

Х. К. ХАЖАКЯН, Л. Б. АГАМЯН, М. Х. ЧАЙЛАХЯН

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ГРАДИЕНТ ЦВЕТЕНИЯ И ЕГО ПРЕОДОЛЕНИЕ У РАСТЕНИЙ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИ НЕЙТРАЛЬНЫХ ВИДОВ

Исследование нарушения физиологического градиента цветения у растений фото-периодически нейтральных видов—махорки и табака Трапезонд—с помощью кольцевания стебля и биологически активных соединений.

Выяснение роли вегетативных органов в зацветании растений фотопериодически нейтральных видов—табака и махорки—показало, что листья и корни не оказывают решающего влияния на зацветание побегов и что физиологический градиент цветения этих растений определяется не листьями, а цветочноспелым состоянием стеблевых зон разных ярусов, зависящим от коррелятивных взаимоотношений между ними [1—3]. В связи с этим были проведены опыты, показавшие, что физиологический градиент цветения может быть нарушен как с помощью физиологически активных соединений, преодолевающих полярность органообразования, так и путем кольцевания, предотвращающего обычный ход передвижения пластических и регуляторных веществ [4]. Наконец, данные аналитических определений показали, что быстрый рост и раннее цветение побегов верхнего яруса проходит на фоне увеличенного содержания в коре гиббереллинов, хлорогеновой кислоты и скополетина, тогда как слабый рост и задержанное цветение побегов нижнего яруса коррелирует с повышенным содержанием ауксинов и абсцизиноподобных веществ [5].

В комплексе этих исследований оставались нерешенными следующие вопросы, важные для понимания природы физиологического градиента цветения: 1) роль корней в определении физиологического градиента цветения; 2) возможность преодоления физиологического градиента цветения с помощью физиологически активных соединений при горизонтальной ориентации черенков; 3) возможный механизм действия кольцевания, вызывающего нарушение физиологического градиента цветения.

Для решения этих вопросов нами в течение 1974—75 гг. были проведены опыты в вегетационном домике и в оранжереях Института физиологии растений имени Тимирязева АН СССР.

Роль корней в определении физиологического градиента цветения фотопериодически нейтральных видов.

Опыт проводился в фактсростатной камере Института на растениях фотопериодически нейтрального табака Трапезонд (*Nicotiana tabacum*). Растения выращивались в глиняных вазонах в почве в условиях оранжерей, а затем в вегетирующем состоянии отделялись от корней, помещались в стеклянные сосуды с водопроводной водой и

переносились в факторстатную камеру (температура 20°, влажность среды 80%, интенсивность люминисцентных ламп 4000 лк) для регенерации новых корней. В день начала опыта, 22.X.1975 г., все растения были декапированы и на каждом из них были оставлены по одному листу из верхнего, среднего и нижнего ярусов со своими пазушными почками. Одновременно у половины растений были удалены все вновь образовавшиеся корни, эта процедура систематически проводилась в течение всего опыта (группа растений без корней); у другой половины растений корни оставались на дальнейшее отрастание (группа растений с корнями). Вода в сосудах с растениями ежедневно менялась. Опыт проводился в 7-кратной повторности. Велось наблюдение за ростом и развитием побегов.

Результаты опыта, представленные в табл. 1, показывают, что отсутствие корней приводит к замедлению роста боковых побегов, но не оказывает влияния на последовательность формирования и зацветания побегов по оси стебля. У растений без корней, как и у растений с кор-

Таблица 1
Влияние корней на последовательность формирования и цветения побегов по оси стебля растений табака Трапезонд

Варианты опыта	Бутонизация			Цветение			Длина побегов, см		
	В	С	Н	В	С	Н	В	С	Н
Растения с корнями	8.XI	—	—	23.XI	—	—	17	2	1
Растения без корней	10.XI	—	—	26.XI	—	—	11	1	0,5

Примечание: В—побеги верхнего яруса, С—среднего, Н—нижнего.

нями, быстрее всего росли боковые побеги верхнего яруса, тогда как побеги среднего и особенно нижнего ярусов резко отставали в росте. Бутонизация и цветение верхних побегов у растений без корней отстали от побегов растений с корнями всего на 2—3 дня. Таким образом, если ранее было показано, что отсутствие корней существенно не влияет на скорость зацветания центральных верхушечных побегов растения [1], то теперь видно, что оно не влияет также на физиологический градиент цветения.

