

М. Х. ЧАЙЛАХЯН

## ВЕЩЕСТВА ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Изучение гормональной природы цветения растений в связи с их фотопериодической реакцией показало, что в ее основе лежит бикомпонентная система гормонов: гиббереллины, обуславливающие образование и рост стебля, и вещества типа антезина, обуславливающие образование цветков. В соответствии с разграничением фотопериодической реакции на листовую и стеблевую фазы, изучение внутренних факторов, влияющих на цветение растений, проводилось с помощью листовой и стеблевой (апикальной, почковой, каллусной) моделей. Результаты использования листовой модели показали наличие в растениях двух групп гормонов цветения; данные, полученные с помощью стеблевой модели, указали на локализацию действия гиббереллинов и антезинов в различных зонах апексов и характеризовали потенциальную способность изолированных каллусов нейтральных и фотопериодически чувствительных видов растений к образованию цветков.

Изучение процессов зацветания растений в связи с дифференцированным фотопериодическим режимом различных органов, а также в связи с формовкой, кольцеванием и прививками растений привело нас к представлению о том, что цветение растений зависит от образования в листьях физиологически активных соединений или гормонов цветения, общий комплекс которых был назван нами, как флориген [10].

Спустя двадцать лет, на основании дальнейших исследований, связанных с изучением роли гиббереллинов и других физиологически активных соединений нами была выдвинута концепция о том, что в состав гормонов цветения, т. е. в комплекс флоригена входят две группы веществ гормональной природы: 1) гиббереллины, необходимые для образования и роста цветочных стеблей и 2) вещества, необходимые для образования цветков и предположительно названные антезинами. При этом выяснилось, что длиннодневные виды не цветут на коротком дне за недостатком гиббереллинов, тогда как задержка цветения короткодневных видов на длинном дне обуславливается недостатком антезинов [13, 25].

Анализ условий образования гормонов цветения у растений различных фотопериодических групп показал, что генетическая информация о процессе цветения растений осуществляется двумя путями: 1) непосредственно через внутреннюю наследственную программу и независимо от длины дня и 2) через внутреннюю наследственную программу, но под контролем длины дня. Таким образом было показано, что существует два типа регуляции цветения: автономная и фотопериодическая [15, 26].

У нейтральных видов образование гиббереллинов и антезинов осуществляется целиком автономной регуляцией; у короткодневных видов

синтез гиббереллинов связан с автономной, а синтез антезинов — с фотопериодической регуляцией; у длиннодневных видов синтез антезинов связан с автономной, а синтез гиббереллинов — с фотопериодической регуляцией; у длинно-короткодневных и коротко-длиннодневных видов образование обеих групп гормонов целиком обуславливается фотопериодической регуляцией.

Это представление дает основание считать, что роль гормонов в фотопериодической регуляции проявляется через их изменения в листьях, как органах, воспринимающих фотопериодическое воздействие, а в автономной регуляции — через их изменения в стеблевых почках, стеблях и листьях, как органах, несущих наследственную информацию.

Уже давно установлено, что фотопериодическая реакция цветения растений протекает в две фазы: листовую, которая специфична для фотопериодизма и полностью зависит от длины дня, и стеблевую, которая не специфична для фотопериодизма и не зависит от длины дня [11, 30, 36]. Длительное время исследование фотопериодической реакции цветения было связано с функцией листьев, поскольку прежде всего была разработана листовая модель цветения [8, 9]. Позднее внимание исследователей в проблеме цветения было сосредоточено на апексах, стеблевых почках и сегментах стеблей, и была разработана стеблевая модель цветения в ее трех формах: апикальная [23, 29, 33], почковая [28, 31] и каллусная [14, 15].

Разработка этих моделей привела к необходимости изучения процесса цветения растений на основе комплексного применения всех этих моделей, что позволит быстрее и ближе подойти к распознаванию его физиологической природы (рис. 1).

