

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

М. Х. ЧАЙЛАХЯН и Л. П. ЖДАНОВА

РОЛЬ ГОРМОНОВ РОСТА В ФОРМООБРАЗОВАТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССАХ

II. ЯРОВИЗАЦИЯ И ОБРАЗОВАНИЕ РОСТОВЫХ ГОРМОНОВ

(Представлено академиком А. А. Рихтером 3 III 1938)

В нашей предыдущей работе (7) было показано, что изменения в содержании ростовых гормонов в зеленых взрослых растениях не играют существенной роли при фотопериодической реакции растений и что ускорение развития растений при этом идет независимо от изменения концентрации ростовых гормонов в меристематических тканях верхушки стебля. Световой режим непосредственно влияет на содержание ростовых гормонов в растениях: их количество увеличивается вместе с увеличением длины дня.

Влияние температуры также резко ускоряет развитие растений; особенно рельефно это выявляется у озимых растений, которые при высеве их весной колосятся летом только в том случае, если в течение определенного периода времени подвергаются действию пониженных температур. Лысенко (1) показал, что яровизация озимых растений при помощи пониженных температур успешно проходит в тронувшихся в рост семенах, и следовательно те процессы, которые предопределяют переход озимых растений к репродуктивному развитию, проходят в семенах в процессе их яровизации.

Изучая изменения в концентрации ростовых гормонов в яровизирующихся и неяровизирующихся семенах, можно было бы установить, насколько закономерны эти изменения и как связаны они с процессом яровизации растений, приводящим к колошению и цветению озимых растений.

В последнее время Холодный (5, 6) высказал предположение, что в процессе яровизации семян в клетках зародыша идет накопление гормонов роста—ауксинов; происходит это в силу того, что яровизируемый зародыш почти не растет и гормона потребляет очень мало. Увеличение же концентрации ауксинов приводит к ускорению всего дальнейшего развития растения. Эта идея Холодного нашла отражение в работе Серейского и Слудской (3), которые поставили опыт по определению ростовых гормонов в семенах озимой и яровой пшеницы, яровизированных различное число дней, и нашли, что по мере выдерживания семян при температуре 0—4° количество ростового гормона в семенах увеличивается. Авторы указывают на связь этих изменений с той «морфологической реакцией» всходов, которую они наблюдали раньше: у яровизированных проростков

темпы роста первых листьев и их дифференциация происходят значительно быстрее, чем у неярвизированных (2).

В 1935 г. нами были поставлены опыты с озимыми пшеницами Кооператорка и *Lutescens* 0329, высеванными в один день неярвизированными семенами и ярвизированными различным числом дней: 10, 20, 30, 40, 50 и 60 дней. По своему габитусу ярвизированные растеньица отличались от неярвизированных тем, что их первый лист был значительно короче и кроме того отогнут вниз, повидимому в результате эпинастии. Чем дольше семена получали охлаждение в стадии наклюнувшегося в рост зародыша, тем больше укорачивался первый листок у появляющихся из этих семян растеньиц. Так, у Кооператорки контрольные растения имели листок длиной в 92 мм, у ярвизированных 10 дней—68 мм, 20 дней—67 мм, 30 дней—49 мм, 40 дней—46 мм, 50 дней—39 мм; соответственные цифры для пшеницы *Lutescens* 0329 были у контроля—98 мм и у ярвизированных проростков—74, 64, 38, 38 и 38 мм.

Различие в длине первого листка было настолько определено, что, не зная сроков ярвизации, можно было легко по этому признаку расставить вазоны с растеньицами соответственно степени ярвизации.

Последующие определения показали, что ярвизация влияет не только на рост листьев, но и на длину coleoptилей. Семена озимых пшениц Кооператорка и *Lutescens* 0329 ярвизировались по обычной методике при +2—3° в течение 45—60 дней и высевались вместе с контрольными неярвизированными, но наклюнувшимися семенами во влажные опилки или на стеклянные палочки в чашках Бухингера и выдерживались в темноте. Затем через 5—10 дней производились измерения длины coleoptилей. Результаты этих измерений, проведенных в январе—марте 1936 г., приводятся в табл. 1, где представлены средние арифметические из 20—50 промеров.

Таблица 1

Длина coleoptилей из ярвизированных и неярвизированных семян озимых пшениц (в мм)

| № по пор. | Растение | Дата промеров | | | | | | | | |
|-----------|-----------------------|---------------|------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | | 28 I | 5 II | 9 II | 22 II | 22 II | 25 II | 25 II | 5 III | 7 III |
| 1 | Кооператорка | | | | | | | | | |
| | Контрольные | 55 | 32 | — | — | 45 | — | — | 49 | 69 |
| | Ярвизированные . . . | 33 | 26 | — | — | 33 | — | — | 40 | 57 |
| 2 | <i>Lutescens</i> 0329 | | | | | | | | | |
| | Контрольные | — | — | 29 | 60 | 50 | 58 | 56 | 52 | 62 |
| | Ярвизированные . . . | — | — | 25 | 47 | 36 | 47 | 36 | 46 | 56 |

Эти определения показывают, что длина coleoptилей, как и длина первых листьев у ярвизированных проростков, значительно меньше, чем у неярвизированных. Однако на основе проведенных наблюдений нельзя судить о том, насколько изменения в росте coleoptилей и листьев связаны с теми внутренними качественными изменениями, в результате которых озимые растения получают способность колоситься и плодоносить. Не происходят ли отмеченные изменения в росте всходов под влиянием условий ярвизации, т. е. пониженной температуры и ограниченной влажности, непосредственно и независимо от тех изменений, которые происходят в зародышах и приводят к ускорению развития растений?

