

М.К. МАНАНКОВ, О.П. МАНАНКОВА

Крымский государственный  
инженерно-педагогический университет  
ул. Севастопольская, 21, Симферополь, Крым, 95015

## **РОЛЬ СВЕТА И ГИББЕРЕЛЛИНА В МОРФОГЕНЕЗЕ СОЦВЕТИЙ И УСИКОВ ВИНОГРАДА**

*Ключевые слова: виноградный усик, соцветие, гиббереллин, морфогенез, свет*

Сотни и даже тысячи лет человек применяет различные приёмы для управления ростом и развитием растений. Проблема управления процессами роста и генеративного развития является чрезвычайно важной, вытекающей из требований самой практики.

«Несмотря на то, что виноград — одно из древнейших и наиболее известных растений, биология его плодоношения пока ещё очень мало изучена. — указывает А.М. Негруль. — Между тем подобного рода исследования могли бы подвести глубокую теоретическую основу под агрономические приёмы, связанные с регулированием роста и плодоношения» [8].

Вопрос о происхождении усиков винограда представляет теоретический и практический интерес, так как связан с вегетативным ростом и генеративным развитием виноградной лозы.

В настоящей работе на основании многочисленных исследований мы с несколько иных позиций пытаемся объяснить роль света и фитогормонов в превращении соцветия в усик, что может прояснить теорию происхождения усиков [2, 5, 9, 11, 13].

До настоящего времени существует точка зрения о том, что усики у винограда появились в связи с его переходом в лесное сообщество с ограниченным количеством света. При этом делаются ссылки на работу Ч. Дарвина [1]. Однако здесь уместно отметить, что при детальном анализе этой работы в ней нет даже упоминания о том, что именно недостаток света является причиной «превращения соцветия в усик».

Открытие гиббереллинов, как указывал академик М.Х. Чайлахян, заставило заново пересмотреть имеющиеся теории роста и развития растений, генетической и физиологической карликовости, ростовых корреляций, общего морфогенеза растений, а также действие света на растения [10].

И.М. Филиппенко [9] показал, что гиббереллин ускоряет появление и рост усиков винограда. На значительное удлинение усиков под влиянием препарата указывают Уивер, Мак Кун [13], Брана и Вергне [11], М.К. Мананков [5]. Гиббереллин не только влияет на ритмы роста усиков, но и на их анатомо-морфологическое строение [2, 12].

© М.К. МАНАНКОВ, О.П. МАНАНКОВА, 2004

В результате наших многолетних исследований [4, 6] установлена прямая зависимость между ростом побегов и усиков на них и содержанием фитогормонов — факторы, усиливающие рост, увеличивают и содержание гиббереллинов.

В большинстве случаев энергично растущие молодые органы, как правило, содержат больше стимуляторов роста [5, 12].

### Материал и методика исследований

Опыты проводили на семенном сорте Рислинг.

Контролем служили растения, которые не подвергались затенению. В опытных вариантах освещённость искусственно уменьшали путем затенения до 50, 75 и 90 % от контроля, а также в эксперимент был включен вариант с полным затенением. Затенение проводилось при распускании почек. За 100 % освещённости принимался полный световой поток, а затем с помощью экранов (чёрная бумага, а также марля, сложенная в несколько слоёв) поток света ограничивали до соответствующих пределов. Интенсивность света определяли с помощью люксметра. Опыты ставили в полевых условиях с 10-кратной повторностью. На экспериментальном участке проводили те же агротехнические мероприятия, что и на промышленных насаждениях.

В основу определения эндогенных гиббереллинов была положена методика, разработанная лабораторией роста и развития Института физиологии растений АН СССР [3].

При изучении роли экзогенного гиббереллина в морфогенезе соцветий и усиков винограда сорта Рислинг использовали препарат в концентрации 50 мг/л; молодые побеги обрабатывали опрыскиванием водным раствором препарата. В исследованиях применялся гиббереллин производства Курганского завода медпрепаратов, основным компонентом которого является гибберелловая кислота (от 80 до 86 % действующего вещества).