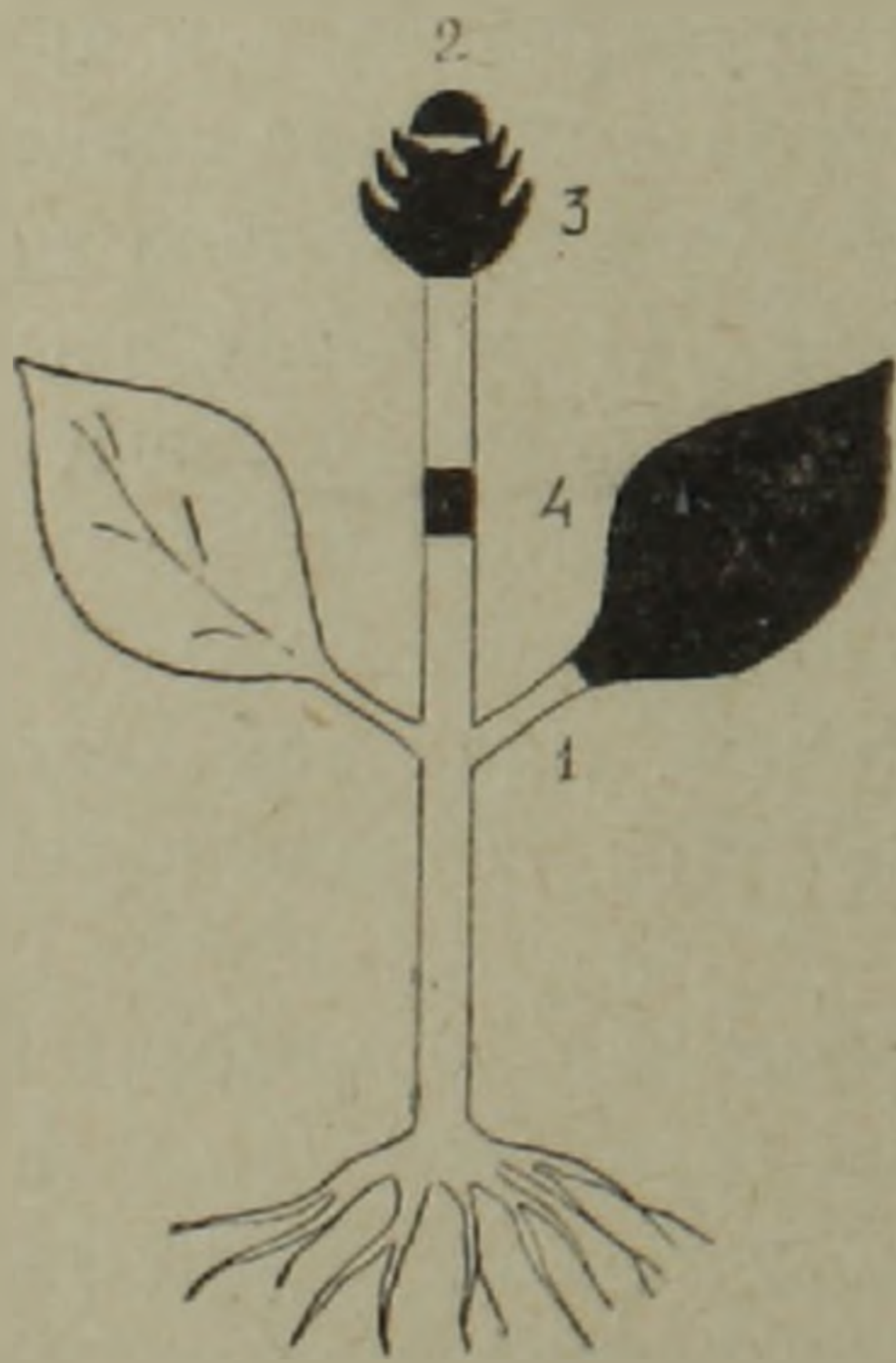


Рис. 1. Модели цветения растений. 1—листовая, 2—апикальная, 3—почковая, 4—калусная.

В настоящей статье приводятся новые данные к обоснованию би-компонентной системы гормонов и ее роли в фотопериодической и автономной регуляциях цветения, полученные с помощью листовой и стеб-

вой моделей. Данные, полученные в этом направлении с помощью почковой модели, опубликованы нами ранее [2, 17].

*Материал и методика. Листовая модель.* Изучение гормонов или веществ цветения с помощью листовой модели проводилось в двух направлениях: 1) в опытах по передвижению гиббереллинов и веществ типа антезина в целых растениях и 2) в опытах с прививками, в которых компонентами являлись подвой с длинного и привой с короткого дня.

Опыты по передвижению гормонов проводились совместно с Л. П. Хлопенковой на взрослых растениях периллы красной (*Perilla pampinensis*), которые выращивались на длинном дне, затем декапитировались и разделялись на 2 группы. В I группе на каждом растении оставлялось по 2 крупных супротивных листа, а на два междоузлия выше—по 2 побега, сидячих на тех же гранях стебля, что и листья; на этих растениях изучалось передвижение гормонов из нижних листьев в верхние побеги. Во II группе на каждом растении оставлялось по 2 крупных супротивных листа, а на два междоузлия ниже—по 2 побега, сидячих на тех же гранях стебля, что и листья; на этих растениях изучалось передвижение гормонов из верхних листьев в нижние побеги. У половины растений каждой группы (четные варианты) между листьями и побегами в начале опыта было сделано кольцевание стебля. В течение одного месяца производилось смачивание листьев ватой, намоченной в воде (вар. 1 и 2) или в 0,01% растворе гиббереллина (вар. 3 и 4), или индукция листьев коротким 8-час. днем с помощью светонепроницаемых бумажных футляров (вар. 5 и 6), или одновременно индукция коротким днем совместно со смачиванием гиббереллином (вар. 7 и 8). Опыт продолжался два месяца, в течение второго месяца проводились наблюдения за побегами. О передвижении гиббереллинов и антезинов судили по поведению побегов-индикаторов: по ростовой реакции в случае передвижения гиббереллина и по реакции цветения в случае передвижении антезинов.

Опыты с прививками взрослых растений длинно-короткодиевного вида бриофиллума (*Bryophyllum daigremontianum*) проводились совместно с Л. И. Яниной. Часть растений все время выращивалась на длинном дне, другая—на коротком. В I-ой группе прививок в качестве подвоев брались растения длинного дня, которые декапитировались, оставляя на них по 4 крупных листа, и в расщеп стебля к ним прививались привои-верхушки, срезанные с растений короткого дня. После того, как на привоях формировались листья, верхушки были декапитированы, а появившиеся на подвоях боковые побеги были оставлены. В результате все прививочные растения имели подвой с листьями на длинном дне, привой с листьями на коротком дне и побеги между листьями. Во второй группе производили только прививки листьев: на декапитированные подвой длинного дня, имевшие два побега и два листа, расположенные ниже побегов, прививались отрезки стебля с двумя крупными листьями, все время находившимися на коротком дне. Контролем служили привитые растения, целиком находившиеся на длинном или коротком дне.

Таким образом, в обеих группах прививок сочетались компоненты, не индуцированные к цветению, чем и отличались от прививок, ранее проведенных Зевартом и Лангом [38], в которых брались подвой бриофиллума, индуцированные к цветению перестановкой с длинного дня на короткий или же обработкой гиббереллином на коротком дне.

*Стебельная модель (апикальная и каллусная).* Изучение гормонов или веществ цветения с помощью стеблевой модели проводилось в двух направлениях: 1) в опытах по изучению изменений, наступающих в апексах растений под воздействием благоприятной длины дня и гиббереллина (апикальная модель) и 2) в опытах по изучению морфогенетических потенций изолированных стеблевых каллусов, взятых с растений различных фотопериодических групп (каллусная модель).

Опыты по изучению изменений в апексах в связи с воздействием длиной дня и гиббереллином проводились совместно с Э. Л. Миляевой и И. А. Гукасян на взрослых

растениях короткодневного вида периллы красной (*P. pankinensis*) и длиннодневного вида—рудбекии (*Rudbeckia bicolor*), которые до опыта выращивались на неблагоприятной длине дня. Растения рудбекии в одной группе в разных вариантах получали индукцию увеличивающимся числом длинных дней (0, 2, 4, 6, 8), в другой—обработывались повышающимся количеством 0,01% раствора гиббереллина, даваемого по одной капле в течение 0, 2, 4, 6, 8 коротких дней. Растения периллы в одной группе в разных вариантах получали индукцию увеличивающимся числом коротких дней (0, 3, 6, 9, 12), в другой—обработывались увеличивающимся количеством гибберелина, даваемым по одной капле в течение 0, 3, 6, 9, 12 длинных дней. Верхушечные части стеблей фиксировались смесью Карнуа, срезы апексов толщиной в 7 мк окрашивались по Фельгену и Браше; подсчитывали митотические индуксы в различных зонах апексов—центральной, медулярной и боковой; статистическая обработка данных проводилась по Студенту-Фишеру. Одновременно производились промеры высоты растений и велись наблюдения за развитием растений.

