

Augalų morfogenezė ir žydėjimo iniciacija

**Giedrė Samuolienė^{1,2}, Gintarė Šabajevienė¹,
Akvilė Urbonavičiūtė^{1,2}, Pavelas Duchovskis^{1,2}**

¹ Lietuvos sodininkystės ir daržininkystės institutas, Kauno g. 30, LT-54333, Babtai,
Kauno r., el. paštas g.samuoliene@lsdi.lt

² Lietuvos žemės ūkio universitetas, LT-53361 Akademija, Kauno r.

Lietuvos sodininkystės ir daržininkystės instituto (LSDI) Augalų fiziologijos laboratorijoje, be kitų mokslinio darbo krypčių, labai daug dėmesio skiriama augalų morfogenezės bei žydėjimo iniciacijos dėsningumų pažinimui. Svarbiausios laboratorijos temos skirtos augalų žydėjimo iniciacijos teorijos bei morfogenezės tyrimams plėtoti. Straipsnyje nagrinėjamas žiemojančių, dvimečių ir daugiamečių augalų žydėjimo iniciacijos modelis. Tiriama foto- ir termoindukcijos, evokacijos, žiedų iniciacijos ir diferenciacijos mechanizmai, fitohormonų, angliavandenių ir kitų medžiagų vaidmuo šiuose procesuose. Plėtojant žydėjimo iniciacijos teoriją, nagrinėjamas išorinių veiksnių (tokių kaip fotoperiodas, kiti šviesos parametrai, temperatūra, vernalizacija, technologinės priemonės) poveikis augalų (ypač dvimečių ir daugiamečių, žolinių bei sumedėjusių) reproduktyvinės raidos biologiniams dėsningumams ir ypatumams. Analizuojamas fotosintezės ir jos produktų (angliavandenių) metabolizmas bei signalinių molekulių (fitohormonų) kitimas apikalinėse meristemose žydėjimo iniciacijos metu. Galimybė pažinti ir valdyti augalų augimo ir vystymosi procesus sudaro puikias prielaidas intensyvinti sodininkystės ir daržininkystės technologijas.

Reikšminiai žodžiai: angliavandeniai, fotosintezė, evokacija, fitohormonai, žiedų iniciacija, žydėjimo indukcija, žydėjimo iniciacija.

Įvadas. Siekiant optimizuoti produktyvumo elementų formavimąsi skirtingais ontogenezės tarpsniais sodininkystėje, daržininkystėje ar selekcijoje, svarbu žinoti augalų morfogenezės mechanizmus, valdyti augimo ir vystymosi procesus bei jų santykį. Todėl būtina suprasti augalų vegetatyvinio augimo bei generatyvinio vystymosi biologinius dėsningumus. Žiedams formuoti dvimečiams ir daugiamečiams augalams reikalingi foto- ir termoindukcijos procesai. Svarbūs išoriniai veiksniai (kurių dėka galima kontroliuoti žydėjimo iniciacijos ir vystymosi mechanizmus) apima autonominę reguliaciją (genotipas, apikalinių meristemų dydis, augalo amžius, veislė), išorinę reguliaciją (fotoperiodas, vernalizacija, deveralizacija) bei metabolitų įtaką (heksozės, sacharozės, fitohormonų santykis) (Anderson, 2005). Vienas iš mažai išaiškintų klausimų augalų ontogenezės fiziologijoje yra juvenalinio periodo biologinė esmė ir augalų nejautrumas foto- ir termoindukcijos poveikiui. Kitas iki šiol mažai tirtas klausimas yra fotosintetinės ir fotomorfogenetinės sistemų bei jų metabolitų

dalyvavimas žiedų iniciacijos procesuose. Vis dar nedaug žinių apie fitohormonų, angliavandenių ir kitų medžiagų kitimus foto- ir termoindukcijos bei kituose žydėjimo iniciacijos procesuose, jų dalyvavimo šiuose procesuose mechanizmus. LSDI Augalų fiziologijos laboratorijoje, be kitų mokslinio darbo kryptių, didelis dėmesys skiriamas augalų morfogenezei bei žydėjimo iniciacijai. Čia sukurtas žiemojančių, dvimečių ir daugiamečių augalų žydėjimo iniciacijos modelis (Duchovskis, 2004). Dvimečių ir daugiamečių augalų žydėjimo iniciacijos biologija yra sudėtinga ir priklauso ne tik nuo išorinių veiksnių (Duchovskis ir kt., 2003), bet ir nuo vidinės augalo būklės, fiziologinio poskiepio bei įskiepio suderinamumo (Šabajevienė ir kt., 2005; 2006 a; 2006 b; 2006 c), cukrų bei fitohormonų sąveikos metabolizmo ir/arba transporto kelių (Radley, 1969; Toyofuku ir kt., 2000; Cheng ir kt., 2002; Gibson, 2004). Todėl būtina suprasti žydėjimo iniciacijos procesą, žinoti jos raidą limituojančius veiksnius. Nuo fotosintezės sistemos veiklos priklauso augalo augimas ir vystymasis bei metaboliniai procesai. Aplinkos veiksnių kaitą jaučia skirtingi augalų organai, juos sužadinus, vidinis stimulus siunčiamas į apikalines meristemas. Fotoperiodui jautrių augalų lapai reaguoja į atskirą indukuojantį fotoperiodą, o tai skatina greitą sacharozės kiekio didėjimą (Housa ir kt., 1991; Lejeune ir kt., 1991). Dėl to ši medžiaga sparčiai pernešama ir kaupiasi apikalinėje meristemoje (Corbesier ir kt., 1998). Manoma, kad augalų išsivystymo lygis ne visai aiškiu būdu lemia augalo gebėjimą reaguoti į šiuos signalus (Aukerman ir Amasino, 1998). Egzistuoja keletas hipotezių, koncepcijų ir teorijų, aiškinančių augalo perėjimo iš vegetatyvinio augimo į generatyvinį vystymąsi mechanizmus. Analizuojami įvairūs trofinių medžiagų (angliavandenių metabolizmo), fitohormonų žydėjimo reguliavimo aspektai (Sachs ir Hackett, 1983). Manoma, kad angliavandeniai ir fitohormonai dalyvauja reguliuojant metabolizmo perdavimą, kai priimtas šviesos signalas sąlygoja fiziologinį atsaką (Krapiel ir Miginiac, 1997). Fotosintezės sistemos veikla, jos produktų (angliavandenių) biosintezė bei sąveika su fitohormonų metabolitiniais keliais žydėjimo iniciacijos metu yra labai svarbus ir ne iki galo iširtas klausimas.

