

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

М. Х. ЧАЙЛАХЯН

**ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ГОРМОНА ЦВЕТЕНИЯ ПРИ КОЛЬЦЕВАНИИ И  
ТРАНСПЛАНТАЦИИ РАСТЕНИЙ**

(Представлено академиком А. А. Рихтером 17 II 1938)

В нашей книге «Гормональная теория развития растений»<sup>(1)</sup> приведены результаты исследований за 1932—1936 гг., показавшие, что половое созревание, цветение и плодоношение растений обуславливаются накоплением в них полового или цветообразующего гормона, для которого было предложено название — флориген. Все основные положения этой книги вкратце представлены в нашей последней статье в Докладах Академии Наук<sup>(2)</sup> и частично изложены в обзорной работе Гарнера<sup>(3)</sup>.

В той части работы, которая касалась передвижения гормона цветения из одного растения в другое при трансплантации, полученные нами факты получили подтверждение в работах Кюпера и Вирсума, Мошкова и Мельхерса.

Кюпер и Вирсум<sup>(4)</sup> работали с растением короткого дня *Glycine Max* L.; они прививали цветущие привои, выдержанные на коротком дне, к подвоям, культивируемым на длинном дне, в результате чего подвои начинали цвести; при обратных прививках привоев длинного (нормального) дня на цветущие подвои короткого дня зацветали привои под влиянием подвоев. Мошков<sup>(6,7)</sup> проводил опыты с прививками вершин цветущего сорта табака Самсун на обезглавленные нецветущие растения сорта Мариландский Мамонт и получил на подвоях образование бутонов. Мельхерс<sup>(10)</sup> вызвал цветение у двухлетних растений *Nyoscyamus niger*, прививая к ним цветущие привои этого же растения или *Nyoscyamus albus*. Подобный эффект вызывала также прививка цветущих привоев *Petunia* и *Nicotiana tabacum*. Излагая свои опыты с прививками и ссылаясь на результаты наших опытов, Мошков делает ряд критических замечаний по ним. Ответ на эту критику дан в нашей статье<sup>(5)</sup>, в которой также можно найти разъяснение по некоторым вопросам, поднятым Мельхерсом при обсуждении наших опытов с прививками.

Дальнейшее изучение гормональной природы процессов развития растений проводилось нами в 1937 г. При этом выяснялся характер передвижения гормона цветения — флоригена — при кольцевании и трансплантации растений. Опыты проводились с периллой (*Perilla nankinensis*). Результаты некоторых опытов приводятся ниже.

1. Передвижение гормона цветения при кольцевании растений. Для опытов взяты растения периллы в глиняных вазонах посева 17 III 1937 г.; с момента появления всходов до 25 IV растения ночью получали дополнительное к дневному свету электрическое освещение, с 25 IV находились на естественной длине дня. Вследствие этого растения все время оставались в фазе вегетативного роста и к началу июля имели высоту 70—80 см; 2—3 VII была произведена формовка и под-

готовка растений к опытам. Все растения декапитированы и разбиты на 2 группы: у растений I группы удалены верхние листья и оставлены нижние 6—8 листьев, удалены все побеги кроме двух самых верхних, расположенных друг против друга. У растений II группы, наоборот, удалены нижние листья и оставлены верхние 6—8 листьев, удалены все побеги кроме двух нижних побегов несколько выше уровня почвы.

Таким образом в I группе листья у растений расположены внизу, а побеги—«индикаторы»—вверху; у II группы листья расположены вверху и побеги—«индикаторы»—внизу. Такое положение сохранялось все время при помощи подрезки вновь появляющихся побегов один раз в пять дней. В I группе изучалось движение флоригена снизу вверх и во II группе сверху вниз.

В каждой из указанных групп взято 3 опытных варианта в двукратной повторности: 1) листья растения на коротком 10-часовом дне и побеги на полном (длинном) дне; 2) то же, что и 1), но между листьями и побегами сделана односторонняя вырезка стебля немногим больше половины диаметра стебля шириной в 4—5 мм, вырезка сделана по той стороне стебля, где помещался один из побегов (правый по отношению к номеру на вазоне); 3) то же, что и 1), но между листьями и побегами сделана кольцевая вырезка коры в 4—5 мм шириной. Кольцевание производилось так: с четырехгранного стебля периллы удалялась кора и верхний слой древесины слегка соскабливался, чтобы совершенно не осталось элементов коры. Контролем служили растения, находившиеся целиком на полном (длинном) дне.