Опыты по изучению морфогенетических потенций изолированных стеблевых каллусов проводились совместно с Н. П. Аксеновой, Т. В. Бавриной и Т. Н. Константиновой. В качестве тест-объектов были взяты взрослые растения трех сортов табака: нейтрального к длине дня сорта Трапезонд (*Nicotiana tabacum*), короткодневного сорта Мамонт (*N. tabacum*) и длиннодневного сорта Сильвестрис (*Nicotiana silvestris*), которые до опыта выращивались как на длинном, так и на коротком дне. Стеблевые сегменты и каллусы, полученные на них, культивировали в стерильных условиях на среде, содержащей агар, глюкозу, макро- и микроэлементы по Мурасиге и Скугу [32], мезоинозит и тиамин. Культура велась в факторостайных камерах в оптимальных условиях температуры и влажности и на 18 час. освещении люминесцентными лампами. По мере роста каллусов производилось их пассирование, кусочек каллусной ткани пересаживался на стандартную среду с добавлением гидролизата казеина и кинетина, а в первом пассаже также альфа-нафтилуксусной кислоты. Проводились наблюдения за ростом каллусов, их морфогенезом и способностью к образованию вегетативных или цветочных почек.

**Результаты и обсуждение.** Опыты, проведенные с применением листовой модели цветения, позволили получить новые данные о закономерностях передвижения гормонов цветения в целых растениях и об их действии на цветение побегов у привитых растений. Использование апикальной модели привело к выяснению локализации действия гормонов цветения в апексах растений, тогда как на каллусной модели была показана связь между морфогенезом изолированных стеблевых каллусов и гормональным комплексом цветения.

**Закономерности передвижения гормонов цветения в целых растениях.** Основные результаты опытов с передвижением гормонов цветения в целых растениях периллы красной представлены в виде схемы. Она показывает, что закономерности передвижения гиббереллина и веществ типа антезина по целому растению различны (рис. 2).

Смачивание нижних листьев гиббереллином (вар. 3), по сравнению с контролем (вар. 1), привело к резкому усилению роста верхних побегов-индикаторов, что свидетельствует о свободном передвижении гиббереллина в акропетальном направлении. При наложении кольца на стебель (вар. 4) ослабевает передвижение в побеги всех органических веществ, в том числе и гиббереллина, однако значительный прирост побегов и в этом случае сравнительно с контролем (вар. 2) говорит о том, что гиббереллин передвигается в акропетальном направлении не только