Преодоление физиологического градиента цветения с помощью физиологически активных соединений при горизонтальной ориентации черенков.

Нами 12.XI.1974 г., был поставлен специальный опыт, для чего из средней части стебля взрослых 5—6-месячных растений табака Трапезонд, находившихся в фазе бутонизации, вырезали крупные 40-сантиметровые черенки, апикальные концы которых в течение 16 час. обрабатывали в смеси 0,02% раствора гетероауксина и 0,2% раствора аскорбиновой кислоты. После этого черенки высаживали в парник на влажный песок в горизонтально ориентированном положении, где они продолжали расти до конца опыта. Повторность опыта была 15-кратная. В течение опыта велось наблюдение за укоренением черенков, ростом и развитием формирующихся побегов.

Эти наблюдения показали, что обработанные черенки быстро укоренились с обеих концов, но рост побегов на черенках проходил очень медленно, на протяжении месяцев. По-видимому, побеги претер-

тели возврат к ювенильному состоянию. С течением времени рост побегов, расположенных в средней части черенков, постепенно усилился, имело место образование придаточных корней на нижней поверхности черенков под растущими побегами, и крупные срединные побеги начали бутонизировать 30.IX. и зацвели 15.X.1975 г. На рис. 1 показано состояние черенков с корнями и побегами к концу опыта.

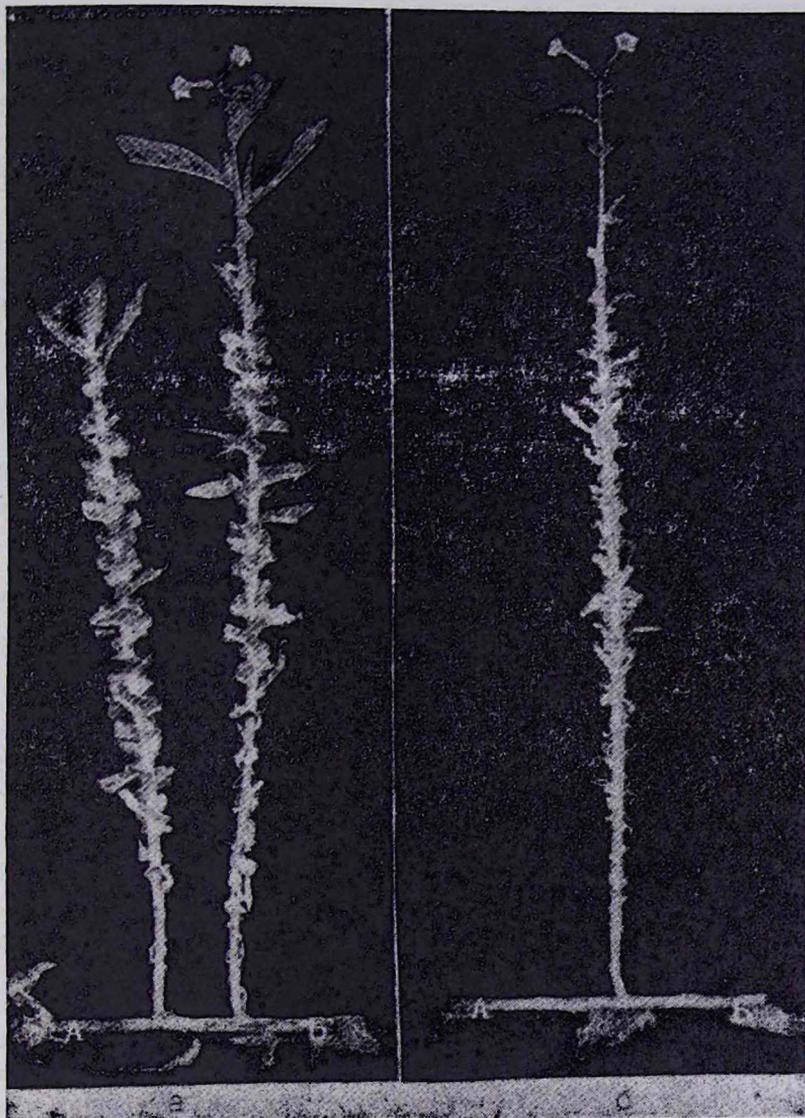


Рис. 1. Преодоление физиологического градиента цветения у растений табака Трапезонд под влиянием смеси гетероауксина и аскорбиновой кислоты при горизонтальной ориентации черенков. Рост и цветение двух срединных побегов (а); рост и цветение одного срединного побега (б).