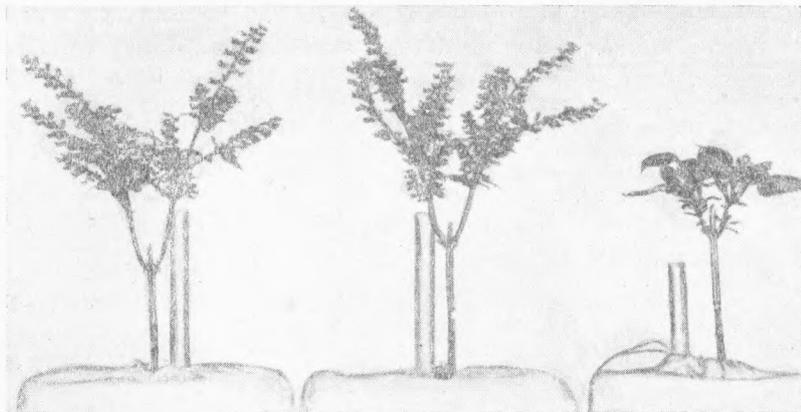
До 27 VIII растения находились на полном дне, а с 27 VIII до конца опытов, 27 IX, получали дополнительное электрическое освещение, включавшееся с наступлением сумерек и выключавшееся в 12 час. ночи. При помещении листьев в условия короткого 10-часового дня они с 6 час. вечера до 8 час. утра покрывались матерчатыми футлярами из двойной плотной материи, белой снаружи и черной изнутри. Основным замысел опытов состоял в том, чтобы под влиянием короткого дня вызвать в листьях образование гормона цветения и проследить его передвижение к побегам—«индикаторам»—в неповрежденном стебле (1), имеющем одностороннюю вырезку (2) и кольцеванном (3).

Операции над растениями были произведены 4 VII, с того же дня начато покрывание растений футлярами. Благодаря удалению верхушки и большей части побегов два оставшихся на растениях побега быстро пошли в рост; на побегах появились новые крупные листья. Для того чтобы реакция побегов выявилась более четко, все вновь появляющиеся крупные листья на побегах удалялись. До 31 VII различий в поведении побегов у опытных и контрольных растений не было, но 31 VII в I группе на побегах растений с листьями на коротком дне (1) появились бутоны и 12—13 VIII началось цветение. Во II группе бутонизация побегов у растений с листьями на коротком дне (1) началась 3 VIII и цветение 15—18 VIII. Побеги контрольных растений до конца опытов не образовали ни бутонов, ни цветов. Данные о развитии побегов у контрольных и опытных растений приводятся в таблице. Состояние побегов к концу опытов показано на фиг. 1 и 2.

На фиг. 1 у всех растений листья находились на коротком дне. Слева у растения стебель цельный—оба побега цветут, в середине стебель с односторонней вырезкой—оба побега также цветут, справа кольцеванный стебель—побеги вегетируют. На фиг. 2 такая же картина в случае, когда побеги расположены ниже листьев. Контрольные растения, не представленные на фотоснимках, в обоих случаях имеют вегетирующие побеги.

Как видно из этих фигур и данных, приведенных в таблице, кольцевание стебля задерживает передвижение флоригена по стеблю как снизу

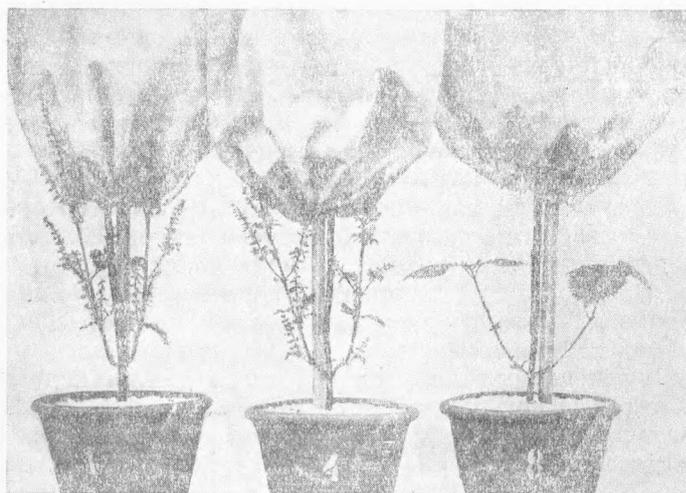
вверх, так и сверху вниз,—побеги не цветут. Если же сделана глубокая односторонняя вырезка большей половины стебля, то цветут оба побега; в этом случае побег, со стороны которого сделана вырезка, цветет за счет гормона, поступающего по коре противоположной стороны и следова-