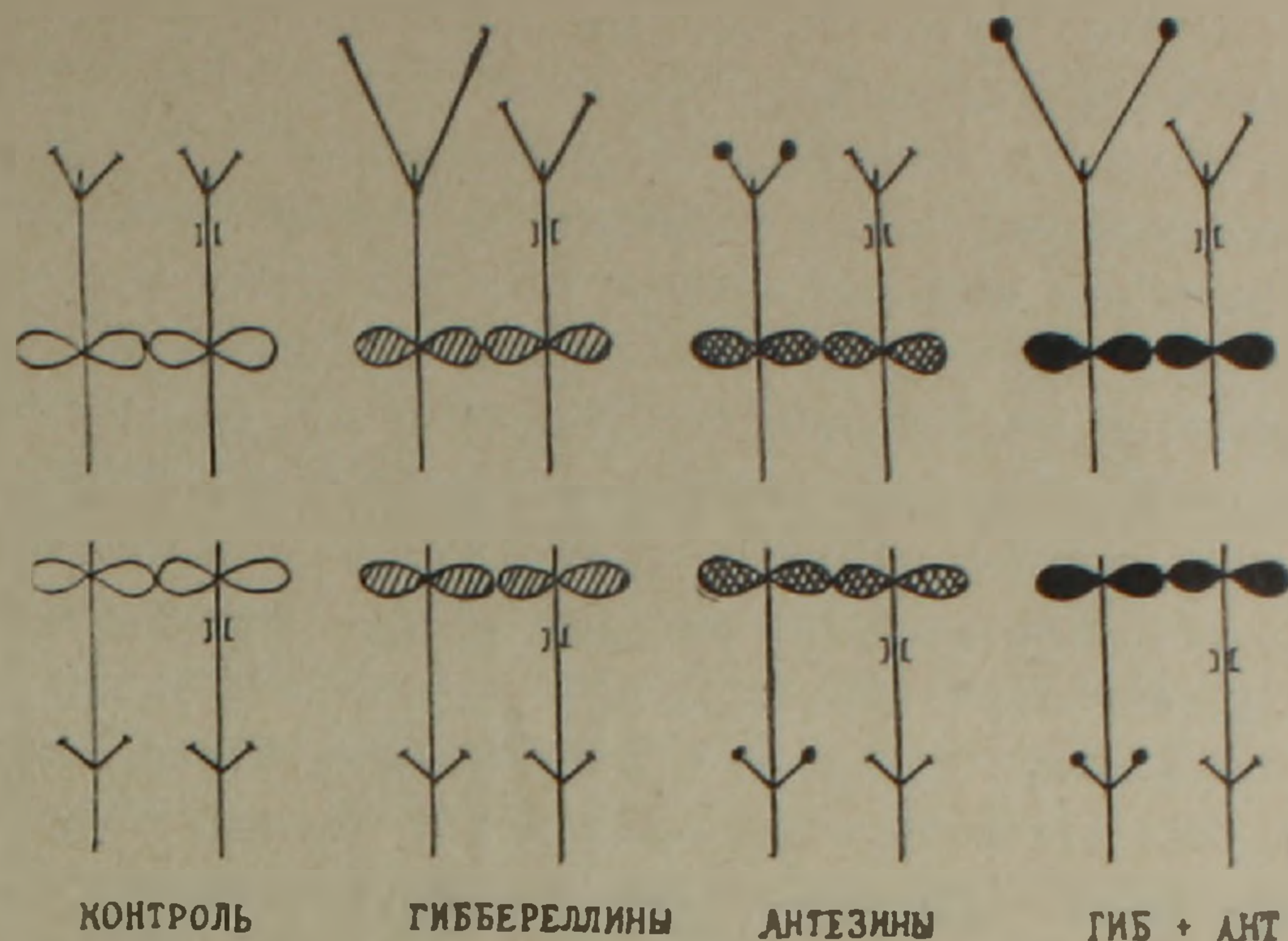


Рис. 2. Транспорт гиббереллинов и антезинов в целых растениях периллы красной. Верхний ряд—транспорт из нижних листьев в верхние побеги; нижний ряд—транспорт из верхних листьев в нижние побеги. Индикатором на гиббереллины является длина побегов, индикатором на антезины—зацветание побегов. Образование цветков на побегах в виде кружков и места кольцевания стеблей отмечены.



Рис. 3. Цветение побегов у привитых растений бриофиллума. А. Прививки верхушек на декапитированные подвои. Слева направо: контрольная прививка на длинном дне, опытная прививки с побегами на длинном дне, опытная прививка с побегами на коротком дне, контрольная прививка на коротком дне. Б—Прививки листьев. Слева направо: контрольная прививка на длинном дне, опытная прививка с побегами на длинном дне, контрольная прививка на коротком дне. ЛД—листья на длинном дне, ЛК—листья на коротком дне, ПД—побеги на длинном дне, ПК—побеги на коротком дне. Образование цветков на побегах отмечено кружками.

по флоэме, но и по ксилеме, перемещаясь в нее, вероятно, по клеткам радиальных лучей. Смачивание верхних листьев гиббереллином (вар. 3) не привело к усилению роста нижних побегов-индикаторов как без кольца, так и с кольцом (вар. 4), что говорит о замедленном передвижении гиббереллина в базипетальном направлении. Поскольку диаметр

стебля ниже листьев в ряде случаев увеличивался, можно предположить, что гиббереллин, связываясь с какими-то соединениями, способствует утолщению стебля и до нижних побегов не доходит.

Индукция нижних листьев коротким днем (вар. 5) приводит к бутонизации и цветению верхних побегов, что указывает на свободное передвижение антезинов в акропетальном направлении; кольцевание (вар. 6) полностью предотвращает бутонизацию и цветение верхних побегов, т. е. задерживает акропетальное передвижение антезинов. Индукция верхних листьев коротким днем (вар. 5) приводит к бутонизации и цветению нижних побегов (в те же сроки, что и верхних побегов), что говорит о свободном передвижении антезинов в базипетальном направлении; кольцевание (вар. 6) предотвращает бутонизацию и цветение нижних побегов, полностью задерживая передвижение веществ. При одновременной индукции листьев коротким днем и смачивании их гиббереллином (вар. 7 и 8) проявляются те же закономерности, что и при раздельном воздействии.

Сопоставление закономерностей передвижения двух групп гормонов, входящих в комплекс флоригена, дает возможность сделать заключение, что здесь имеются существенные различия — в целых растениях транспорт гиббереллинов происходит преимущественно в акропетальном направлении и по флоэме и ксилеме, тогда как транспорт антезинов осуществляется в одинаковой мере в акропетальном и базипетальном направлениях и только по флоэме [20]. Эти результаты подтверждают ранее полученные данные как по передвижению гиббереллинов [4, 5], так и по транспорту веществ типа антезина [12, 16]. Однако основной вывод заключается в том, что получен новый аргумент в пользу концепции о наличии в растениях двух различных групп гормонов цветения, входящих в комплекс флоригена.

*Действие гормонов на цветение побегов у привитых растений.* Результаты опытов с прививками растений бриофиллума показывают, что в том случае, когда подвой с листьями все время находятся на длинном дне, а привой с листьями на коротком, то побеги, находящиеся посередине между ними, бутонизируют и цветут, независимо от того находятся ли они на длинном или на коротком дне. У контрольных привитых растений, целиком находящихся на длинном или коротком дне, побеги остаются в вегетативном состоянии (рис. 3А).

Такие же результаты получаются и при прививках листьев. Если на подвой с двумя листьями на длинном дне прививаются привой с двумя листьями на коротком дне, то побеги, находящиеся на подвоях между листьями на длинном и коротком дне, цветут. На контрольных привитых растениях, целиком находящихся на длинном или на коротком дне, побеги остаются вегетативными (рис. 3Б).

Эти и ранее проведенные нами опыты с прививками бриофиллума [19, 21] показывают, что для цветения срединных побегов одинаково необходимыми являются вещества, образующиеся в листьях как на длинном, так и на коротком дне. Ранее было показано, что вещества, обра-

зующиеся в листьях бриофиллума на длинном дне, являются гиббереллинами [24, 34, 35]. На вещества, образующиеся в листьях на коротком дне, распространяется ранее сделанное предположение о том, что это— вещества типа антезина [14]. Поскольку растения бриофиллума зацветают лишь после того, как последовательно получают сначала длинный, а потом короткий день, можно предположить, что при экспозиции на длинном дне в листьях образуются гиббереллины, а потом на коротком дне антезины.

Проведенные нами опыты с прививками показывают, что такое последовательное образование двух групп веществ необходимых для цветения, расставленное во времени, может быть заменено одновременным их образованием, разобренным не во времени, а в пространстве. Отсюда в растениях бикомпонентной системы имеются гормоны, регулирующие цветение растений.

*Локализация действия гормонов цветения в апексах растений.* При проведении опытов с рудбекией и периллой красной проводилось сравнение динамики митотической активности различных зон апексов с динамикой роста и цветения растений в связи с индукцией благоприятной длиной дня и обработкой гиббереллином.