А—апикальный конец. Б—базальный. (Фото—10.X.1975).

Результаты проведенного опыта показывают, что при обработке апикальных концов черенков смесью растворов гетероауксина и аскорбиновой кислоты и их горизонтальной ориентации происходит образование корней на обоих концах черенков, апикальном и базальном, но в первую очередь растут, а спустя несколько месяцев и цветут побеги среднего яруса, тогда как побеги верхнего и нижнего ярусов сильно отстают как по росту, так и по цветению. Из этого следует, что преодоление полярности и физиологического градиента цветения достигается не только при обратной вертикальной ориентации (перевернутые черенки) [4], но и при горизонтальной ориентации (положенные горизонтально) черенков после их обработки физиологически активными веществами.

Механизм действия кольцевания, вызывающего нарушение физиологического градиента цветения фотопериодически нейтральных видов.

В опытах, проведенных нами [4] ранее, было установлено, что при многократных кольцеваниях стебля растений махорки и табака Трапезонд, наряду с нарушением передвижения пластических и регуляторных веществ по коре, не только нарушается обычный физиологический градиент цветения, но может быть достигнут и диаметрально противоположный градиент. Встала задача выяснить роль каждого кольцевания, взятого в отдельности. В связи с этим нами были поставлены опыты с дифференцированным кольцеванием взрослых бутонизирующих растений махорки (*Nicotiana glauca*) и табака Трапезонд (*Nicotiana tabacum*).

Опыт с махоркой был начат 9.IX, с табаком Трапезонд—14.X.1975 г. В день начала опыта растения были декапитированы и на них оставлены три листа, по одному с пазушной почкой в верхнем, среднем и нижнем ярусах. Затем все растения были разбиты на 4 группы: контрольные, без кольцевания; с кольцеванием между листьями нижнего и среднего ярусов; с кольцеванием между листьями среднего и верхнего ярусов; с кольцеванием между листьями нижних и средних, средних и верхних ярусов. Было сделано по одному кольцеванию в указанных междоузлиях на растениях махорки и по два—на растениях табака Трапезонд. Повторность в опытах была 5-кратная.

Результаты опытов приведены в табл. 2 и на рис. 2, 3, где показано состояние растений табака Трапезонд при разных вариантах кольцевания к концу опыта.

Из приведенных в табл. 2 и на рис. 2 данных видно, что у контрольных растений махорки и табака до конца опыта быстро растет и цветет побег верхнего яруса, тогда как побеги среднего и еще в большей мере нижнего яруса отстают в росте и далеки от бутонизации и цветения. При кольцевании между листьями нижнего и среднего ярусов активируется рост и ускоряется цветение побега, расположенного в пазухе листа нижнего яруса (рис. 2, 2); при кольцевании между листьями среднего и верхнего ярусов активируется рост и ускоряется цветение побега, расположенного в пазухе листа среднего яруса (рис. 2, 3).

При одновременном кольцевании между листьями нижнего и среднего, среднего и верхнего ярусов активируется рост и цветение главным

Таблица 2

Влияние дифференцированного кольцевания на рост и цветение побегов разных ярусов у растений махорки и табака Трапезонд

№ варианта	Вариант опыта	Махорка						Табак Трапезонд								
		цветение			рост побегов, см			бутонизация			цветение			рост побегов, см		
		В	С	Н	В	С	Н	В	С	Н	В	С	Н	В	С	Н
1	Контроль, без кольцевания	2.X	—	—	57	11	5	12.XI	—	—	23.XI	—	—	60	5	0
2	Кольцевание между листьями нижнего и среднего ярусов	1.X	—	7.X	42	5	41	12.XI	—	23.XI	22.XI	—	30.XI	50	0	50
3	Кольцевание между листьями среднего и верхнего ярусов	30.IX	8.X	9.X	32	32	34	7.XI	14.XI	—	18.XI	24.XI	—	45	47	0
4	Кольцевание между листьями нижнего и среднего, среднего и верхнего ярусов	2.X	—	9.X	27	8	36	18.XI	—	20.XI	—	—	5.XII	14	8	63

Примечание: В—побеги верхнего яруса С—среднего, Н—нижнего.



Рис. 2. Нарушение физиологического градиента цветения у растений табака Трапезонд при частичном и полном кольцевании. 1—контрольное растение; 2—два кольцевания между листьями нижнего и среднего ярусов; 3—два кольцевания между листьями среднего и верхнего ярусов; 4—по два кольцевания между листьями нижнего и среднего, среднего и верхнего ярусов. (Фото—12.XII.1975).