Darbo tikslas – pristatyti LSDI Augalų fiziologijos laboratorijoje sukurtą požiūrių sistemą, nagrinėjančią augalų žydėjimo iniciacijos procesus, aptarti fitohormonų bei cukrų balanso, fotosintezės sistemos vaidmenį morfogenezei procesuose.

Tyrimo objektas, metodai ir sąlygos Augalų morfogenezei tyrimai bei stebėjimai laboratorijos darbuotojų buvo atliekami 1977–2008 metais. Objektai – daržovės: valgomoji morka (*Daucus sativus* (Hoffm.) Röhl.), paprastasis kmynas (*Carum carvi* L.), valgomasis ridikėlis (*Raphanus sativus* L.), valgomasis burokėlis (*Beta vulgaris* L. var. *conditiva* Alef.), valgomasis svogūnas (*Allium cepa* L.), ropinis kopūstas (*Brassica oleracea* L. var. *gangylodes*); daugiametės žolės: *Poa pratensis* L., *Poa palustris* L., *Phalaris arundinacea* L., *Festuca rubra* L., *Festuca arundinacea* Schreb., *Festuca pratensis* Huds., *Bromus inermis* Leysser, *Lolium perenne* L., *Dactylis glomerata* L., *Agrostis stolonifera* L., *Alopecurus pratensis* L., *Phleum pratense* L.; sodo augalai: *Eucoreosma* sekcijos serbentų rūšys, naminė obelis (*Malus domestica* Borkh) su skirtingais poskiepiais. Eksperimentai atlikti *in vitro* sistemoje, fitotrone, šiltnamiuose su kontroliuojama temperatūra ir apšvietimu bei laukuose.

Vegetaciniai eksperimentai vykdyti pagal vegetacinio bandymo metodiką (Žurbicki, 1974). Augalų organogenezei etapai nustatyti pagal F. Kupermano

(Куперман, 1982), evokacijos ir žydėjimo iniciacijos tarpsniai – pagal P. Duchovskio (Duchovskis, 2000) metodus. Atliktos fotosintezės pigmentų spektrofotometrinės („Genesys 6“, „ThermoSpectronic“, JAV) (Гавриленко, 2003), efektyviosios skysčių chromatografijos („Shimadzu HPLC 10A“, Japonija), fitohormonų (Wang, 2003) ir tirpių angliavandenių (Urbonavičiūtė ir kt., 2006) analizės.

Rezultatai ir aptarimas. Kiekvieno augalo ontogenezėje galima išskirti augimo ir vystymosi tarpsnius, reikšmingus produktyvumo elementų formavimuisi, taip pat žyminčius tam tikrus etapus taikant įvairias technologines priemones. Žiemojančių, dvimečių bei daugiamečių žolinių bei sumedėjusių augalų žydėjimo iniciacijos procesai sudėtingi (Atherton ir kt., 1984; Bernier ir kt., 1993; Chailackhyan, 1936; Craigon ir kt., 1990; Duchovskis, 1995, 2000, 2004; Nemeth, 1998; Samuolienė, 2007). Principinis tokių augalų žydėjimo iniciacijos modelis pateiktas 1 lentelėje.

1 lentelė. Žydėjimo iniciacijos modelis
Table 1. Model of flowering initiation

Juvenalinis periodas (apikalinių meristemų nejautrumas bet kuriam žydėjimą indukuojančiam poveikiui) Juvenile stage (insensitiveness of shoot apical meristems to the flowering induction stimulus)	Žydėjimo indukcija (fotoperiodas, fitochromo sistema, žema temperatūra, DNR metilinimo lygio kitimas, metabolitų veikla) Flowering induction (photoperiod, phytochrome system, low temperature, changes in DNR methylation level action of metabolites)	Evokacija (I evokacijos tarpsnis – žiedyno ašies formavimas; II evokacijos tarpsnis – žiedyno elementų formavimas) Evocation (I st evocation stage – inflorescence axis formation; II nd evocation stage – inflorescence elements formation)	Žiedų iniciacija ir diferenciacija Flower initiation and differentiation	Gametų iniciacija (gametos) Initiation of gametes (gametes)	Zigotos, sėklų ir vaisių formavimas (žydėjimo stimulo destrukcija) Zygote, seed and fruit formation (destruction of flowering stimulus)
Organogenezės etapai Organogenesis stages I–II	II–III (vegetatyvinis augimas) (vegetative growth)	III–IV (generatyvinis vystymasis) (generative development)	V	VI–IX	X–XI
Ontogenezės periodai pagal kartų kaitą Ontogenesis stages according to the generation inter-change	Sporofazė Sporophase			Gametofazė Gametophase	Sporofazė Sporophase

