցությամբ, որոնք նույնպես սինթեզվում են բույսերի մեջ։ Այդպիսի հավասարակշռությունն աճման ստիմուլյատորների ու ինհիբիտորների միջև ունի էական նշանակություն, որովհետև նրանով պայմանավորված է բույսերի համաչափ աճումը։ Անընդմեջ մթություն պայմաններում աճեցված էթիոլացված բույսերն ունեն բարակ երկարացած անոմալ ցողուններ և ուղուցված տերևներ—նրանց մեջ կան մեծ քանակությամբ ստիմուլյատորներ, բայց բացակայում են աճման ինհիբիտորները։

Ինհիբիտորների մեծ խմբի մեջ են մտնում ինչպես էնդոգեն միացությունները—ա) ֆենոլային ծագում ունեցող ինհիբիտորները և բ) աբսցիզինները ալկալես և էկլոգեն միացությունները, որոնք դեռևս հայտաբերված չեն բույսերի մեջ —գ) մորֆատինները և դ) ռետարդանտները։ Ֆենոլային ծագում ունեցող բնական ինհիբիտորների թվին են պատկանում պարակոմարային թթուն, կոմարինը, քլորոգենային թթուն և ուրիշներ։

Դրանք հայտաբերվել և գտնվել են բույսերի մեջ 50-ական թվականների վերջերին ու 60-ական թվականների սկզբներին և ուսումնասիրվում են մինչև վերջին ժամանակներս [2]։

Ֆենոլային ծագում ունեցող ինհիբիտորները ճնշում են երկարաձգվող ըջիջների աճումը, սերմերի ծլումը և բողբոջների փթթումը, ընդ որում աճման պրոցեսների արգելակման ժամանակաշրջանում նրանք կուտակվում են բուսական հյուսվածքներում։ Այդ ինհիբիտորները հիմնականում դանդաղեցնում են աուկսինների միջոցով ինդուկցված աճումը, բայց նրանք ընդունակ են դանդաղեցնելու նաև այն աճումը, որն ինդուկցվում է գիբբերելլինների և կինինների միջոցով։

Միայն վերջերս բույսերի մեջ հայտաբերվեց ինհիբիտորների տերպենոիդային ծագում ունեցող խումբ—աբսցիզինները։ Աբսցիզիններն առաջին անգամ ստացվել են բամբակի տուփիկի պատերից [20] որպես տերևաթափ ու

պտղաթափ առաջացնող նյութեր, բայց հետադաշում հաստատվեց, որ դրանք դանդաղեցնում են բույսերի աճման պրոցեսները: Բացի այդ, դրանք բույսերի մեջ հակում են առաջացնում դեպի հանգստի շրջանը, որի հետևանքով միաժամանակ կոշկեցին նաև դորմիններ: Դորմինի աննշան քանակի ավելացումը ջրային ոսպի կուլտուրայի մեջ լրիվ դանդաղեցնում է աճումը: Բույսերի յուրօրինակ «քունը» տևում է այնքան ժամանակ, մինչև կուլտուրան չի լվացվում այդ նյութից: Նրանք դանդաղեցնում են նաև եգիպտացորենի և ոլոռի ինչպես էներգեն, այնպես էլ աուկսինների ու գիբբերելլինների միջոցով ինդուկցված աճումը:

Բնական ինհիբիտորների հարուցած էֆեկտների հետ կապված, գտնված են նաև նրանց սինթետիկ անալոգները, իսկ վերջին տասնամյակի ընթացքում ֆիմիայի զինանոցից բույսերի ֆիզիոլոգիա եկան բույսերի աճման նոր արգելակիչներ՝ մորֆակտինները և ռետարդանտները, որոնք մինչև այժմ չեն հայտաբերված բույսերի մեջ: Մորֆակտինի սինթեզն իրականացել է վերջերս (1960—1963 թթ.) Մերկ ֆիրմայի աշխատակիցների կողմից [33] և բաց է թողնել երկու պրեպարատների՝ ֆլուորենուլի (9-օքսիֆլուորենակարբոնաթթու) և ֆլորֆլուորենուլի (9-մեթիլ էֆիր 2-քլոր-9-օքսիֆլուորենակարբոնաթթու) ձևով: Հեշտությամբ թափանցելով բույսերի մեջ, մորֆակտիններն արգելակում են աճող երիտասարդ մասերի աճումը (նկ. 4), ճնշում են աուկսինների և գիբբե-