Фиг. 1.—Развитие верхних побегов в связи с кольцеванием и односторонней вырезкой стебля (фото 1 IX 1937 г.).

тельно движущегося не только в продольном, но и в поперечном направлении. В опытах 1936 г. с хризантемой (*Chrysanthemum indicum*) нами было установлено, что движение флоригена в стебле в базипетальном направлении происходит по коре (1).

Настоящие опыты показывают, что движение гормона цветения по стеблю и вверх и вниз осуществляется по коре; что движение его по коре



Фиг. 2.—Развитие нижних побегов в связи с кольцеванием и односторонней вырезкой стебля (фото 23 VIII 1937 г.).

идет не только в вертикальном направлении по ходу основных проводящих путей, но и в поперечном направлении.

II. Передвижение гормона цветения при трансплантации растений. В опыты с прививками были взяты

Развитие побегов периллы в связи с кольцеванием и вырезкой стебля

№ вариантов	Опыт	Начало опыта	Бутонизация		Цветение	
			Левый побег	Правый побег	Левый побег	Правый побег
I группа. Листья внизу на 10-часовом дне, побеги сверху на полном дне						
К	Контроль целиком на полном дне . . . . .	4 VII	—	—	—	—
1	Стебель неповрежденный . . . . .	4 VII	31 VII	31 VII	13 VIII	12 VIII
2	Односторонняя вырезка стебля под правым побегом . . . . .	4 VII	31 VII	31 VII	12 VIII	13 VIII
3	Кольцевание . . . . .	4 VII	—	—	—	—
II группа. Листья сверху на 10-часовом дне, побеги внизу на полном дне						
К	Контроль целиком на полном дне . . . . .	4 VII	—	—	—	—
1	Стебель неповрежденный . . . . .	4 VII	3 VIII	3 VIII	15 VIII	18 VIII
2	Односторонняя вырезка стебля над правым побегом . . . . .	4 VII	8 VIII	8 VIII	16 VIII	19 VIII
3	Кольцевание . . . . .	4 VII	—	—	—	—

растения периллы в глиняных вазонах посева 2 III 1937 г. До 19 V растения находились в теплице, причем в период времени с 2 III до 25 IV дополнительно к дневному свету получали ночное электрическое освещение. 19 V растения были вынесены в вегетационный домик и разбиты на 2 группы: растения одной группы оставлены на полном естественном дне, растения другой группы—на коротком 10-часовом дне, для чего они на вагонетках закатывались в 6 час. вечера в темный фотопериодический домик и в 8 час. утра выкатывались на дневной свет. В таких различных условиях света растения находились до 15 VI; растения короткого дня начали бутонизировать 12 VI и зацвели 20 VI; растения длинного (естественного) дня оставались в вегетативном состоянии. 15 VI были произведены прививки верхушек и отрезков вегетирующих растений на зацветающие растения, а также обратные прививки, в которых подвоем служили вегетирующие растения, а привоем—части зацветающих растений. Прививки производились клином в расщеп. После прививок все опытные и контрольные растения были оставлены в условиях длинного дня, к которому с 27 VIII добавлялся ночной электрический свет.

В листьях растений короткого дня за период времени с 19 V по 15 VI аккумулировался гормон цветения—флориген,—часть которого пошла на образование бутонов и позднее появившихся цветов. В листьях растений полного дня флоригена не было, и точки роста развивались вегетативно. Таким образом в I группе прививок подвой короткого дня служили источником накопленного флоригена, а привои полного дня являлись индикаторами на действие флоригена; во II группе обратных прививок источником флоригена были привои короткого дня, а индикаторами—подвой полного дня. Основной задачей опытов было выяснение значения листьев и побегов при прививках частей цветущего и нецветущего растений.