При изучении роли света и гиббереллинов в морфогенезе усиков винограда особое внимание было уделено развитию соцветий и превращению их в усики на ранних этапах онтогенеза. Морфофизиологические изменения под влиянием света и гиббереллина снимали на пленку фотоаппаратом «Киев-16».

### Результаты исследований и их обсуждение

Как указывает А.М. Негруль: «Виды семейства *Vitaceae* Lindley произрастают, главным образом, во влажных лесах, долинах и на склонах гор. Это — лазящие лианы или реже прямостоячие кустарники и низкие деревья, обычно с опадающей листвой и с удлиненными междуузлиями. У светлюбивого предка виноградной лозы рост побегов заканчивался по всей вероятности соцветием. Завершение побега соцветием ограничивало для растения возможность развивать длинные побеги, и предок виноградного растения с конечными соцветиями на побеге был вернее всего кустарником, но не лианой» [7].

При переходе виноградного растения в долины с богатыми влажными почвами, а также во влажные леса, как считал А.М. Негруль, оно преобразовалось в лиану, обладающую буйным и мощным ростом побегов и усиков на них.

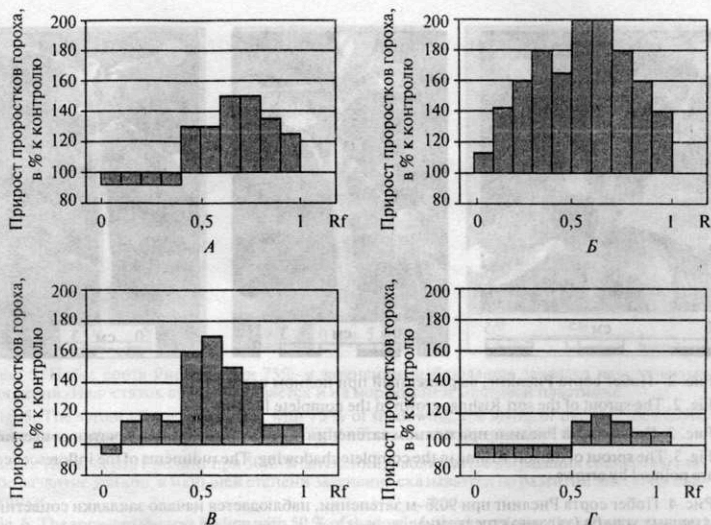


Рис. 1. Уровень эндогенных гиббереллиноподобных веществ в усиках и соцветиях винограда в зависимости от фазы развития. Условные обозначения: А — усики в фазе интенсивного роста и начала спирализации; Б — усики в фазе интенсивной спирализации; В — соцветия в фазе интенсивного роста; Г — соцветия в фазе цветения

Fig. 1. The level of endogenous gibberellinlike substances in tendrils and inflorescences of the vine depending on a stage of development. Symbols indicate: А — tendrils in a stage of the intensive growth and beginning of spiralization; Б — tendrils in a stage of the intensive spiralization; В — inflorescences in a stage of the intensive growth; Г — inflorescences in a stage of blooming

Одним из первых этапов превращения виноградного растения в лиану было видоизменение соцветия в усик. Это давало формирующейся лиане необходимый орган для лазания и поддержания растения в подвешенном состоянии на деревьях. Можно предположить, что усик на соцветии возник в результате превращения морфологически нижней оси второго порядка для лучшего поддержания грозди. С этим явлением мы встречаемся и в настоящее время, особенно часто это наблюдается на лозах, отличающихся сильным ростом и высоким уровнем эндогенных гиббереллинов.

Данные об уровне эндогенных гиббереллинов в соцветиях и усиках приведены на рис. 1, из которого видно, что на ранних этапах морфогенеза соцветий и усиков уровень эндогенных гиббереллинов достаточно высок — как в соцветиях, так и в усиках. В дальнейшем при дифференциации органов побега количество эндогенных гиббереллинов в усиках резко увеличивается, а в хорошо развитых соцветиях их уровень резко снижается. Как показали наши исследования, побеги, отличающиеся сильным ростом, имеют высокий уровень эндогенных гиббереллинов, что влияет на морфогенез соцветий, которые легко