Նկ. 4. Մորֆակտինի ազդեցության տակ երկզույն ուղղբեկիայի աճումը: Երկար օրվա պայմաններում գտնվող բույսերը. 1—ստուգիչ, 2—մորֆակտինի թույլ, 3—միջին և 4—խիտ լուծույթով մշակված:

րելլինների միջոցով ինդուկցված աճումը, առաջացնում են դադաթնային մերիստեմայի անոմալ զարգացում, որի հետևանքով ծլերի մոտ խախտվում է գեոտրոպիզմը, այսինքն ցողունների և արմատների ճիշտ կողմնորոշումը տարածության մեջ, հետո, կարծես, «հարբում» են մորֆակտինից:

Ոչ միայն բույսերի ֆիզիոլոգիայի, այլ նաև բուսաբուծության համար մեծ նշանակություն ունեցավ ռետարդանտների՝ աճման արգելակիչների հայտա-

բերումը, որոնք գտնվեցին մեկ տասնամյակի ընթացքում (1950—1962 թթ.): Ռետարդանտներն իրենց քիմիական կառուցվածքով պատկանում են ութ էխոցուլթյունների խմբերի շարքին, բայց վերջերս հետազոտողների առավել մեծ ուշադրությունն են դարձում երկու ռետարդանտ՝ B-995 կամ N-դիմե-րիլամինոսաթաթթուն և CCC-ն լամ քլորիտիլինքլորիդը [34, 16]: Տարբեր էկո-լոգիա ունեցող բույսերն ի հայտ են բերում տարբեր զգայունություն դեպի CCC, ռետարդանտը. այդ զգայունությունն ավելի մեծ է երկար օրվա վարդակա-վոր բույսերի մոտ, քան կարճ օրվա ցողուն ունեցող բույսերի մոտ:

Հացազգիներն, օրինակ, որոնք պատկանում են երկար օրվա բույսերի շարքին, հատկապես ցորենը, հանդիսացան այն օբյեկտը, որի համար CCC ռետարդանտի կիրառումը հողի խոնավության ավելցուկի և բարձր բերքա-տրվության դեպքում դարձավ բույսերի պուկելու դեմ պայքարելու գործնա-կան կարևոր միջոց: Այս կիրառումը ավելի ու ավելի լայն տարածում է ստա-նում ԱՄՆ-ում, Արևելյան Եվրոպայում և մեզ մոտ՝ Սովետական Միություն-ում: Այն ամենաէֆեկտիվ արդյունքներ է տալիս ցորենի բարձրահասակ ան-կայուն տեսակների մոտ, որոնք աչքի են ընկնում ֆենոլային ծագում ունեցող բնական ինհիբիտորների՝ տրիցինի, պարակլումարաթթվի և վանիլինի ոչ բա-վարար քանակով: Վերջիններիս պակասը փոխհատուցվում է սինթետիկ ինհի-բիտորի՝ ռետարդանտ CCC-ի ներարկումով [4]:

Ռետարդանտ B-991-ի կիրառման հետ կապված հետաքրքիր հեռանկար-ներ են նշմարվում պտղագործության մեջ, որտեղ նրա օգնությամբ պտղատու ծառերի մոտ հնարավոր է դառնում սաղարթի քիմիական ձևավորումը և պտղա-տրվության տեսակների ուժեղացումը:

Տեսության տեսակետից կարևոր է այն հանգամանքը, որ ինհիբիտորները յուրահատուկ դեր չունեն որոշակի խմբի՝ ֆիտոհորմոնների ազդեցությունը ճնշելու հարցում, այսինքն չեն հանդիսանում հորմոնների անտիմետաբոլիտ-ներ: Բոլոր ինհիբիտորներն անմիջականորեն և, հավանաբար, տարբեր ձևերով են ազդում աճմանը նախորդող նյութափոխանակության ռեակցիաների վրա: Գործնականում մենք կանգնում ենք կենսաբանական պարադոքսի առաջ և ինհիբիտորները, այսինքն արգելակիչները, նպաստում են բերքատվության բարձրացմանը, որը կախված է աճումից:

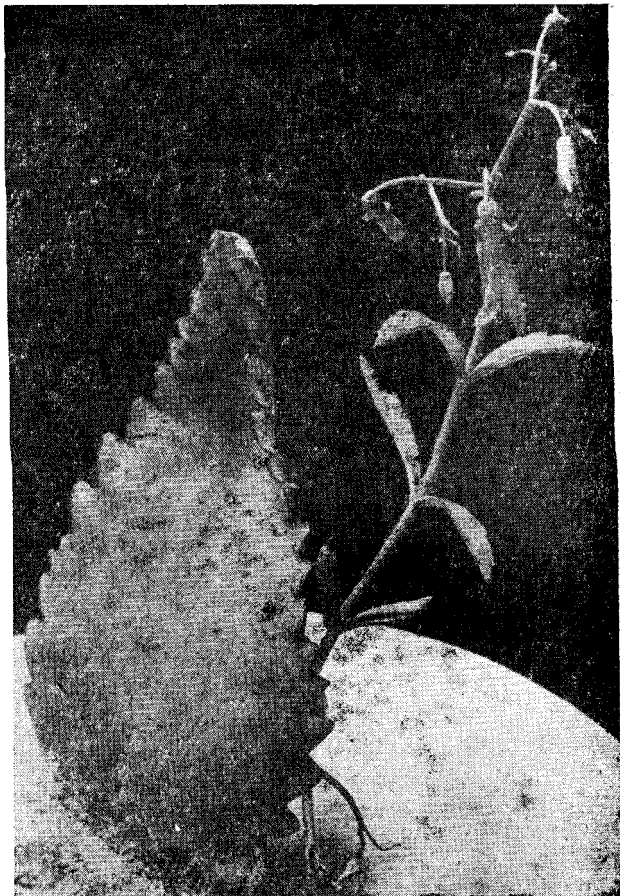
Ծաղկման կարգավորումը գիրբերելիների և անթենինների տիպի նյութերի միջոցով

Չնայած այն հանգամանքին, որ ծաղկման հորմոնալ կարգավորման դա-դափարն առաջադրվել է ավելի քան 30 տարի առաջ, այնուամենայնիվ, ծաղկ-ման քիմիական կարգավորումը մինչև այժմ զգալիորեն ավելի քիչ մշակված փորձնական հիմք ունի, քան աճման կարգավորումը: Միայն գիրբերելիների հայտնագործումից հետո այն ձեռք բերեց հուսալի հիմք, որովհետև ուսում-նասիրողի ձեռքն ընկավ բյուրեղային պրեպարատը: Բույսերը գիրբերելիինի լուծույթով մշակելու օգնությամբ հենց՝ հնարավոր դարձավ ապացուցել այն-պիսի երևույթների կարգավորման հնարավորությունը, ինչպիսիք են՝

1. գարնանացան ձեռքի և կյանքի առաջին տարում գտնվող երկամյա տըն-կիների քիմիական յարովիզացիան ցածր ջերմաստիճանների ազդեցության մի-ջոցով իրականացվող յարովիզացիայի փոխարեն, որն առաջին անգամ ցույց է տրվել Լանգի կողմից [25].

2. երկար օրվա բույսերի ծաղկման քիմիական ինդուկցիան, որն առաջ հնարավոր էր միայն երկար օրվա ազդեցության պայմաններում, երբ տեղի է առնում բնական գիրբերելիքների ինտենսիվ առաջացում [9].