Augalų žydėjimo iniciacijos procesai susiję su juvenalinio periodo trukme, kurio metu augalas yra nejautrus žydėjimą indukuojančiam poveikiui ir negali suformuoti reproduktyvių organų. Patvirtinant žiemojančių augalų dviejų tarpsnių žydėjimo indukcijos ir evokacijos koncepciją (Duchovskis, 2000), teigiama, kad valgomosios morkos foto- ir termoindukcijos mechanizmai yra skirtingi ir autonomiški, todėl ir minimalus augalų išsivystymo lygis indukcijoms įvykti gali skirtis. Nustatyta, kad morkų juvenalinis periodas, per kurį vyksta fotoindukcijos procesai, baigiasi, kai

augalai skrotelėje turi 5 lapus, o termoindukcijos procesai baigiasi – kai yra 9 lapeliai (Duchovskis ir kt., 2003). Manome, kad ir kitų augalų minimalus augalo išsivystymo lygis foto- ir termoindukcijai įvykti yra skirtingas. Tačiau augalų generatyvinė raida vyksta greičiausiai, kai baigias juvenalinis tarpsnis ir augalai yra imlūs ir foto- ir termoindukcijos poveikiui (Samuolienė ir kt., 2005 a; 2005 b). LSDI nustatyta, kad vernalizacija (termoindukcija) turi stiprų teigiamą efektą žiemojančių augalų žydėjimo iniciacijai, o štai aukšta temperatūra gali būti deveralizacijos veiksnys bei stabdo generatyvinių organų formavimąsi. Skirtingi augalai įvairiais žydėjimo iniciacijos tarpniais nevienodai reaguoja į temperatūros ir fotoperiodo bei kitų šviesos parametrų derinius: vienų augalų, pvz., morkų, žydėjimo iniciacija labiau priklauso nuo temperatūros nei nuo fotoperiodo sąlygų, kitiems augalams lemiamą reikšmę turi fotoperiodas, pvz., ilga diena ir vernalizacija lėmė beveik visišką kmyną žydėjimą, aukšta temperatūra, nepriklausomai nuo fotoperiodo, sąlygojo dalinį žydėjimą, o trumpa diena ir vernalizacija yra limituojantis kmyną žydėjimą veiksnys (Samuolienė ir kt., 2008). Įvairių rūšių pašarinių žolių juvenalinio periodo pabaiga siejama su 1–9 lapų suformavimu (Duchowski, 1995). Pagrindiniu natūraliu žydėjimo indukcijos veiksmu laikoma trumpėjančios dienos ir žemos teigiamos temperatūros sąveika. Vienamečių pašarinių augalų mažasis vystymosi ciklas sutampa su didžiuoju ir baigiasi per vieną vegetaciją. Daugumos daugiamečių pašarinių miglinių ir pupinių žolių didysis ontogenezės ciklas trunka kelis ar net keletą metų. Tačiau jų ūglių mažasis raidos ciklas trunka tik metus, šie ūgliai yra monokarpiniai. Didžiojo vystymosi ciklo trukmė labai priklauso nuo pašarinio augalo rūšies bei naudojimo pobūdžio. Raudonieji dobilai pašarui gali būti auginami iki 3 metų, tačiau, auginant sėklai, didysis ontogenezės ciklas labai sutrumpėja, o rausvųjų dobilų – baigiasi po vienerių naudojimo metų (Duchovskis, 2008). Sumedėjusių daugiamečių augalų sodinukai vegetatyvinės būsenos paprastai išlieka keletą metų po sudygimo. Šio juvenalinio periodo metu jie intensyviai formuoja šaknų sistemą, dažnai yra dygliuoti ir pasižymi atsitiktine vainiko forma bei nepriima indukuojančio žydėjimą stimulo (Zimmerman, 1972). Juvenalinio periodo trukmė gali būti sutrumpinta auginant sodinuką tokiomis sodininkystės sąlygomis, kurios pagreitina jo augimą (Jackson, 2003). Kaip ir aukščiau aptartų augalų šeimų, taip ir obelių žiedinių pumpurų vystymasis priklauso nuo vegetatyvinių apikalinių meristemų išsivystymo į generatyvines struktūras (Buban ir Faust, 1982). Anot R. M. Fulford (1966), tai gali įvykti įvairiuose to paties medžio pumpuruose labai skirtingu metu. Todėl, pagal autorių, yra akivaizdu, kad šis perėjimas nėra lemiamas jokio specifinio temperatūros ar dienos ilgumo stimulo.