В опытах с рудбекией выяснилось, что по мере возрастания числа благоприятных для цветения длинных дней митотическая активность медулярной зоны сначала возрастает, затем падает, тогда как в центральной зоне она непрерывно возрастает. Этим изменениям в апексах соответствует медленный рост цветочных стеблей и сравнительно быстрое зацветание растений. При увеличении числа обработок гиббереллином в условиях короткого дня митотическая активность медулярной зоны длительное время возрастает, тогда как в центральной зоне повышение активности наступает медленно. Этому соответствует более интенсивный рост стеблей и более медленное зацветание растений [18].

В опытах с периллой красной было показано, что по мере возрастания числа благоприятных для цветения коротких дней митотическая активность медулярной зоны убывает, тогда как активность центральной зоны сильно возрастает. Этому соответствует задержанный рост стеблей и зацветание растений. При увеличении числа обработок гиббереллином митотическая активность медулярной зоны возрастает, тогда как в центральной зоне активность остается такой же, как и у необработанных контрольных растений. Этому соответствует усиленный рост стеблей и полное отсутствие цветения [3].

Таким образом, в онтогенезе обоих видов растений активация медулярной зоны апексов, вызванная действием гиббереллина, вводимого в растения, или индукцией длинными днями, приводит впоследствии к усилению роста стеблей и к более медленному цветению у рудбекии и его полному отсутствию у периллы; активация же центральной зоны, вызванная действием веществ, притекающих в апексы из листьев под влиянием благоприятной длины дня, приводит к ослаблению роста стеблей и ускорению цветения. Это дало основание высказать предположе-

ние о локализации действия гиббереллинов в медулярной зоне и антезинов в центральной зоне апексов (рис. 4).

Растения рудбекии на коротком дне находятся в фазе розеток, и в их апексах и центральная, и медулярная зоны не активны (А, 1). При воздействии на апекс гиббереллином сначала возникает активация медулярной зоны (А, 2), затем под влиянием эндогенных антезинов, воз-

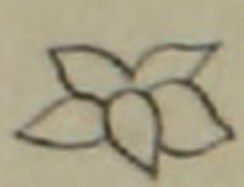
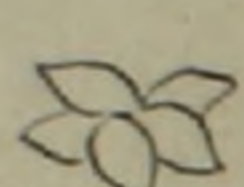
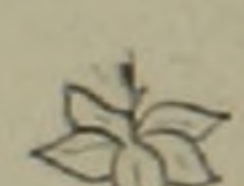
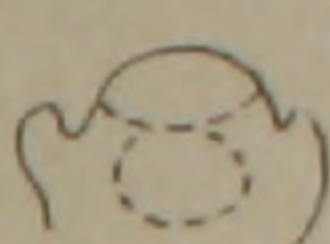
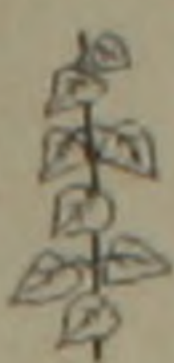
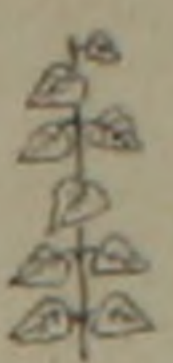
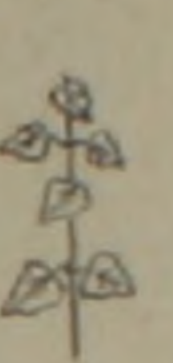
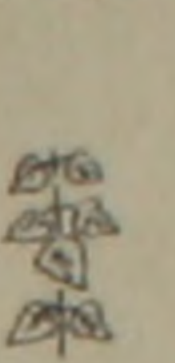
| ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ ИНДУКЦИЯ |                  | 0Д                                                                                  | 2Д                                                                                  | 4Д                                                                                   | 6Д                                                                                    | 8Д                                                                                    |   |
|----------------------------|------------------|-------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|
| методический индекс        | центральной зоны | 0,4±0,15                                                                            | 3,9±0,39                                                                            | 5,2±0,32                                                                             | 6,2±0,29                                                                              | 10,4±0,26                                                                             |                                                                                       |
|                            | медулярной зоны  | 0,2±0,19                                                                            | 4,0±0,37                                                                            | 4,3±0,31                                                                             | 3,3±0,18                                                                              | 1,2±0,18                                                                              |                                                                                       |
| число дней до бутонизации  |                  | 0                                                                                   | 26                                                                                  | 21                                                                                   | 16                                                                                    | 13                                                                                    |                                                                                       |
| высота растений в см       |                  | 0                                                                                   | 0                                                                                   | 1,0±0,7                                                                              | 2,0±0,15                                                                              | 4,0±0,38                                                                              |  |
|                            |                  |  |  |  |  |  |                                                                                       |
|                            |                  |                                                                                     |                                                                                     |                                                                                      |                                                                                       |                                                                                       |                                                                                       |
|                            |                  |                                                                                     |                                                                                     |                                                                                      |                                                                                       |                                                                                       |                                                                                       |
| ВОЗДЕЙСТВИЕ ГИББЕРЕЛЛИНОМ  |                  | 0ГК                                                                                 | 2ГК                                                                                 | 4ГК                                                                                  | 6ГК                                                                                   | 8ГК                                                                                   |  |
| методический индекс        | центральной зоны | 0,4±0,15                                                                            | 0,2±0,19                                                                            | 0,6±0,42                                                                             | 1,0±0,31                                                                              | 15,0±0,16                                                                             |                                                                                       |
|                            | медулярной зоны  | 0,2±0,19                                                                            | 3,6±0,36                                                                            | 5,0±0,31                                                                             | 6,2±0,28                                                                              | 8,0±0,24                                                                              |                                                                                       |
| число дней до бутонизации  |                  | 0                                                                                   | 37                                                                                  | 33                                                                                   | 31                                                                                    | 27                                                                                    |                                                                                       |
| высота растений в см       |                  | 0                                                                                   | 1,3±0,51                                                                            | 2,0±0,22                                                                             | 4,0±0,22                                                                              | 6,0±0,38                                                                              |                                                                                       |
|                            |                  |  |  |  |  |  |                                                                                       |
|                            |                  |                                                                                     |                                                                                     |                                                                                      |                                                                                       |                                                                                       |                                                                                       |
|                            |                  |                                                                                     |                                                                                     |                                                                                      |                                                                                       |                                                                                       |                                                                                       |

Рис. 4А. Локализация действия гиббереллинов и антезинов в апексах растений. Рудбекия. Слева направо: К—короткий день; К+Г—короткий день и обработка апекса гиббереллином, вскоре после обработки; К+Г—то же самое, позднее; Л—длинный день.