3. երկար-կարճ օրվա բույսերի ծաղկման ինդուկցիան անընդմեջ կարճ



Նկ. 5. Բրիոֆիլումի տերևի վրա էպիֆիտ բողբոջից զարգացած ընձուղի ծաղկումը: Կարճ օրվա պայմաններում գտնվող բույսից կտրված և ավազի վրա արմատակալված տերևի վրա առաջացել են բողբոջներ, որոնցից զարգանում են ընձուղներ—տերևը և ընձուղները մշակված են գիրբերելիքի լուծույթով:

օրվա պայմաններում, որը ծագում է տերևային բողբոջներից [18] (նկ. 5).

4. բազմամյանների ծաղկման խթանումը, որը նոճիի և խալտանոճիի (кипарис и туя) տնկիները, որոնք սովորաբար սկսում են ծաղկել 10—12 տարի հետո, ծաղկում են 8-ամսյա հասակում [31, 32]:

Զնայած այս փայլուն օրինակներին, որոնք ցույց են տալիս ծաղկման արագացման վրա գիրբերելիքների ունեցած ազդեցությունը, հատուկ փորձերի շնորհիվ պարզվել է, որ գիրբերելիքները ծաղկի առաջացման վրա անմիջական ազդեցություն չունեն: Նրանք ազդում են ցողունների առաջացման և աճման վրա, ինչպես նաև բողբոջների մերիստեմատիկ ակտիվության վրա: Ծաղիկների առաջացումը պայմանավորված է հորմոնային նյութերի այլ խմբի՝

անթեզինների ազդեցությամբ, որոնց առկայությունը բույսերի մեջ մինչև այժմ ապացուցվում է անուղղակի կենսաբանական ռեակցիաներով: Առաջ է քաշվել այն գաղափարը, որ բույսերի ծաղկումը պայմանավորված է հորմոնների կոմպլեքսով՝ ֆլորիգենով, որը բաղկացած է երկու խումբ նյութերից՝ գիրբերելիններից և անթեզիններից:

Այս գաղափարի հիմնավորման համար փորձեր են կատարվել և ցույց է տրվել, որ երկար օրվա պայմաններում վեգետացիոն շրջանում գտնվող կարճ օրվա «Մամոնտ» ծխախոտի բույսերի տերևներից ացետոնի կամ էթանոլի միջոցով էնդոգեն գիրբերելինների անջատման և այդ գիրբերելիններով երկար օրվա ռուդբեկիայի վարդակավոր բույսերը, որոնք վեգետացիոն շրջանում էնում են կարճ օրվա պայմաններում և ենթադրաբար պարունակում են անթեզիններ, մշակելու դեպքում տեղի է ունենում ցողունների առաջացում ու աճ և ռուդբեկիան ծաղկում է: Այս սինթազի լրիվ հիմնավորման համար կարևոր էր ընթանալ հակառակ ուղղությամբ, այսինքն ռուդբեկիայի վարդակավոր բույսերի և այլ տեսակների տերևներից, որոնք գտնվում էին կարճ օրվա պայմաններում, անջատել անթեզիններ և այնպես ազդել «Մամոնտ» ծխախոտի կամ այլ կարճ օրվա բույսերի վրա, որ նրանք երկար օրվա պայմաններում ծաղկեն:

Մինչև այժմ այդ ուղղությամբ կատարված բազմաթիվ փորձերը հաջողությամբ չեն պսակվել, չնայած այն բանին, որ գրականության մեջ հայտնվել են հաղորդումներ բույսերից «ֆլորիգենային» թթվի անջատման մասին [27], կամ էլ այն մասին, որ բույսերի ստերոիդները հանդիսանում են ծաղկման հորմոններ [21]: Դրա հետ միասին այն փորձերը, որտեղ այնպիսի կարճ օրվա բույսերի ընձյուղները, ինչպիսիք են կարմիր պերիլլան, երկար օրվա պայմաններում ծաղկում էին ինդուկցիա ստացած և ապա նրանց վրա պատվաստված տերևների շնորհիվ, պարզ կերպով խոսում են բույսերի մեջ անթեզինների տիպի նյութերի առկայության մասին: Այսպիսով, ծաղկման քիմիական կարգավորումն այն սահմաններում, որտեղ նա կախված է գիրբերելինների ազդեցությունից, ստացել է բավական լայն և հետաքրքիր զարգացում: Դրա հետ մեկտեղ բույսերից անթեզինների տիպի նյութերի անջատումը և նրանց իդենտիֆիկացիան հանդիսանում է ակտուալ, բայց դեռևս չլուծված պրոբլեմ:

Կարգավորիչների ազդեցության մեխանիզմը և կարգավորման ուսումնասիրության հեռանկարները

Շատ հետազոտողների, ինչպես նաև մեր ուսումնասիրությունները ցույց են տալիս, որ բույսերի աճման ու ծաղկման քիմիական և հորմոնալ կարգավորման հիմքը հանդիսանում է էկզոգեն, այսինքն բույսի մեջ դրսից ներարկվող, և էնդոգեն՝ բույսի կողմից սինթեզված, կարգավորիչների էֆեկտների համընկնումը: Միայն այնտեղ, որտեղ այս երկու էտապների ուսումնասիրության գծերը խաչաձևվում են և տալիս համընկնող արդյունքներ, աճման ու ծաղկման պրոցեսների կարգավորումը ստանում է ամենահամոզիչ հիմքը:

Ինչպիսի՞ն է կարգավորիչների ազդեցության մեխանիզմը՝ առաջնային միացությունների ակցեպտորների հետ և մետաբոլիկ ռեակցիաների ամբողջ հարգող շղթան, որոնք նախորդում են ձևագոյացման ռեակցիաներին. ահա այսպիսին է քիմիական կարգավորման երրորդ էտապի հիմնական խնդիրը:

Այս էտապի մշակումն սկսվել է համեմատաբար վերջերս և շնայած նրան, որ փորձնական մոտեցումներից շատերն արդեն տվել են որոշակի արդյունքներ, այնուամենայնիվ այս ուղղությամբ կատարվող ուսումնասիրություններն ունեն հետախուզական բնույթ: Դա կապված է այն հանգամանքի հետ, որ աճումն ու ծաղկումը իրենցից ներկայացնում են ինտեգրալ և բարդ պրոցեսներ, որոնց պարզ ու տեսանելի արտահայտության հետևում թաքնված են բույսերի կենսագործունեության ամենահիմնական և ինտիմ կողմերը: Գլխավոր տեսական նախադրյալն այնպիսին է, որ բույսերի հորմոնների ազդեցությունն իրականանում է նուկլեինային թթուների (ՌՆԹ և ԴՆԹ) սինթեզի կարգավորման միջոցով: Դրա հիմնավորումը այն ուսումնասիրությունների ընդհանրացման մեջ է, որոնք ցույց են տալիս, որ հորմոններն ազդում են նուկլեինային թթուների և սպիտակուցների սինթեզի վրա, ֆերմենտների ակտիվության ու նորագոյացման վրա բջիջների և հյուսվածքների նուկլեինային թթուների վերափոխությունների կարգավորման միջոցով:

Բույսերի ծաղկման վրա հորմոնների ազդեցության մեխանիզմի ամենատաքին պատկերացումները հիմնավորվում են այն բանով, որ բույսերի վեգետատիվ աճումից ծաղկման անցումը հանդիսանում է սերունդներում կրկնվող և, հետևաբար, գենետիկորեն նախապես ծրագրված իրադարձություն:

Այդպիսին է Բոնների պատկերացումը [1], որը շարադրված է նրա «Մուկուլյար կենսաբանություն» գրքում: Այդ գրքի մեջ Բոնները ժապոնի և Մանոյի կողմից մշակված բակտերիաների գենետիկ ապարատի կարգավորման սխեմայի անալոգիայով գտնում է, որ հորմոնները, հավանաբար, այն ինդուկտորներն են, որոնք հանում են Գիստոնի բլոկը ստրուկտուրային գեներից, որի հետևանքով աշխատում է ժառանգական մեխանիզմը և վրա է հասնում ծաղկումը: Ինչպես ցույց են տալիս այլ հետազոտողների, այդ թվում և մեր ուսումնասիրությունները, հորմոնալ ու ժառանգական գործոնների փոխազդեցության իդեան, այսինքն գենետիկ ինֆորմացիայի իրացման մեխանիզմը, բավական հեռանկարային է:

Աճման ու ծաղկման քիմիական կարգավորման բնագավառի հետագա առաջընթացը, անկասկած, զգալիորեն կախված է կարգավորիչների ազդեցության մեխանիզմի մասին մեր ունեցած իմացությունից, որովհետև հենց այդ բնագավառում կարող են հայտնաբերվել որակական նոր երևույթներ և օրինաչափություններ: Այդ ամենի հետ միասին հարկավոր է նշել այն հանգամանքը, որ ղգալի ժամանակ իր կարևորությունը չի կորցնի բույսերի կարգավորման ուսումնասիրությունը աճման, զարգացման, ծաղկման և ծերացման կենդանի մոդելների վրա: Դրան հանգեցնում են ոչ միայն այն, որ այստեղ շատ կողմեր մնում են չզուլակված, ոչ միայն այն, որ այս գրավիչ բնագավառը, այսպես կոչված փրոֆեսյան պոեզիան, հետազոտողին տալիս է մեծ բավարարություն. այլ նաև այն, որ աճման ու ծաղկման կարգավորումը հանգեցնում է բույսերի պտղատվության ու բերքատվության կարգավորման հնարավորություններին. իսկ գրանով, ինչպես հայտնի է, որոշվում է մարդկության բարեկեցությունը:

Ստացված է 10.X 1969 թ.

ՍՍՀՄ ԳԱ

Կ. Ա. Տիմիրյազևի անվան
բույսերի ֆիզիոլոգիայի
ինստիտուտ

М. Х. ЧАЙЛАХЯН

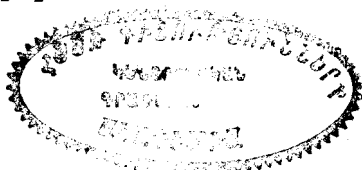
ХИМИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РОСТА И ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Химическая регуляция роста и цветения осуществляется с помощью веществ высокой физиологической активности или регуляторов, к которым относятся ауксины, гиббереллины, кинины и ингибиторы роста. В химической регуляции разграничиваются три этапа: 1) изучение действия экзогенных регуляторов, 2) обнаружение эндогенных регуляторов и 3) изучение механизма действия регуляторов.