образом побега, расположенного в пазухе листа нижнего и в меньшей мере побега в пазухе листа среднего яруса (рис. 2, 4). Следует отметить, что у трех растений четвертого варианта (табл. 2) побеги верхнего яруса, хотя и забутонизировали 18.XI.1975 г., но вскоре маленькие бутоны начали загнивать, и у них наблюдалось вегетативное израстание. В конце опыта с табаком Трапезонд в этом же четвертом варианте, где на стебле растений были сделаны четыре кольцевых надреза, удалось воспроизвести результаты ранее проведенных опытов, а именно получить обратный физиологический градиент цветения побегов (рис. 3). Таким образом, каждое отдельно взятое кольцевание влияет на рост и цветение побегов, расположенных выше и ниже места кольцевого надреза. При этом ускоряется рост и цветение побегов, расположенных ниже места кольцевания, в то время как рост и цветение побегов, расположенных выше места кольцевания, задерживается (рис. 2).

Выявленная закономерность о влиянии каждого отдельно взятого кольцевания стебля на рост и цветение побегов, расположенных ниже и выше места кольцевания, дает возможность подойти к рассмотрению механизма действия кольцевания. Анализы распределения физиологи-



Рис. 3. Влияние кольцевания на нарушение физиологического градиента цветения у растений табака Трапезонд. 1—контрольное растение, обычный физиологический градиент; 4—четыре кольцевания, по два между листьями нижнего и среднего, среднего и верхнего ярусов—обратный физиологический градиент. (Фото—12.XII.1975).

чески активных веществ, сделанные ранее [5], показали, что содержание гиббереллинов, хлорогеновой кислоты и скополетина в коре стебля увеличивается от нижнего яруса к верхнему, где идет интенсивный рост и быстрое зацветание побегов; содержание ауксинов и абсцизиноподоб-

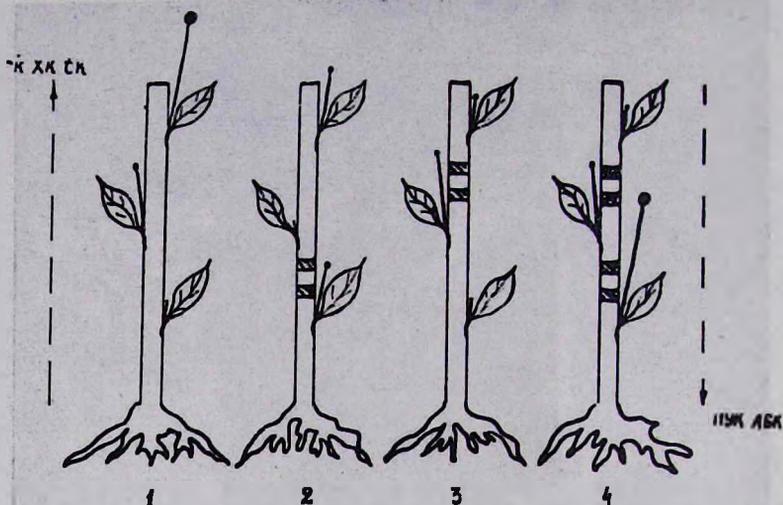


Рис. 4. Нарушение передвижения физиологически активных веществ при кольцевании стебля растений табака Трапезонд и махорки: 1—контроль, без кольцевания; 2—два кольцевания между листьями нижнего и среднего ярусов; 3—два кольцевания между листьями среднего и верхнего ярусов; 4—четыре кольцевания, по два между листьями нижнего и среднего, среднего и верхнего ярусов. ГК—гибберелловая кислота; ХК—хлорогеновая кислота; СК—скополетин; ИУК—бета-индолилуксусная кислота; АБК—абсцизовая кислота.

ных веществ, наоборот, повышается от верхнего яруса к нижнему, где рост и цветение побегов задержаны (рис. 4). Вместе с тем имеются данные о том, что кольцевание задерживает отток абсцизовой кислоты и избыточных концентраций гетероауксина к побегам, расположенным ниже места кольцевания [6—8]; с другой стороны, кольцевание задерживает восходящий ток гиббереллинов к побегам, расположенным выше места кольцевания [9, 10].