Nagrinėjant vaismedžių morfogenezę, paaiškėjo, kad virsmas iš vegetatyvinio į generatyvinį pumpurą įvyksta tik tuomet, kai vegetatyvinio pumpuro formavimasis yra visiškai pasibaigęs. Šį virsmą kontroliuojantys veiksniai gali apimti fitohormonų balansą (Luckwill, 1974; Hoad, 1984), maisto medžiagų, ypač angliavandenių, pakankumą (Sachs, 1977; Šabajevienė ir kt., 2007; 2008) bei šių metabolitų sąveiką (Ryugo, 1986). D. L. Abbott 1977 m. aprašė pumpurų morfogenezės proceso seką. Iš peržiemojusio vegetatyvinio obels pumpuro pavasarį formuojasi metūglis arba lapų skrotelė. Jos centre formuojasi naujas pumpuras, kurio pradmuo lieka viršūnėje, apsuptas tarpinių lapų ir pumpuro lukšto. Toks pumpuras gali pereiti į ramybės periodą arba tapti žiediniu. Vėliau viršūnė baigia formuoti naujus lapų pradmenis ir pradeda

vystyti pažiedės ir žiedo pradmenis. Pastebėta, kad mažiau augūs vaismedžiai yra produktyvesni, atsparesni šalčiams, anksčiau pradeda derėti, mažiau pramečiuoja. Augalų aukštis priklauso nuo genetiškai determinuoto augimo stiprumo konkrečios veislės bei poskiepio, į kurį veislė yra skiepijama. Poskiepiai, kurie lemia silpnesnius poskiepio/iskiepio augimo procesus, nukreipia asimiliatus bei bioenergijos resursus raidos, morfogenezės reikmėms. Taip sudaromos prielaidos gausiam vaismedžių žydėjimui, potencialių produktyvumo elementų kiekio didinimui (Duchovskis, 2008).

Fotosintetinės sistemos ir jos metabolitų dalyvavimas žiedų iniciacijos procesuose nėra visiškai ištirtas. Kaip fitohormonai, taip ir angliavandeniai bei kitos medžiagos pasiskirsto ir dalyvauja foto- ir termoindukcijos metu bei kitais žydėjimo iniciacijos tarpsniais.

Fotoperiodui jautriuose augaluose žydėjimo signalai iš lapų perduodami į apikales meristemas. Meristemų aprūpinimas cukrumi žydėjimo indukcijos metu gali būti fotosintezės rezultatas arba krakmolo metabolizmo produktas (Eshghi, Tafazoli, 2006). Remiantis mūsų duomenimis (*Apiaceae* šeimos augalų tyrimai), aukšta temperatūra (+21/17 °C) lėmė nedidelį fotosintezės pigmentų koncentracijos sumažėjimą tiek morkų, tiek kmynų lapuose (Samuolienė ir kt., in press). Nors minėtomis sąlygomis chlorofilų *a* ir *b* santykis morkų lapuose buvo labai stabilus (3,54–3,00), tuo tarpu kmynų lapuose pastebimas didelis šių pigmentų įvairavimas ir santykio sumažėjimas iki 2,1 trumpos dienos (8 val.) ir žemos temperatūros sąlygomis (Samuolienė ir kt., in press). Tiriant daugiamečius sumedėjusius augalus ('Belaruskoje malinovoje' veislės obelys su 9 poskiepiais: Bulboga, Pure 1, B.9, B.396, B.491, M.9, M.26, P 60, P 22; 'Aukso' veislės obelys su 12 poskiepių: Bulboga, Pure 1, York 9, B.9, B.396, B.416, B.491, M.9, M.26, P 2, P 60, P 22), pastebėta, kad fotosintetinių pigmentų kiekiai ir jų santykis yra kintantis. Obelims gausiai derant, bendras fotosintetinių pigmentų kiekis lapuose buvo didesnis, jų santykis – mažesnis. Fotosintetinių pigmentų kiekis lapuose priklausė nuo obelių poskiepių (Šabajevienė ir kt., 2006 a; 2006 b). Taip pat tirti vaismedžiai su paprastosios, laibosios, laisvai augančios lyderinės, superverpstės ir superverpstės V formų vainikais. Nustatyta, kad didelė vaismedžių konkurencija dėl tankumo intensyvaus sodo obelių fotosintezės pigmentų sistemą veikia kaip nedidelis stresas. Visuose tirtuose intensyvaus obelių sodo tankių ir vainikų formų deriniuose fotosintezės pigmentų kiekiai ir santykiai yra pakankami ir nelimituoja fotosintezės (Šabajevienė ir kt., 2005; 2006 c).

Cukrų pokyčiai yra labai sudėtingi ir sąveikauja su kitais augalo metaboliniais procesais. Aktyvi fotosintezės pigmentų sintezė sąlygoja gerą metabolitų (cukrų) kaupimąsi, o tai daro įtaką tolesniems vystymosi procesams ir sukuria mechanizmą, kuris reguliuoja augalo vystymąsi ir žydėjimą (Borisjuk ir kt., 2003; Gibson, 2005). Anot V. E. Rubatzky ir bendraautorių (2007), pirminė morkos šakniavaisio funkcija yra laikinai saugoti fotosintezės produktą, kol jie bus panaudoti žiedstiebio ir žiedynų vystymuisi. Sutikdami su kitų autorių duomenimis (Phan ir Hsu, 1973), nustatėme, kad didesnės gliukozės koncentracijos morkų apikalinėse meristemose yra evokacijos metu, kai invertazių aktyvumas yra didelis ir sumažėja žydėjimo iniciacijos, ir diferenciacijos metu, kai vėlesniais vystymosi tarpsniais pradeda dominuoti sacharozė (Rubatzky ir kt., 2007; Samuolienė, 2007; Samuolienė ir kt., in press). Tai gali reikšti, kad gliukozė veikia kaip morfogenetinis veiksnys. Daugelis mokslininkų nagrinėjo