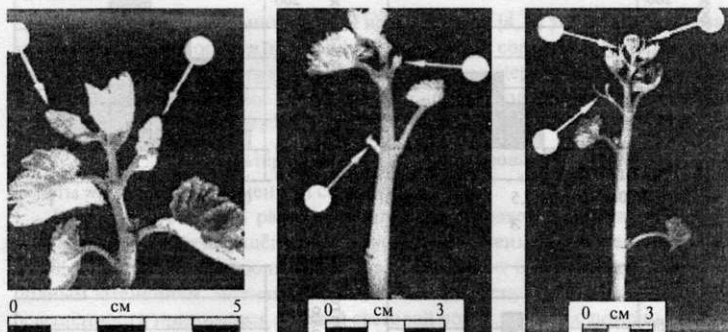


Рис. 2. Побег сорта Рислинг, выращенный при полном освещении

Fig. 2. The sprout of the sort Risling, grown in the complete lighting

Рис. 3. Побег сорта Рислинг при полном затенении. Стрелками указаны зачатки соцветий

Fig. 3. The sprout of the sort Risling in the complete shadowing. The rudiments of the inflorescence are pointed by arrows

Рис. 4. Побег сорта Рислинг при 90%-м затенении, наблюдается начало закладки соцветий и первых усиков (указано стрелками)

Fig. 4. The sprout of the sort Risling with 90 % of shadowing, the beginning of the laying of the inflorescence and first tendrils are to be observed (pointed by arrows)

превращаются в недоразвитые соцветия, а в конечном итоге — и в усики. Это дало нам основание считать определяющим фактором превращения соцветия в усики высокий уровень эндогенных гиббереллинов в виноградном растении.

При изучении роли света в процессе превращения соцветия в усик мы установили, что недостаток света ингибирует как образование соцветий, так и усиков на побеге. На рис. 2 показан контрольный побег, выращенный при полном освещении.

Наиболее контрастно проявляется роль света при различной степени затенения побегов. На рис. 3 показан побег, выращенный при полном затенении. Недостаток освещения вызывает сильное развитие стебля по сравнению с другими органами побега; при этом резко тормозится морфогенез и развитие листьев, ингибируется развитие соцветий и усиков. Растение как бы «возвращается» на ранние этапы филогенеза. На рис. 4 — побег, выращенный при 90%-м затенении. При этом несколько уменьшается диаметр побега, отмечено начало развития листьев, в морфогенезе которых наблюдаются большие отклонения от контрольных (полное освещение), а именно: черешок листа утолщается, листовая пластинка остаётся недоразвитой. Наблюдается закладка соцветий и первых усиков (показано стрелкой), но все они недоразвиты (рис. 4).

В условиях 75%-го затенения (рис. 5) происходит более активный рост листовой пластинки, однако черешок листа имеет больший диаметр по сравнению с контролем. В этом варианте уже появляются соцветия, но они оста-

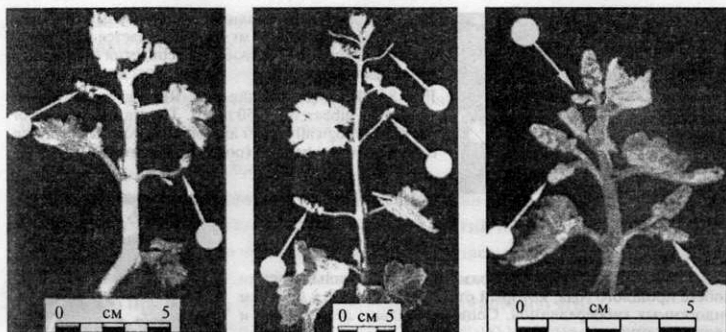


Рис. 5. Побег сорта Рислинг при 75%-м затенении, наблюдается закладка недоразвитых соцветий. Недостаток света сказывается и на морфогенезе листовой пластинки

Fig. 5. The sprout of the sort Risling with 75 % of shadowing, the laying of the underdeveloped inflorescence is to be observed. The lack of light affects the morphogenesis of the leaves

Рис. 6. Побег сорта Рислинг при 50%-м затенении, наблюдается деградация соцветия и слабое развитие усиков, в меньшей степени затенение сказывается на развитии листовой пластинки