Чтобы решить этот вопрос, нужно было провести сравнительные определения для озимых и яровых растений, что и было сделано в 1937 г. В качестве опытных объектов были взяты полуозимый овес *Avena byzantina* и яровой овес (№ 776 Шатиловской опытной станции), озимая пшеница Кооператорка и яровая пшеница *Erythrospermum* 0341. Семена как озимые, так и яровые яровизировались при температуре 3—5° в течение 60 дней в случае пшеницы и 40 дней—овса; у овса отдельные порции семян замачивались через каждые 5 дней, у пшеницы через каждые 10 дней. Затем все семена были высеяны одновременно в почву в глиняные вазоны, и у проростков были измерены первые листья. У полуозимого овса длина листа от контроля к яровизированным (в течение 40 дней) уменьшалась с 10 до 5 см, у ярового овса с 11 до 3 см. У озимой пшеницы длина листа от контроля к яровизированным (в течение 60 дней) уменьшалась с 7 до 2 см, у яровой с 12 до 6 см.

Наблюдения за дальнейшим развитием этих растений показали, что у полуозимого овса яровизация ускорила колошение на 24 дня, тогда как у взятой яровой формы овса растения, яровизированные по методу озимых, выколосились одновременно с неяровизированными. У озимой пшеницы Кооператорка выколосились лишь те растения, которые яровизировались не менее, чем 40 дней; контроль и другие варианты не выколосились. У яровой пшеницы колошение наступило одновременно и у контроля и у растений, яровизированных при температуре 3—5°.

Таким образом характерное уменьшение длины первого листка у яровизированных растений, свойственное в одинаковой мере и яровым и озимым формам, не связано с самим процессом яровизации, т. е. с теми качественными изменениями, которые приводят к ускорению развития.

Подобную картину показали и определения длины coleoptилей, результаты которых приводятся в табл. 2. Семена были посеяны 25 XI 1937 г. и промеры произведены 2 XII 1937 г.

Таблица 2

Длина coleoptилей яровой и озимой пшениц в связи с яровизацией (в мм)

| Растение | Число дней яровизации | | | | | | |
|--|-----------------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| | 0 | 10 | 20 | 30 | 40 | 50 | 60 |
| Озимая пшеница <i>Lutescens</i> 0329 | 49±1.19 | 40±1.65 | 25±1.51 | 35±0.82 | 18±1.70 | 18±1.68 | 18±1.42 |
| Яровая пшеница <i>Erythrospermum</i> 0341 | 59±1.22 | 53±1.78 | 48±1.12 | — | 52±1.66 | 44±1.79 | 36±1.26 |

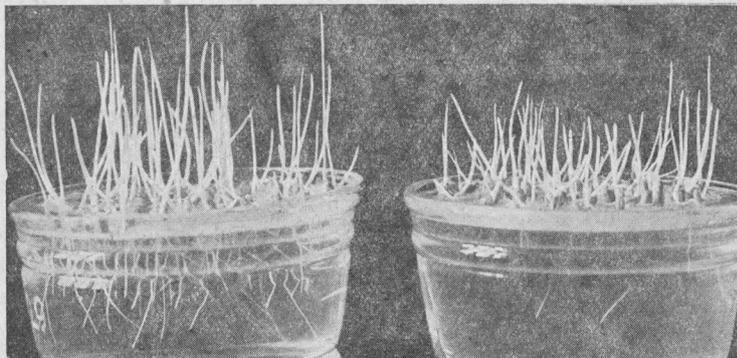
И у яровой и у озимой пшеницы длина coleoptилей уменьшается вместе с увеличением сроков яровизации.

На фиг. 1 и 2 представлены coleoptили из яровизированных и неяровизированных семян озимой и яровой пшеницы.

Такие явления, как сокращение длины первых листьев, их эпинастия в силу неравномерного роста верхней и нижней стороны листа и торможение роста coleoptилей, представляющие собой нарушения в нормальном

росте растений, указывают на то, что такие же нарушения можно было ожидать в образовании гормонов роста при яровизации семян.

Поэтому нами были предприняты специальные опыты по определению количества ростовых гормонов в семенах озимых и яровых растений. Взяты вновь полужимый овес *Avena byzantina* и яровой овес, озимая пшеница



Фиг. 1.—Колеоптили озимой пшеницы *Lutescens* 0329: слева из неяровизированных семян, справа из семян, яровизированных в течение 60 дней (фото 20 XI 1937 г.).