sacharozės pasiskirstymą apeksu ir kituose augalų audiniuose (Chailackhyan, 1936; Bodson, 1977; Bodson ir Outlaw, 1985; Lejeune ir kt., 1993; King, Ben-Tal, 2001). Manoma, kad apikalinių meristeminių audinių aprūpinimas sacharozė yra svarbus žiedų indukcijai. Nors tai gali nebūti specifinis žydėjimą indukuojantis stimulus ir gali būti nepriklausomas nuo fotoperiodo trukmės. Didžiausios sacharozės koncentracijos nustatytos aktyviausiai besidalijančiose ląstelėse (Borisjuk ir kt., 2002; Samuolienė ir kt., in press). Morkų apikalinėse meristemose, priešingai nei kmynų, evokacijos bei žiedų iniciacijos tarpsnių metu aukšta (+21/17 °C) temperatūra sutrikdo cukrų metabolizmą. Toks cukrų metabolizmas ir judėjimas gali sąlygoti augalų vystymosi procesų skirtumus, taip pat tai gali priklausyti nuo specifinio augalo poreikio foto- ir termoindukcijos, kad gebėtų priimti žydėjimo stimulą. Tiriant poskiepio genotipo įtaką sezoniniams cukrų pokyčiams obelyse, atlikti bandymai su 'Auksis' veislės obelimis su B grupės (B.9, B.396, B.416, B.491), P grupės (P 2, P 60, P 22) ir M grupės (M.9, M.26) poskiepiais. Mažiausias bendrasis cukrų kiekis (fruktozės, gliukozės ir maltozės) tirtų vaismedžių ūglių žievėje nustatytas vėlyvą vasarą M grupės poskiepiuose. Šiuo laikotarpiu kiekvienoje poskiepių grupėje daugiausia monosacharidų kaupė obelys su augesniais poskiepiais. Bendras angliavandenių kiekis didėjo nuo vasaros iki žiemos. Prieš žiemą tirtuose vaismedžiuose gerokai suaktyvėjo heksozių sintezė. Vaismedžiuose su P grupės poskiepiais suintensyvėjusi maltozės sintezė prieš ramybės periodą lėmė stipresnį atsarginių medžiagų kaupimą. Didžiausias bendrasis cukrų kiekis nustatytas žemaūgių 'Auksis' su poskiepiu P 22 obelių žievėje. Pavasarį tirtų cukrų kiekis vaismedžiuose liko nepakitęs arba sumažėjo. Suaktyvėjus augimui ir vystymuisi kiekvienoje poskiepių grupėje, intensyviausiai angliavandenius pumpurams tiekė obelys su mažo augumo poskiepiais (Šabajevienė ir kt., 2007). Žinios apie cukrų pasiskirstymą audiniuose bei organuose bėgant metams yra pagrindas efektyviam „augalo valdymui“. Asimiliatų judėjimas iš asimiliacinių audinių į kaupiančius organus yra sąlygotas tiek asimiliacinių audinių būklės (fotosintezės intensyvumo), tiek angliavandenių metabolizmo intensyvumo augalo dalyse-kaupyklose (vaisiuose, šaknyse ir t. t.) (Wardlaw, 1990). Aktyvi fotosintetinės sistemos veikla bei asimiliatų išskyrimas evokacijos procesų metu prieš žiedų iniciaciją pabrėžia asimiliatų (ypač sacharozės) svarbą žydėjimo iniciacijos procesuose.

Yra žinoma, kad daugelis augalo vystymosi, fiziologinių bei metabolinių procesų reguliuojami tirpių cukrų, tokių kaip gliukozė ir sacharozė, bei kitų signalinių molekulių, tokių kaip fitohormonai (Gibson, 2004). Cukrų ir fitohormonų atsako reakcija kai kuriais atvejais gali paveikti daugelio procesų reguliacijos pobūdį. Vienas iš mechanizmų, kuriuo cukrūs veikia fitohormonus – skirtingų fitohormonų kiekio, vietos ir/arba judėjimo pakeitimas. Daugelyje darbų teigiama, kad heksozės daro įtaką fitohormonų metabolizmui ir/arba judėjimui (Radley, 1969; Toyofuku ir kt., 2000; Cheng ir kt., 2002; Gibson, 2004). Žinoma, kad abscizo rūgštis (ABR) atlieka svarbų vaidmenį mitotinio aktyvumo metu. Priešingai antagonistiniam ABR ir gliukozės poveikiui ankstyvo vystymosi metu, ABR ir sacharozė vėlesniais vystymosi tarpsniais stimuliuoja asimiliatų kaupimą (Finkelstein, Gibson, 2002). Mūsų duomenimis, tokios ABR ir minėtų cukrų tendencijos (ypač morkose) nustatytos visomis žydėjimą indukuojančiomis sąlygomis (8 val. – +4 °C; 16 val. – +4 °C; 8 val. – +21/17 °C; 16 val. – +21/17 °C) (Samuolienė ir kt., in press). Gali būti, kad sąveika tarp cukrų ir fitohormonų kelių priklauso ne tik