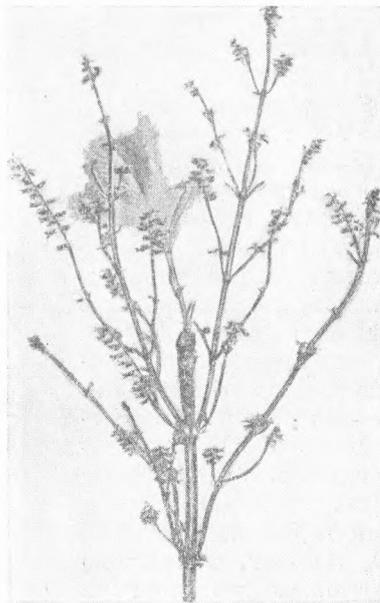
Как и следовало ожидать на основании опытов, проведенных нами в 1936 г. (3, 4), влияние цветущего компонента прививки резко сказалось на развитии вегетативного компонента. Уже 31 VII верхушки длинного дня, привитые на цветущие подвой, начали бутонизировать, 11 IX зацвели и к концу сентября дали зрелые семена. В контрольных прививках верхушек длинного дня на вегетирующие подвой длинного дня образования бутонов и цветов не было до конца опытов. Подобные результаты были получены и в обратных прививках, где под влиянием цветущих верхушек подвой длинного (полного) дня начали бутони-

ризовать 31 VII, зацвели 11 IX и к концу сентября дали зрелые семена. Контрольные прививки до конца опытов не показали образования бутонов и цветов. Однако не во всех случаях наступала четкая и быстрая реакция и, как показали результаты опытов, решающее значение при этом имело наличие листьев и побегов у прививаемых компонентов. При этом закономерности здесь оказались вполне одинаковыми как для прямых, так и для обратных прививок.

Передвижение основной массы флоригена через место прививки происходит в том случае, если на цветущем компоненте оставляются листья и на вегетирующем побеге с точками роста. Если на цветущем компоненте оставляются свои побеги, то в вегетирующий компонент переходит небольшое количество флоригена, так как основная масса его используется побегами цветущего компонента. Если на цветущем компоненте побеги удаляются, но на вегетирующем компоненте оставляются листья, то большая часть флоригена переходит в вегетирующий, но концентрация его значительно снижается в связи с наличием большого количества пластических строительных веществ, вырабатываемых листьями вегетирующего компонента, и эффект действия флоригена падает. В том случае, когда на обоих компонентах оставляются и побеги и листья, они в значительной мере ведут себя как самостоятельные организмы: цветущий компонент цветет и плодоносит, вегетирующий в большинстве случаев вегетирует.

Кроме прививок и сращивания целых частей растений были поставлены опыты с трансплантацией одних только листьев цветущих растений к вегетирующим растениям длинного дня. Предварительные опыты, проведенные нами в 1936 г., показали, что наилучшее приживание листьев происходит в том случае, когда к стеблю прививаются листья на черенке. Опыты 1937 г. ставились так: у вегетирующего растения длинного дня удалялись верхушка и все крупные листья, и в расщеп вставлялся черенок с двумя супротивными «цветочноспелыми» листьями, взятыми с цветущего растения. Почки, сидящие в пазухах этих листьев, удалялись до прививки. Всего таких прививок было сделано 8 в один день 15 VI. В качестве контроля были взяты вегетирующие растения длинного дня, к которым заблаговременно 20 V были привиты листья с вегетирующих же растений. Контрольных прививок было сделано 4.