никающих в силу автономной регуляции, активация центральной зоны (А, 3). При индукции длинными днями вновь возникающие в листьях гиббереллины поступают в медулярную зону, вызывают ее активацию, затем под влиянием эндогенных антезинов начинается активация центральной зоны (А, 4). Растения периллы на длинном дне имеют эндогенные гиббереллины (автономная регуляция), поэтому медулярная зона их апексов активна (Б, 1). При воздействии на апекс гиббереллином усиливается активация медулярной зоны, а центральная зона остается неактивной (Б, 2). При индукции короткими днями вновь возникшие в листьях антезины поступают в центральную зону и вызывают ее активацию (Б, 3). При одновременном воздействии гиббереллином и индукции короткими днями усиливается активация медулярной и центральной зон апексов (Б, 4).

| ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ ИНДУКЦИЯ |                  | 0К                                                                                | 3К                                                                                | 6К                                                                                 | 9 К                                                                                 | 12 К                                                                                |  |
|----------------------------|------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------|
| МИТОТИЧ. ИНДЕКС            | центральной зоны | 0                                                                                 | 0                                                                                 | 4,0±0,33                                                                           | 10,1±0,32                                                                           | 10,5±0,24                                                                           |                                                                                     |
|                            | медулярной зоны  | 2,8±0,16                                                                          |                                                                                   | 2,2±0,16                                                                           | 2,1±0,16                                                                            | 2,0±0,19                                                                            |                                                                                     |
| число дней до бутонизации  |                  | 0                                                                                 | 0                                                                                 | 36                                                                                 | 26                                                                                  | 24                                                                                  |  |
| высота растений в см       |                  | 17±0,75                                                                           | 15±0,42                                                                           | 13±0,43                                                                            | 12±0,38                                                                             | 10±0,33                                                                             |                                                                                     |
|                            |                  |  |  |  |  |  |                                                                                     |

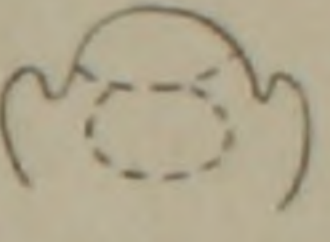
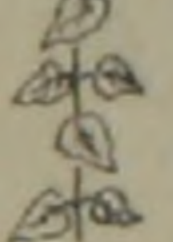
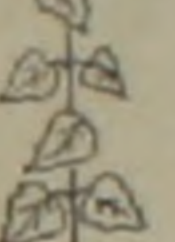
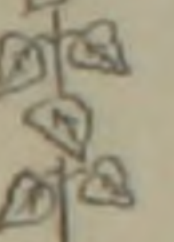
| ВОЗДЕЙСТВИЕ ГИББЕРЕЛЛИНОМ |                  | 0ГД                                                                                 | 3ГД                                                                                 | 6 ГД                                                                                 | 9ГД                                                                                   | 12 ГД                                                                                 |  |
|---------------------------|------------------|-------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|
| МИТОТИЧ. ИНДЕКС           | центральной зоны | 0                                                                                   | 0                                                                                   | 0                                                                                    | 0,2±0,19                                                                              | 0,42±0,24                                                                             |                                                                                       |
|                           | медулярной зоны  | 2,6±0,16                                                                            |                                                                                     | 33±0,2                                                                               | 3,6±0,18                                                                              | 5,9±0,28                                                                              |                                                                                       |
| число дней до бутонизации |                  | 0                                                                                   | 0                                                                                   | 0                                                                                    | 0                                                                                     | 0                                                                                     |  |
| высота растений в см      |                  | 17±0,75                                                                             | 20±0,33                                                                             | 24±0,25                                                                              | 27±0,25                                                                               | 31±0,50                                                                               |                                                                                       |
|                           |                  |  |  |  |  |  |                                                                                       |

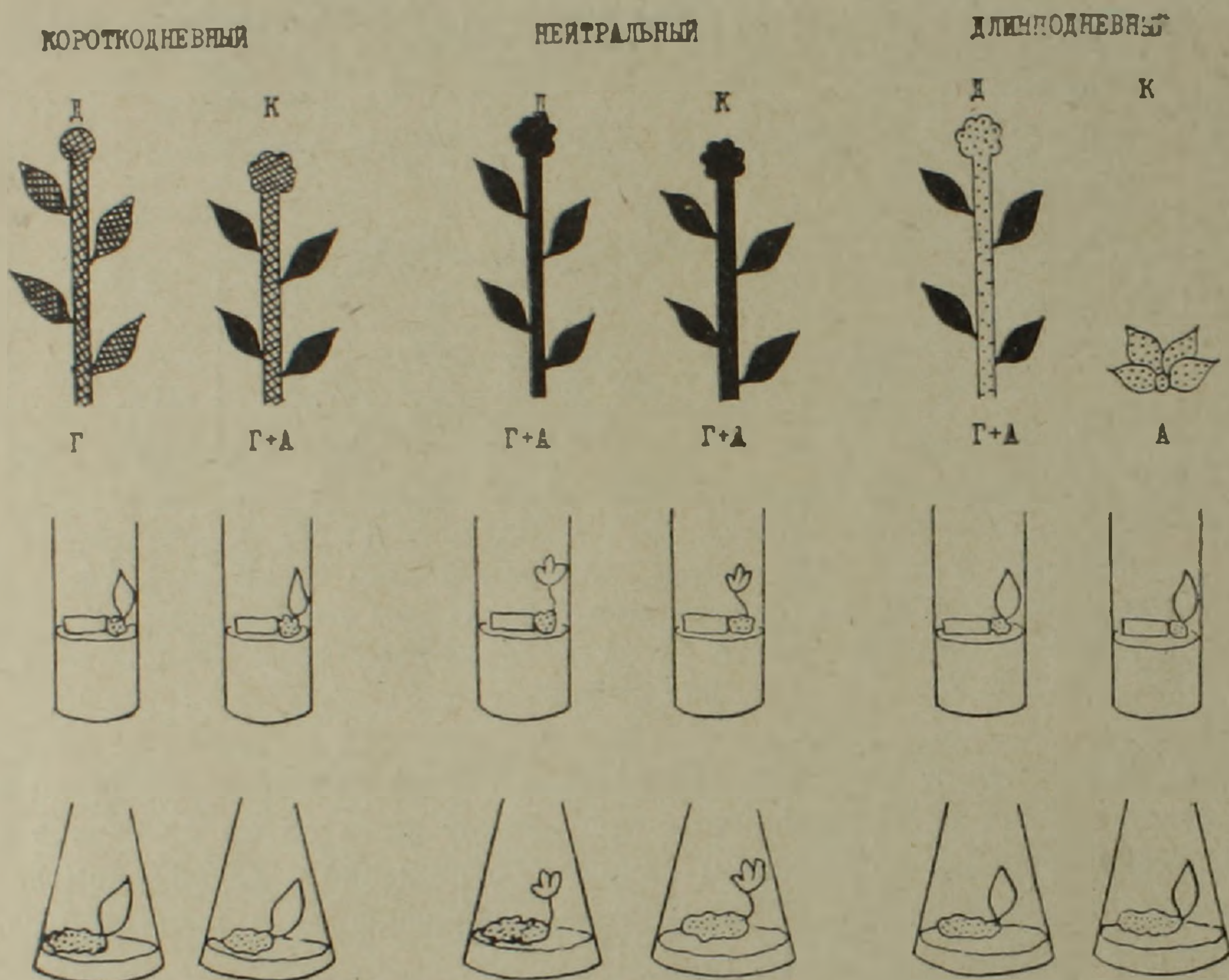
Рис. 4Б. Локализация действия гиббереллинов и антезинов в апексах растений. Перилла. Слева направо: Д—длинный день; Д+Г—длинный день и обработка апекса гиббереллином; К—короткий день; К+Г—короткий день и обработка апекса гиббереллином. Верхняя зона апексов—центральная, нижняя зона—медулярная. Митотическая активность зон обозначена штриховкой.