nuo augalų išsivystymo lygio, bet ir nuo gebėjimo priimti žydėjimo stimulą. Minėtais foto- bei termoperiodais, antro evokacijos tarpsnio metu, tiek morkose, tiek kmynuose stebėta sinergistinė ABR/GR₃ sąveika. Toks sacharozės ir giberelo rūgšties (GR₃) koncentracijų padidėjimas prieš žydėjimo iniciaciją rodo bendrą metabolinių procesų, kurie sąlygoja žiedų formavimą, sąveiką. Auksinų ir citokininų santykis lemia laštelių diferenciaciją (Frank ir kt., 2000). Mūsų duomenimis, sinergistinė ABR/GR₃ ir zeatino/IAR sąveika lėmė žiedstiebio elongaciją bei apikaliųjų meristemų mitotinių aktyvumą. O nustatyta antagonistinė ABR/IAR sąveika slopino apikaliųjų dominavimą, tai darė įtaką šoninių struktūrų formavimui (Samuolienė ir kt., in press). Atliekant bandymus su daugiametėmis žolėmis, pastebėta, kad fitohormonai kartu su trofinėmis medžiagomis tam tikrais santykiais gali savarankiškai aktyvuoti evokacijos ir žiedų iniciacijos genus. Apikaliųjų meristemų kultūroje *in vitro* morfogenetiniai tyrimai parodė, kad žinomi fitohormonai indukuoja generatyvinę daugiamečių žolių vystymąsi, tačiau neatsakė į klausimą, iki kokio lygio kiekvienas jų dalyvauja žydėjimo iniciacijos procesuose (Duchowski, 1995).

Išvada. Tikimės, kad teorinių požiūrių į biologinius procesus, vykstančius žydėjimo iniciacijos metu, sistema, kuri formuojama LSDI Augalų fiziologijos laboratorijoje ir remiasi gausiais eksperimentais bei augalų stebėjimais, leis efektyviau valdyti sodo ir daržo augalų morfogenezę norima kryptimi technologinėmis priemonėmis bei siekti didesnio augalų produktyvumo su norimais produkcijos kokybės parametrais.

Gauta 2008-07-08

Parengta spausdinti 2008-08-20

Literatūra

1. Abbott D. L. 1977. Fruit-bud formation in Cox's Orange Pippin. Report of Long Ashton Research Station for 1976. 167: 76.
2. Anderson J. V., Gesch R. W., Jia Y., Chao W. S., Horvath D. P. 2005. Seasonal shifts in dormancy status, carbohydrate metabolism, and related gene expression in crown buds of leafy spurge. *Plant, Cell and Environment*, 28(12): 1 567–1 578.
3. Atherton J. G., Basher E. A., Brewster J. L. 1984. The effects of photoperiod on flowering in carrot. *Journal of Horticultural Science*, 59(2): 231–215.
4. Aukerman M. J., Amasino R. M. 1998. Floral induction and florigen. *Cell*, 93:491–494.
5. Bernier G., Havelange A., Housa C., Petitjean A., Lejeune P. 1993. Physiological signals that induce flowering. *The Plant Cell*, 5: 1 147–1 155.
6. Bodson M., King R. W., Evans L. T., Bernier G. 1977. The role of photosynthesis in flowering of the long-day plant *Sinapis alba*. *Aust. Journal of Plant Physiology*, 4: 467–478.
7. Bodson M., Outlaw W. H. 1985. Elevation in the sucrose content of the shoot apical meristem of *Sinapis alba* at floral evocation. *Plant Physiology*, 79: 420–424.