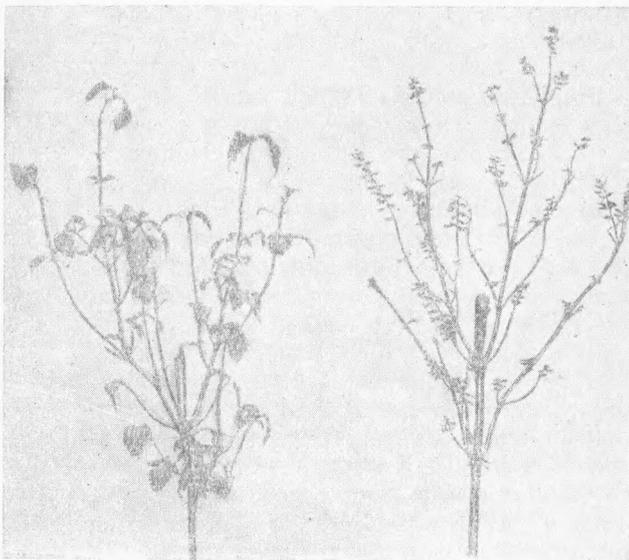
У контрольных растений привитые листья хорошо прижились, побеги на растениях пошли в рост и до самого конца опытов бутонов или цветов не образовали. У опытных растений привитые листья также прижились хорошо, и побеги пошли в рост, но вскоре под влиянием «цветочноспелых» листьев вегетативный рост побегов кончился, и они начали бутонизировать и цвести. Бутонизация побегов началась на всех растениях 27 VII—4 VIII, и цветение у некоторых растений началось 19 VIII, а у других 1 IX и 11 IX. О состоянии опытных растений на 25 IX можно судить по фиг. 3, где представлено одно растение длинного дня с побегами,



Фиг. 3.—Цветение и плодоношение растения под влиянием привитых «цветочноспелых» листьев (фото 25 IX 1937 г.).

цветущими под влиянием привитых к нему «цветочноспелых» листьев, срезанных вместе с черенком с цветущего растения. На растении оставлен один привитой лист и другой срезан. С течением времени привитые листья подвяли, подсохли и опали. В контрольных прививках подвядание и подсыхание листьев началось с 20 VIII, т. е. через 92 дня (20 V—20 VIII) после того, как они были привиты к растениям. Бутонизация у опытных растений началась 25 VII, т. е. через 40 дней (15 VI—25 VII), после того как к ним были привиты «цветочноспелые» листья. Привитые листья у контрольных растений опали раньше (начало сентября), чем у опытных (конец сентября), но общее количество времени, в течение которого они оставались на растении, и для тех и для других было одинаковое.

На фиг. 4 показано состояние растений на 19 X. Слева контрольное растение с вегетативными побегами, справа—опытное растение с зрелыми плодами. У обоих



Фиг. 4. — Плодоношение растения под влиянием привитых «цветочноспелых» листьев справа, слева—контрольная прививка. Привитые листья в обоих случаях уже опали (фото 19 X 1937 г.).

растений привитые листья уже опали. Такой резкий метаморфоз растения—превращение его из вегетирующего растения в плодущее—произошел за счет того количества гормона цветения, которое успело накопиться в паре листьев в течение 27 дней (19 V—15 VI) под влиянием короткого дня до того, как эти листья были срезаны и привиты к вегетирующему растению. Таким образом при благоприятных условиях света достаточно пары «цветочноспелых» листьев, чтобы вызвать метаморфоз целого растения—его цветение и плодоношение.

Кольцевание и трансплантация растений являются основными приемами в практике садоводства. При помощи кольцевания и прививок достигается ускорение цветения и плодоношения многолетних плодовых растений. Можно думать, что изложенные здесь закономерности процессов, происходящих при кольцевании и трансплантации растений, найдут приложение и в физиологии многолетних растений.

Институт физиологии растений  
им. К. А. Тимирязева.

Поступило  
19 II 1938.

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> М. Х. Чайлахян, Гормональная теория развития растений (1937).  
<sup>2</sup> М. Х. Чайлахян, ДАН, XVI, № 4, 235—238 (1937). <sup>3</sup> М. Х. Чайлахян, ДАН, XIV, № 2, 77—81 (1936). <sup>4</sup> М. Х. Чайлахян и Л. М. Ярковая, ДАН, XV, № 4, 215—218 (1937). <sup>5</sup> М. Х. Чайлахян, ИМЕН, Серия биологическая, № 3, 1093—1112 (1937). <sup>6</sup> Б. С. Мошков, Соц. растениеводство, № 21, 145—156 (1937). <sup>7</sup> Б. С. Мошков, ДАН, XV, № 4, 211—214 (1937). <sup>8</sup> W. W. Garner, Bot. Rev., 3, 259—275 (1937). <sup>9</sup> J. Kuijper a. L. K. Wiersum, Proc. Kon. Acad. van Wet. Amsterdam, 39, 1 (1936). <sup>10</sup> G. Melethers, Biol. Ztb., 57, H. 11/12, 568 (1937).