Локализация и последовательность действия гормонов цветения в апексах сначала гиббереллинов в медулярной зоне, затем антезинов в центральной зоне в дальнейшем находят отражение в двухфазном характере цветения растений: сначала идет образование и рост стеблей, затем образование цветков [7, 14].

*Морфогенез изолированных стеблевых каллусов и гормональный комплекс цветения.* Опыты с изолированными стеблевыми каллусами показали, что каллусы на стеблевых сегментах, взятые с молодых вегетирующих растений нейтрального табака Трапезонд, регенерируют только вегетативные почки и никогда не образуют бутонов; каллусы же, полученные на стеблевых семенах, взятых из верхушечной части цветущих растений, образуют генеративные почки с развивающимися на них бутонами. Такое различие в образовании вегетативных и генеративных почек сохраняется на протяжении трех пассажей, хотя постепенно усиливается тенденция к образованию вегетативных почек. Каллусы на стеблевых сегментах, взятые с взрослых растений фотопериодически чувствительных видов короткодневного Мамонта и длиннодневного Сильвестрис как вегетирующих, так и цветущих, образовали только вегетативные почки [6]. Таким образом, были подтверждены данные, по-

лученные ранее на различных видах табака [22, 27], с тем дополнением, что потенции стеблевых каллусов, культивируемых вместе с исходными сегментами стебля, сохранялись также и у изолированных каллусов [1].

Поразительная способность каллусов Мамонта и Сильвестрис к образованию только вегетативных почек в отличие от Трапезонда, каллусы которого в изолированном состоянии имитируют состояние молодых вегетирующих и взрослых цветущих растений, находит себе объяснение в том, что цветение Мамонта и Сильвестриса связано как с автономной, так и с фотопериодической регуляцией, а цветение Трапезонда целиком обуславливается автономной регуляцией (рис. 5).



#### ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СТЕБЕЛЬНЫХ КАЛЛУСОВ

Рис. 5. Морфогенез изолированных стеблевых каллусов различных сортов табака. Верхний ряд—растения, с которых были взяты стеблевые каллусы, слева направо: короткодневный сорт Мамонт, нейтральный сорт Трапезонд, длиннодневный сорт Сильвестрис, выращенные на длинном (Д) и коротком (К) дне. Г—гиббереллины, А—антезины. Средний ряд—рост и морфогенез каллусов, находящихся на сегментах стебля; нижний ряд—рост и морфогенез изолированных каллусов. Каллусы взяты с сортов табака, слева направо: Мамонт, Трапезонд, Сильвестрис.

У фотопериодически нейтральных видов оба компонента гормонального комплекса — гиббереллины и антезины — образуются независимо от длины дня и, вероятно, присутствуют во всех частях растения, в том числе в стеблях и в стеблях-апексах, поэтому стеблевые каллусы,

взятые с цветущих растений, образуют цветочные почки. В отличие от этого, у фотопериодически чувствительных видов автономно от длины дня образуется только один компонент гормонального комплекса—гиббереллины у Мамонта и антезины у Сильвестриса. Поэтому стеблевым каллусам, взятым с цветущих растений Мамонта, для образования цветочных почек не хватает антезинов, а стеблевым каллусам Сильвестриса не хватает гиббереллинов. У взрослых растений этих видов на благоприятной длине дня эти недостающие гормоны образуются в листьях и непосредственно поступают в стеблевые почки.

Это объяснение, сделанное в виде предположения, открывает дальнейшие перспективы для использования в каллусной модели цветения стеблевых каллусов не только нейтральных, но и фотопериодически чувствительных видов.

В качестве скорее заключения, чем обсуждения, следует остановиться на двух наиболее важных вопросах, требующих рассмотрения в связи с проблемой веществ или гормонов цветения растений.

Науке известны многие воздействия и разнообразные соединения, которые вызывают индукцию цветения короткодневных и длиннодневных видов в тех условиях внешней среды, в которых они обычно не зацветают. Возникло мнение о несоизмеримости этих фактов с концепцией, основанной на признании только двух групп гормонов цветения. Наличие множества веществ, влияющих на зацветание растений, не обуславливает множества внутренних реакций, предшествующих этому процессу. По-видимому, правильным было бы предполагать, что эти вещества влияют на общую эндогенную систему, которая нам представляется как бикомпонентная система гормонов цветения.