Кооператорка и яровая пшеница *Erythrospermum* 0341. Семена и яровых и озимых форм яровизировались при температуре 3—5°.

Для определения ростовых гормонов семена (30 штук) расщеплялись на две половинки и погружались в раствор 96% этилового спирта в воде (5 см³ спирта и 5 см³ воды), как это делал Холодный (4) при определении ауксинов в зерновках овса. Разрез делил пополам не только зерновку, но и зародыш.

Экстрагирование ростового гормона из разрезанных половинок продолжалось в течение суток, после чего растворы сливались в небольшие



Фиг. 2.—Колеоптили яровой пшеницы *Erythrospermum* 0341: слева из неяровизированных семян, справа из семян, яровизированных в течение 60 дней (фото 20 XI 1937 г.).

фарфоровые чашки и выпаривались на водяной бане до 1 см³; затем добавлялся 1 см³ 12% раствора желатины. На декаптитированный coleoptиль овса с одной стороны наносилась капля такого раствора желатины, и по

отрицательному изгибу колеоптиля устанавливалось количество ростового гормона, экстрагированного из семян в спирт и воду. Декапитированные колеоптили с каплей желатины на них помещались во влажную атмосферу на 3 часа при тех же условиях, как это было описано в предыдущей статье (7).

Результаты части определений приводятся в табл. 3, где цифры обозначают средние из 6 промеров изгибов колеоптилей в градусах.

Таблица 3
Влияние яровизации на содержание ростового гормона в семенах овса и пшеницы

| Растение | Дата опыта | Количество дней яровизации | | | | | | | |
|---|------------|----------------------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| | | 0 | 5 | 10 | 15 | 20 | 25 | 30 | 35 |
| Полуозимый овес <i>Avena byzantina</i> . . . | 2 IV | 25±0.13 | 10±0.74 | 16±3.13 | 15±1.42 | 11±0.74 | 19±1.81 | 14±1.27 | 15±1.45 |
| Яровой овес . . . | 25 IV | 25±1.84 | 20±2.68 | 19±0.81 | 20±1.58 | 19±1.41 | 19±1.88 | 13±2.04 | 12±1.07 |
| | | 0 | 10 | 20 | 30 | 40 | 50 | 60 | |
| Озимая пшеница Кооператорка . . . | 5 VI | 19±1.24 | 14±0.68 | 11±1.60 | 8±1.04 | 10±1.22 | 9±1.20 | 7±0.95 | |
| Яровая пшеница <i>Erythrospermum</i> 0341 . . . | 19 VI | 14±1.60 | 13±2.58 | 13±2.23 | 11±1.24 | — | 9±1.06 | 9±1.22 | |

Определение ростовых гормонов проводилось и в зародышах, отделенных от эндосперма. Значительной разницы между яровизированными и неяровизированными зародышами не было. Так, по опыту с *Lutescens* 0329 от 22 VI 1937 г. у неяровизированных зародышей ростовых гормонов было в градусах изгиба колеоптилей—15±1.55, у яровизированных в течение 50 дней—12±1.49. В опыте с яровой пшеницей *Erythrospermum* 0341 от 1 VIII 1937 г. у неяровизированных зародышей ростовых гормонов было в градусах изгиба колеоптилей—9±1.08, у яровизированных в течение 40 дней—7±1.07.

Эти данные, как и данные табл. 3, показывают, что, как правило, полностью яровизированные семена содержат ауксинов меньше, чем неяровизированные. Чем больше семена находятся в условиях яровизации, тем меньше в них содержание ростовых гормонов. Характер этих изменений в процессе яровизации одинаков и у озимых и у яровых форм, тогда как действие яровизации на последующее развитие растений различно: у озимых значительное ускорение развития, у взятых в опыт форм яровых ускорения нет. Таким образом при яровизации семян изменения в содержании ростовых гормонов вызываются непосредственно условиями яровизации—пониженная температура и огра-

ниченна влажност — и не определяют самого процесса яровизации, вызывающего образование бутонов и цветов.

Уменьшение количества ростовых гормонов в семенах повидимому и является причиной тех ростовых изменений, которые выявляют всходы из яровизированных семян — ограничение роста coleoptилей, укорочение пластинки первых листьев и их эпинастия.

Следовательно формообразовательное значение ростовых гормонов в явлении яровизации ограничивается процессами роста растений.

Институт физиологии растений
имени К. А. Тимирязева.
Академия Наук СССР.

Поступило
4 III 1938.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Т. Д. Лысенко, Теоретические основы яровизации, 1—151 (1935).
² А. Серейский и М. Слудская, Семеноводство, № 5, 27—30 (1934).
³ А. Серейский и М. Слудская, ДАН, № 1—2, 55—58 (1937). ⁴ Н. Г. Холодный, Природа, № 4, 25—33 (1935). ⁵ Н. Г. Холодный, ДАН, III, № 9, 439—442 (1936). ⁶ Н. Г. Холодный, Природа, № 2, 36—47 (1937). ⁷ М. Х. Чайлахян и Л. П. Жданова, ДАН, XIX, № 1—2 (1938).