Fig. 6. The sprout of the sort Risling with 50 % of shadowing, the degradation the inflorescence and poor development of the tendrils are to be observed. With such conditions the shadowing affects the development of the leaves to the smaller degree

Рис. 7. Побег сорта Рислинг. Повышение уровня эндогенных гиббереллинов приводит к отклонению в соцветии морфологически нижней оси второго порядка (указано стрелкой)

Fig. 7. The sprout of the sort Risling, the increasing of the degree of endogenous gibberellins leads to the deviation of the morphologically lower axis of the second order in the inflorescence (pointed by arrows)

ются недоразвитыми и опадают в период цветения. Недостаток света в этом варианте существенно не отражается на росте стебля. По сравнению с контрольными растениями, выращенными при полном освещении, такие побеги иногда имеют больший диаметр. Это ещё раз подтверждает особую роль стебля в филогенезе виноградного растения.

Ограничение светового потока на 50 % в большей степени сказывается на соцветиях и усиках, в то время как листовой аппарат и стебель по своему развитию мало чем отличались от контрольных. Как видно на рис. 6, ограничение светового потока на 50 % приводит к деградации соцветия и слабому развитию усиков (показано стрелкой).

При изучении роли экзогенного гиббереллина в морфогенезе побега мы обратили особое внимание на степень развития соцветий на нём в зависимости от их уровня в виноградном растении [4]. При этом даже незначительное увеличение уровня этого фитогормона на раннем этапе морфогенеза приводит к отклонению морфологически нижней оси соцветия второго порядка (рис. 7). Это как бы первый этап превращения соцветия в усик. В последующем развитие бутонов на этой части соцветия прекращается, и они к моменту



Рис. 8. Побег сорта Рислинг, обработанный экзогенным гиббереллином (50 мг/л). Наблюдается превращение морфологически нижней оси соцветия в усик (указано стрелкой)

Fig. 8. The sprout of the sort Rising, cultivated by exogenous gibberellins (50 mg/l). The transformation of the morphologically lower axis of the inflorescence in the tendrils is to be observed (pointed by arrows)

Рис. 9. Побег сорта Рислинг, образовавшийся на сильнорослом побеге прошлого года, который отличается высоким уровнем эндогенных гиббереллинов. Соцветие сильно деградирует и превращается в усик

Fig. 9. The sprout of the sort Rising, which was formed on the intensively developed sprout of the last year, differing by the intensive degree of endogenous gibberellins. The intense degradation of the inflorescence and the transformation of it into the tendril



Рис. 10. Соцветие сорта Рислинг, в период интенсивного роста за 20 суток до цветения обработанное раствором гиббереллина (50 мг/л), которое превратилось в усик

Fig. 10. The inflorescence of the sort Rising, within the period of 20 days of growth till the blossoming has been cultivated by the solution of gibberellin (50 mg/l) the inflorescence has been transformed into the tendril

цветения усыхают и опадают, а морфологически нижняя ось соцветия второго порядка превращается в типичный усик (рис. 8). С этим явлением мы сталкивались неоднократно в естественных условиях при высокой температуре воздуха и повышенной влажности почвы, а также при внесении в почву больших количеств азотных удобрений. Естественное затенение при перегрузке куста побегами, наоборот, ингибировало образование эндогенных гиббереллинов и развитие соцветий и усиков.

Степень и скорость превращения соцветия в усик зависит от времени воздействия гиббереллином. Чем на более ранних этапах происходит это воздействие, тем менее дифференцированным оказывается соцветие, тем быстрее оно превращается в усик (рис. 9).

При применении экзогенного гиббереллина, особенно в высоких концентрациях, в период интенсивного роста соцветий они могут полностью изменить свою функцию и вместо генеративного органа превратиться в усик, выполняя его функцию (рис. 10).

Наши опыты по изучению влияния света на морфогенез виноградного побега дают основание не согласиться с бытующим мнением о том, что усики у винограда появились при его переходе в лесное сообщество с ограниченным количеством света. Считаем, что основным фактором, определяющим превращение соцветия в усик, являются фитогормоны, в частности гиббереллины.