В статье подводятся некоторые итоги тех исследований, которые проведены на первых двух этапах по регуляции роста ауксинами, гиббереллинами, кининами и ингибиторами роста и регуляции цветения гиббереллинами и метаболитами, влияющими на образование цветков. Вместе с тем намечены перспективы дальнейшего изучения механизма действия регуляторов на рост и цветение растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Боннер Дж. Молекулярная биология развития. Изд-во «Мир». 1967.
2. Кефели В. И., Турецкая Р. Х. Агрохимия, I, 1965.
3. Кулаева О. Н. Сб. Методы определения регуляторов роста и гербицидов. Изд-во «Наука», 1966.
4. Прусакова Л. Д. Химия в сельском хозяйстве. 9, 31, 1967.
5. Турецкая Р. Х. Тр. Ин-та физиол. раст. им. К. А. Тимирязева АН СССР, IX, вып. 1, 1955.
6. Турецкая Р. Х., Кефели В. И., Коф Э. М. Физиол. раст., т. 13, в. 1, 1966.
7. Холодный Н. Г. Журн. русск. бот. об-ва, т. XIII, 1—2, 1928.
8. Чайлахян М. Х., Некрасова Т. В. ДАН СССР, т. III, 2, 1956.
9. Чайлахян М. Х., Ложникова В. Н. Физиол. раст., т. 7, в. 5, 1960.
10. Чайлахян М. Х., Турецкая Р. Х., Ключкина Н. С. Физиол. раст., т. 8, в. 5, 1961.
11. Чайлахян М. Х., Меграбян А. А., Карапетян Н. А., Каладжян И. Д. Известия АН АрмССР (биол. науки), т. XIV, 12, 1961.
12. Чайлахян М. Х., Хлопенкова Л. П. ДАН СССР, т. 141, 6, 1497, 1500, 1961.
13. Чайлахян М. Х., Бутенко Р. Г., Любарская Н. И. Физиол. раст., т. 8, в. 1, 1961.
14. Чайлахян М. Х., Галачьян Р. М., Саркисова М. М. ДАН СССР, т. 148, 1, 1226—1229, 1962.
15. Чайлахян М. Х., Саркисова М. М. ДАН СССР, т. 148, 1, 219—222, 1963; т. 165, 5, 307—314, 1965.
16. Чайлахян М. Х., Кочанков В. Г. Физиол. раст., т. 14, в. 5, 1967.
17. Чайлахян М. Х., Саркисова М. М. Биол. журн. Армении, т. XXI, 7, 1968.
18. Чайлахян М. Х., Янина Л. И., Фролова И. А. ДАН СССР, т. 183, 1, 230—233, 1968.
19. Чумаковский Н. Н., Кефели В. И. Известия АН СССР, сер. биол., 16, 1968.
20. Addicott F., Carns H., Lyon J. and McMillans L. Reg. nat. de la Crois. veg. CNRS, Paris, 1964.



21. Bonner J., Heftmann E., Zeevaart J. A. D. *Plant Physiol.* v. 38, № 1, p. 81—88, 1963.
22. Heide O. M. *Planta*, 67, H. 3, s. 281—296, 1965.
23. Kögl F., Haagen-Smit A. J. und Erxleben H. *Hoppe-seyler s-z. Physiol. Chem.* Bd. 214, s. 241—261, 1933; Bd. 228, s. 90—103, 1934.
24. Kurosawa E. J. *Nat. History Soc. Formosa*, v. 16, p. 213—227, 1926.
25. Lang A. T. *Naturwiss* 43, H. 23, s. 544, 1956.
26. Letham D. S., Schanon J. S., McDonald I. R. *Proc. chem. Soc.* 230, 1964.
27. Mayfield D. L., Lincoln R. G., Huitchins R. O. and Cunningham A. *Agriculture and Food Chemistry* v. 11, p. 35—38, 1963.
28. Miller C. O., Skoog F., Saltz M., Strong F. M. J. *Amer. Chem. Soc.* 77, 1392, 1955.
29. Mothes K., Engelbrecht L., Kulaeva O. N. *Flora* 147, 445, 1959.
30. Mothes K. *Colloq. internat. Centr. nat. rech. scient.* 123, 131, 1964.
31. Pharis R. P., Manfred D. E., Ruddat C. C., Phillips and E. Heftmann. *Canadian J. of Botany*. 43, p. 923—927, 1965.
32. Pharis R. P. and William Morf. *Canadian J. of Botany*, 45, p. 1519—1524, 1967.
33. Schneider G. *Naturwissenschaften* 51, 17, 1964.
34. Tolbert N. E. *Plant Physiol.* 35, 3, pp. 380—385, 1960.
35. Went F. W. *Rec. Trav. Bot. Neerl.* v. XXV, 1928.
36. Yabuta T. and Sumiki J. J. *Agric. Chem. Soc. Japan*, v. 14, p. 1526, 1938.
37. Yabuta T. and Hayashi T. J. *Agric. Chem. Soc. Japan*, v. 15, p. 403, 1939.