Сопоставление этих данных дает возможность считать, что при кольцевании для побегов, расположенных ниже места кольцевания, создается благоприятное соотношение физиологически активных веществ, в первую очередь высокое содержание гиббереллина и низкое абсцизовой кислоты, что способствует их росту и зацветанию. Для побегов, расположенных выше места кольцевания, наоборот, создается неблагоприятное соотношение—низкое содержание гиббереллина и высокое абсцизовой кислоты, что обуславливает задержку роста и цветения растений. Весьма вероятно, что в регуляции процессов роста и цветения побегов разных ярусов имеет значение соотношение не только этих, но и других физиологически активных веществ.

Совокупность приведенных экспериментальных данных позволяет сделать общий вывод о том, что в результате полярного транспорта и распределения регуляторных соединений в различных сегментах стебля растений нейтральных видов создаются определенные соотношения фи-

гормонов и ингибиторов, которые вместе с другими веществами, по-видимому, и определяют биохимическую основу физиологического градиента цветения. Вследствие нарушения полярного транспорта трофических и регуляторных веществ возникают иные коррелятивные взаимоотношения между отдельными частями растений, которые в конечном итоге могут привести не только к нарушению, но в некоторых случаях и к преодолению как полярности, так и физиологического градиента цветения.

Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева
АН СССР

Поступило 20.XII 1976 г.

Խ. Կ. ԽԱԺԱԿՅԱՆ, Լ. Բ. ԱՂԱՄՅԱՆ, Մ. Ք. ՉԱՅԼԱԽՅԱՆ

**ԾԱՂԿՄԱՆ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ԳՐԱԴԻԵՆՏԸ ԵՎ ՆՐԱ ՀԱՂՔԱՀԱՐՈՒՄԸ
ՖՈՏՈՊԵՐԻՈՂԻԿ ՉԵԶՈՔ ՕՐՎԱ ԲՈՒՅՍԵՐԻ ՄՈՏ**

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ծաղկման ֆիզիոլոգիական գրադիենտի հաղթահարման փորձերը, կատարված շեզոք օրվա բույսերի՝ *Տրապեզոնդ ծխախոտի* և մախորկայի վրա, հանգեցնում են հետևյալ ենթադրության. կարգավորիչների բևեռական փոխադրման և տեղաբաշխման շնորհիվ բույսերի ցողունի տարբեր սեզմենտներում ստեղծվում են ֆիտոհորմոնների և ինհիբիտորների որոշակի հարաբերակցություններ, որոնք այլ միացությունների հետ կազմում են ծաղկման ֆիզիոլոգիական գրադիենտի կենսաքիմիական հիմքը:

Փորձերը թույլ են տալիս եզրակացնել, որ ֆիզիոլոգիական ակտիվ նյութերի և ցողունի օդակահատման ազդեցությունների շնորհիվ տեղի է ունենում տրոֆիկական և կարգավորիչ նյութերի բևեռական տեղաբաշխման խախտում, որի հետևանքով բույսերի առանձին մասերի միջև առաջանում են այլ կոուլյատիվ փոխհարաբերություններ, որոնք, վերջին հաշվով, կարող են ոչ միայն խախտել, այլև որոշ դեպքերում հաղթահարել ինչպես բևեռականությունը, այնպես էլ ծաղկման ֆիզիոլոգիական գրադիենտը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Чайлахян М. Х., Хажакян Х. К. ДАН СССР, 217, 4, 975—978, 1974.
2. Чайлахян М. Х., Хажакян Х. К. ДАН СССР, 217, 5, 1214—1217, 1974.
3. Чайлахян М. Х., Хажакян Х. К. ДАН СССР, 224, 6, 1445—1448, 1975.
4. Чайлахян М. Х., Хажакян Х. К. ДАН СССР, 225, 3, 729—732, 1975.
5. Хажакян Х. К., Чайлахян М. Х. ДАН СССР, 229, 2, 516—519, 1976.
6. Wilson, Brayton F. Canad. J. Bot. 46, 2, 141—146, 1968.
7. Hocking T. J., Hillman J. R., Wilkins M. B. Nature New. Biolog., 235, 56, 124—125, 1972.
8. Bellandi Deise Mauri, Dörffling Karl. Phytol. plant., 32, 4, 365—368, 1974.
9. Чайлахян М. Х., Хлопенкова Л. П. Физиол. раст., 19, 5, 1002—1010, 1972.
10. Чайлахян М. Х., Хлопенкова Л. П., Хажакян Х. К. ДАН СССР, 125, 2, 484—487, 1974.