Использование одних каких-либо подходов или методов в изучении такого интегрального процесса, как зацветание растений, являлось и является весьма плодотворным и ценным. Однако это только тактические операции в раскрытии одной из самых интересных загадок биологии. Сейчас нужна уже стратегия в организации научных исследований и такой стратегией является, как нам кажется, комплексное использование различных моделей цветения.

Институт физиологии растений  
им. Тимирязева АН СССР

Поступило 11.III 1974 г.

Մ. Խ. ՉԱՅԼԱԽՅԱՆ

ԲՈՒՅՈՒՆԵՐԻ ԾԱՂԿՄԱՆ ՆՅՈՒԹԵՐԸ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Բույսերի ծաղկման հորմոնալ բնույթի ուսումնասիրությունը կապված նրանց ֆոտոպարբերական ռեակցիայի հետ, ցույց տվեց, որ նրա հիմքում ընկած է հորմոնների բիկոմպոնենտ սխեման՝ գիբերելինները, որոնցով պայ-

մանավորված են ցողունի կազմավորումն ու աճը և ծաղիկների կազմավորումը պայմանավորող անտեզինատիպ նյութերը: Ցողունային և տերևային փուլերի վրա, ֆոտոսպարբերական ռեակցիայի սահմանազատմանը համապատասխան, բույսերի ծաղկմանը նպաստող արտաքին գործոնների ուսումնասիրությունը կատարվել է ցողունային և տերևային (ապիկալ բողբոջային, կալուսային) մոդելների օգնությամբ: Տերևային մոդելի օգտագործման արդյունքները ցույց տվեցին բույսերի մեջ ծաղկման հորմոնների երկու խմբի առկայությունը: Ցողունային մոդելի օգնությամբ ստացված տվյալները ապացուցեցին գիբերելինների և անտեզինների ազդեցության կենտրոնացումը ապեքսների տարբեր գոտիներում և բնութագրեցին չեզոք և ֆոտոսպարբերաբար զգայուն բույսերի տեսակների մեկուսացված կալուսների ծաղիկների առաջացնելու պոտենցիալ ընդունակությունը:

### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Аксенова Н. П., Баврина Т. В., Константинова Н. П., Чайлахян М. Х. Журн. общ. биол., 23, 523—538, 1972.
2. Бутенко Р. Г. и Чайлахян М. Х. ДАН СССР, 141, 1239—1242, 1961.
3. Гукасян И. А., Чайлахян М. Х. и Милыева Э. Л. Физиол. раст., 17, 67—70, 1970.
4. Евтушенко Г. А. Физиол. раст., 8, 304—308, 1961.
5. Коновалов И. Н., Жуков И. В., Зиновьева Л. С. Бот. журн., 45, 1721—1731, 1960.
6. Константинова Т. Н., Аксенова Н. П., Баврина Т. В., Чайлахян М. Х. ДАН СССР, 187, 466—469, 1969.
7. Милыева Э. Л., Чайлахян М. Х. Изв. АН СССР, 1974.
8. Мошков Б. С. Советское растениеводство, 17, 25—30, 1936.
9. Чайлахян М. Х. ДАН СССР, 1, 85—89, 1936.
10. Чайлахян М. Х., Янина Л. И. ДАН СССР, 199, 234—237, 1971.
11. Чайлахян М. Х. Журн. общ. биол., 17, 121—144, 1956.
12. Чайлахян М. Х. Бот. журн., 1, 487—509, 1956.
13. Чайлахян М. Х. Физиол. раст., 5, 541—560, 1958.
14. Чайлахян М. Х. Факторы генеративного развития растений. XXV Тимирязевское чтение, 1964.
15. Чайлахян М. Х. Физиол. раст., 18, 348—357, 1971.
16. Чайлахян М. Х., Бутенко Р. Г. Физиол. раст., 4, 450—462, 1957.
17. Чайлахян М. Х., Бутенко Р. Г., Любарская И. И. Физиол. раст., 8, 101—113, 1961.
18. Чайлахян М. Х., Кахидзе Н. Т., Милыева Э. Л., Гукасян И. А. Физиол. раст., 16, 63—70, 1970.
19. Чайлахян М. Х., Янина Л. И. ДАН СССР, 208, 749—752, 1973.
20. Чайлахян М. Х., Хлопенкова Л. П. Физиол. раст., 19, 1002—1011, 1972.
21. Чайлахян М. Х., Янина Л. И. ДАН СССР, 208, 749—752, 1973.
22. Adhion-Pratt D. Physiologie vegetale 3 (3):229—303, 1965.
23. Bernier G. Compt. rend. Ac. Sci. 252:2750—2752, 1961.
24. Bünsow R. and Harder R. Naturwissenschaften 43:479—480, 1956.
25. Chailakhyan M. Kh. Zentralbl. 77:641—662, 1958.
26. Chailakhyan M. Kh. In Plant Growth Substances. 1970. Proceed. of the VU International Conference on Plant Growth Substances Held in Canberra. Springer-verlag Berlin, Heidelberg New-York. 745—752, 1972.
27. Chouard P. and Aghion D. C. R. Acad. Sci. 252:3864—3866, 1961.
28. Kawata S. J. Proc. Japan Acad. 33:474—476, 1956.
29. Lance A. Ann. Sci. Nat. Bot. 18:91—421, 1957.
30. Lang A. Encyclopedia of Plant Physiol. 15/1:1380—1536, 1965.
31. Loo S. W. Amer. J. Bot. 33:295—300, 1946.

32. *Murashige T. and Skoog F.* *Physiol. Plant.* 15:473—497, 1962.
33. *Nougarede A., Bronchart R., Bernier G. et Rondet P.* *Revue gener. Botan.* 71:205—237, 1964.
34. *Penner J.* *Planta* 55:542—572, 1960.
35. *Resende F. and Viana M. J.* *Portug. Acta biolog.* A6:76, 1959.
36. *Salisbury F. B. and Bonner J.* *Plant. Physiol.* 31:141—147, 1956.
37. *Skoog F.* *Ann. Biol.* 31:201—213, 1955.
38. *Zeevaart J. A. D. and Lang A.* *Planta* 58:531—542, 1962.