8. Borisjuk L., Rolletschek H., Wobus U., Weber H. 2003. Differentiation of legume cotyledons as related to metabolic gradients and assimilate transport in seeds. *Journal of Experimental Botany*, 54: 503–512.
9. Borisjuk L., Walenta S., Rolletschek H., Muller-Klieser W., Wobus U., Weber H. 2002. Spatial analysis of plant metabolism: sucrose imaging within *Vicia Faba* cotyledons reveals specific developmental patterns. *The Plant Journal*, 29: 521–530.
10. Buban T., Faust M. 1982. Flower bud induction in apple trees: internal control and differentiation. *Horticultural Reviews*, 4: 174–203.
11. Chailachyan M. H. 1936. On the hormonal theory of plant development. *Dokl Akademy Science SSSR*, 12: 443–447.
12. Cheng W. H., Endo A., Zhou L., Penney J., Chen H. C., Arroyo A., Leon P., Nambara E., Asami T., Seo M., Koshiba T., Sheen J. 2002. A unique short-chain dehydrogenase/reductase in *Arabidopsis* glucose signaling and abscisic acid biosynthesis and functions. *The Plant Cell*, 14: 2 723–2 743.
13. Craigon J., Atherton J. G., Basher E. A. 1990. Flowering and bolting in carrot. II. Prediction in growth room, glasshouse and field environments. *Journal of Horticultural Science*, 65(5): 547–554.
14. Corbesier L., Lejeune P., Bernier G. 1998. The role of carbohydrates in the induction of flowering in *Arabidopsis thaliana*: comparison between the wild type and a atarchless mutant. *Planta*, 206: 131–137.
15. Duchowski P., 1995. Indukcja kwitnienia wybranych roślin pastewnych (Traw i koniczyny białej). *Acta Academiae Agriculturae ac Technicae Olstenensis* (509). *Agricultura*, 61, Supplementum C: 61.
16. Duchovskis P. 2000. Conception of two-phase flowering induction and evocation in wintering plants. *Sodininkystė ir daržininkystė*, 19(3): 3–14.
17. Duchovskis P. 2004. Flowering initiation of wintering plants. *Sodininkystė ir daržininkystė*, 23(2): 3–11.
18. Duchovskis P. 2008. Skirtingų augalų grupių produktyvumo formavimo biologijos ypatumai, II dalis. Kn.: V. Šlapakauskas, P. Duchovskis, Augalų produktyvumas, 133–275.
19. Duchovskis P., Žukauskas N., Šikšnianienė J. B., Samuolienė G. 2003. Valgomųjų morkų (*Daucus sativus* Röhl.) juvenilinio periodo, žydėjimo indukcijos ir evokacijos procesų ypatumai. *Sodininkystė ir daržininkystė*, 22(1): 86–93.
20. Eshghi S., Tafazoli E. 2006. Possible role of non-structural carbohydrates in flower induction in strawberry. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 81(5): 854–858.
21. Finkelstein R. R., Gibson S. I. 2002. ABA and sugar interactions regulating development: crosstalk or voices in a crowd? *Current Opinion in Plant Biology*, 5: 26–32.
22. Frank M., Rupp H., Prinsen E., Motyka V., Onckelen H. V., Schmulling T. 2000. Hormone autotrophic growth and differentiation identifies mutant lines of *Arabidopsis thaliana* with altered cytokinin and auxin content or signaling. *Plant Physiology*, 122: 721–729.

23. Fulford R. M. 1966. The morphogenesis of apple buds III. The inception of flowers. *Annals of Botany*, 30: 207–219.
24. Gibson S. I. 2004. Sugar and phytohormone response pathways: navigating a signalling network. *Journal of Experimental Botany*, 55: 253–264.
25. Gibson S. I. 2005. Control of plant development and gene expression by sugar signalling. *Current Opinion in Plant Biology*, 8: 93–102.
26. Hoad G. V. 1984. Hormonal regulation of fruit-bud formation in fruit trees. *Acta Horticulturae*, 149: 13–23.
27. Housa P., Berbier G., Kinet J.-M. 1991. Qualitative and quantitative analysis of carbohydrates in leaf exudate of the short-day plant, *Xanthium strumarium* L., during floral transition. *J. Plant Physiology*, 88: 1 323–1 331.
28. Jackson J. E. 2003. *Biology of apples and pears*. Cambridge, UK.
29. King R. W., Ben-Tal Y. 2001. A florigenic effect of sucrose in *Fuchsia hybrida* is blocked by gibberellin-induced assimilate competition. *Plant Physiology*, 125: 488–496.
30. Kraepiel Y., Miginiac E. 1997. Photomorphogenesis and phytohormones. *Plant, Cell and Environment*, 20: 807–812.
31. Lejeune P., Bernier G., Kinet J.-M. 1991. Sucrose levels in leaf exudate as a function of floral induction in the long day plant *Sinapis alba*. *Plant Physiol. Biochem.*, 29: 153–157.
32. Lejeune P., Bernier G., Reguler M. C., Kinet J. M. 1993. Sucrose increase during floral induction in the phloem sap collected at the apical part of the shoot of the long-day plant *Sinapis alba*. *Planta*, 190: 71–74.
33. Luckwill L. C. 1974. A new look at the process of fruit bud formation in apple. *Proceedings of the XIXth international horticultural congress*. Warsaw, 237–245.
34. Németh E. 1998. *Caraway. The genus Carum*. Harwood Academic Publishers, UK.
35. Phan C. T., Hsu H. 1973. Physical and chemical changes occurring in the carrot root during growth. *Canadian Journal of Plant Science*, 53: 629–634.
36. Radley M. 1969. The effect of the endosperm on the formation of gibberellin by barely embryos. *Planta*, 86: 218–223.
37. Rubatzky V. E., Quiros C. F., Simon P. W. 2007. *Carrots and related vegetable Umbelliferae. Vegetable Seed Production*, 2nd edition. Wallingford, UK.
38. Ryugo K. 1986. Promotion and inhibition of flower initiation and fruit set by plant manipulation and hormones, a review. *Acta Horticulturae*, 179: 301–307.
39. Sachs R. M. 1977. Nutrient diversification: an hypothesis to explain the chemical control of flowering. *HortScience*, 12: 220–222.
40. Sachs R. M., Hackett W. P. 1983. Source-sink relationships in flowering. In: W. J. Meudt (eds.), *Strategies of Plant Reproduction*. Allenheld, Osmun, Granada, 263–272.
41. Samuolienė G., Duchovskis P. 2005 a. Dynamic of photosynthetic pigments during different flowering initiation stages in carrot. *Sodininkystė ir daržininkystė*, 24(1): 48–56.