#### Выводы

1. На основании многолетних исследований установлено, что свет и гиббереллины по-разному влияют на морфогенез соцветий и усиков винограда.
2. Недостаток света ингибирует развитие соцветий. Они остаются недоразвитыми, наблюдается чрезмерное осыпание бутонов, цветков и недоразвитой завязи, что приводит к разрыхлению грозди, горошению ягод.
3. Затенение побегов не способствует развитию усиков; они деградируют и опадают в начале вегетации.
4. Определяющим фактором превращения соцветия в усик является уровень гиббереллинов в виноградном растении, а не свет, как считалось ранее.

1. Дарвин Ч. Лазящие растения. Движения растений. — М.: Л., 1941. — Т. 8. — С. 119.
2. Кудрявкин В. С. Рост и развитие семян винограда при обработке их гиббереллином // Бюл. науч.-техн. инф. центр. генетич. лаб. — 1968. — Вып. 14. — С. 66—72.
3. Ложникова В. Н., Хлопенкова Л. П., Чайлахян М. Х. Определение природных гиббереллинов в растительных тканях // Методы определения фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов. — М.: Наука, 1973. — С. 50—58.
4. Мананков М. К. О роли гиббереллинов в морфогенезе усов винограда *Vitis vinifera* // Ботан. журн. — 1976. — 61, № 1. — С. 69—77.
5. Мананков М. К. Физиология действия гиббереллина на рост и генеративное развитие винограда: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Киев, 1981. — 32 с.
6. Мананков М. К., Мананкова О. П. Роль света и эндогенных гиббереллинов в морфогенезе побегов винограда // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. — Симферополь: Таврия, 2001. — Вып. 11. — С. 24—28.
7. Негруль А. М. Ампелография СССР. — М.: Пищепромиздат, 1946 — С. 45.
8. Негруль А. М. Закономерности развития грозди и усика по длине побега // Виноградарство и виноделие СССР. — 1948. — № 10. — С. 24—28.
9. Филиппенко И. М. Влияние гибберелловой кислоты на рост, развитие и плодоношение винограда // Агробиология. — 1960. — № 5 — С. 770—773.
10. Чайлахян М. Х. Факторы генеративного развития растений // Тимирязевские чтения. — М.: Наука, 1964. — 57 с.
11. Branas J., Vergnes A. Effects des gibberellines sur la vigne // Progr. Agric., Vitic. — 1960. — 77, № 19. — P. 182—191.
12. Pilet T., Went F. Control of growth of *Lens culinaris* by temperature and light // Am. Journ. of Bot. — 1956. — 43, № 3. — P. 143—151.
13. Weaver R. J., McCune S. B. Effect of gibberellin on vine behavior and crop production in seeded and seedless *Vitis vinifera* // Hilgardia. — 1961. — 30, № 15. — P. 425—444.

Рекомендует в печать  
Н. Н. Мусиенко

Поступила 06.06.2002

*М.К. Мананков, О.П. Мананкова*

Кримський державний інженерно-педагогічний  
університет, м. Сімферополь

#### РОЛЬ СВІТЛА І ГІБЕРЕЛІНУ У МОРФОГЕНЕЗИ СУЦВІТЬ ТА ВУСИКІВ ВІНОГРАДУ

Наведено дані про вплив світла і гібереліну на морфогенез суцвіття та вусиків винограду. Зроблено висновок про те, що нестача світла пригнічує розвиток як суцвіття, так і вусиків. Високий рівень гіберелінів сприяє перетворенню суцвіття у вусик. Встановлено, що основним фактором, який визначає перетворення суцвіття у вусик, є вплив гібереліну, а не світло.

*M.K. Manankov, O.P. Manankova*

Crimean Industrial Engineering  
and Pedagogic State University, Simferopol

#### THE ROLE OF THE LIGHT AND GIBBERELLIN'S IN MORPHOGENESIS AND VINE TENDRILS

The data about the influence of the light and gibberellin on the morphogenesis of the inflorescence and vine tendrils are adduced. We are making the conclusions that the lack of the light slowing down the development of both the inflorescences and the tendrils. The high level of the content of gibberellines favors the transformation of the inflorescence in tendril. It is proved, that the main factor, determining the transformation of the inflorescence in tendril is gibberellin but not the light.