42. Samuolienė G., Duchovskis P., Ulinskaitė R. 2005 b. Dynamics and role of carbohydrates in carrot during different flowering initiation stages. *Sodininkystė ir daržininkystė*, 24(3): 147–154.
43. Samuolienė G. 2007. Valgomosios morkos (*Daucus sativa* (Hoffm.) Röhl.) žydėjimo iniciacijos fiziologiniai ir biocheminiai aspektai. Akademija.
44. Samuolienė G., Urbonavičiūtė A., Šabajevienė G., Duchovskis P. 2008. Flowering initiation in carrot and caraway. *Sodininkystė ir daržininkystė*, 27(2): 17–25.
45. Samuolienė G., Urbonavičiūtė A., Šabajevienė G., Duchovskis P. 2008. Flowering initiation in different *Apiaceae* plants. *Acta Biologica Szegediensis*. In press.
46. Šabajevienė G., Uselis N., Duchovskis P. 2005. ‘Auksio’ obelų fotosintezės pigmentų tyrimai įvairių konstrukcijų intensyviuose soduose. *Sodininkystė ir daržininkystė*, 24(4): 57–64.
47. Šabajevienė G., Kviklys D., Kviklienė N., Kasiulevičiūtė A., Duchovskis P. 2006 a. Poskiepių įtaka obelų vaismedžių fotosintezės sistemos veiklai. *Sodininkystė ir daržininkystė*, 25(4): 79–87.
48. Šabajevienė G., Kviklys D., Duchovskis P. 2006 b. Rootstock Effect on photosynthetic pigment system formation in leaves of apple cv. ‘Auksis’. *Sodininkystė ir daržininkystė*, 25(3): 357–363.
49. Šabajevienė G., Uselis N., Duchovskis P. 2006 c. ‘Auksis’ veislės obelų su P 22 poskiepiu fotosintetinės pigmentų sistemos formavimasis įvairių konstrukcijų soduose. *Sodininkystė ir daržininkystė*, 25(1): 23–28.
50. Šabajevienė G., Kviklys D., Samuolienė G., Sasnauskas A., Duchovskis P. 2007. Seasonal patterns of carbohydrates in apple tree cv. ‘Auksis’ on different rootstocks. *Sodininkystė ir daržininkystė*, 26(3): 159–165.
51. Šabajevienė G., Uselis N., Kviklienė N., Samuolienė G., Sasnauskas A., Duchovskis P. 2008. Effect of growth regulators on apple tree cv. ‘Jonagold King’ photosynthetic system. „Actualities in Plant Physiology“. Abstracts of International Scientific Conference.
52. Toyofuku K., Loreti E., Vernieri P., Alpi A., Perata P., Yamaguchi J. 2000. Glucose modulates the abscisic acid-inducible *Rab16A* gene in cereal embryos. *Plant Molecular Biology*, 42: 451–460.
53. Urbonavičiūtė A., Samuolienė G., Sakalauskaitė J., Duchovskis P., Brazaitytė A., Šikšnianienė J. B., Ulinskaitė R., Šabajevienė G., Baranauskis K. 2006. The effect of elevated CO₂ concentrations on leaf carbohydrate, chlorophyll contents and photosynthesis in Radish. *Polish Journal of Environmental Studies*, 15(6): 921–925.
54. Wang Y., Mopper S., Hasenstein K. H. 2003. Effects of Salinity on Endogenous ABA, IAA, JA and SA in *Iris hexagona*. *Journal of Chemical Ecology*, 27: 327–342.
55. Wardlaw I. F. 1990. The control of carbon partitioning in plants. *New Phytologist*, 116: 341–381.

55. Zimmerman R. H. 1972. Juvenility and flowering in woody plants: a review. *HortScience*, 7: 447–455,
56. Гавриленко В. Ф., Жыгалова Т. В. 2003. Большой практикум по фотосинтезу. Академия, Москва.
57. Żurbicki Z. 1974. *Metodyka doswiadczen wazonowych*. PWR I. L., Warszawa.
58. Куперман Ф. М., Ржанова Е. И., Мурашев В. В., Львова И. Н., Седова Е. А., Ахундова В. А., Щербина И. П. 1982. Биология развития культурных растений. Высшая школа, Москва.

SODININKYSTĖ IR DARŽININKYSTĖ. SCIENTIFIC ARTICLES. 2008. 27(3).

Plant morphogenesis and flowering initiation

G. Samuolienė, G. Šabajevienė, A. Urbonavičiūtė, P. Duchovskis

Summary

Without other main scientific directions the special attention is paid for morphogenesis and flowering initiation in Lithuanian Institute of Horticulture Laboratory of Plant Physiology. The main subjects of Plant Physiology laboratory are designed for the development of plant flowering initiation theory and for investigations of plant morphogenesis. The model of flowering initiation of wintering, biennial and perennial plants is described in this paper. The mechanisms of photo and thermo induction, evocation and flower initiation and differentiation are investigated. The role of phytohormones, carbohydrates and other metabolites is analyzed in these processes. Elaborating the theory of flowering initiation the influence of external factors, such as short or long day, vernalization or temperature, for generative development rate and peculiarities of biannual and perennial grassy and woody plants is described. The metabolism of photosynthesis and its products (carbohydrates) and the alteration of signalling molecules (phytohormones) in apical meristems during flowering initiation are analysed. The possibility to understand and manipulate the processes of plant growth and development permits to intensify the technologies in horticulture.

Key word: carbohydrates, chlorophylls, evocation, flowering induction, photoperiod, phytohormones, temperature, vernalization