

Р. Г. Арутюнян

О ВЛИЯНИИ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОГО РЕЖИМА НА СУТОЧНУЮ ДИНАМИКУ УГЛЕВОДОВ РАСТЕНИЙ

Суточная эндогенная ритмика накопления и передвижения ассимилятов из листьев обусловлена в основном чередованием световых и темновых периодов дня — синтез и накопление в дневные часы, перемещение — в ночные (1 — 4). Установлено также, что основные показатели жизнедеятельности корней — поглотительная и метаболическая деятельность, подача воды и органических и минеральных веществ в надземные части, рост и деление меристематических клеток, активность митохондрий имеют суточную эндогенную ритмичность (1, 5—10). Несмотря на эндогенный характер суточной ритмики (11), она может изменяться под влиянием как внутренних, так и внешних факторов, причем наиболее существенное воздействие оказывает фотопериод или длина светового периода дня (12—16). Одни исследователи считают, что накопление и отток ассимилятов в течение дня идет энергичнее в условиях благоприятного для развития фотопериода (12, 13, 14, 16), другие — наоборот (15). Некоторыми авторами не обнаружено существенных различий как в передвижении, так и в распределении ассимилятов у растений, выращиваемых в условиях различных фотопериодов (17). Установлено также, что длина дня заметно влияет на суточную динамику интенсивности дыхания, а с другой стороны — не обнаружено существенных различий в дневной динамике фотосинтеза (17).

Задача настоящего исследования заключалась в том, чтобы выявить общую тенденцию суточной ритмики количествен-

ных изменений ассимилятов, в первую очередь – углеводов у различных фотопериодических групп растений, а также изменения этой ритмики под влиянием светового режима. С этой целью были проведены исследования с типичным короткодневным растением периллы красной (*Perilla nankinensis* L.) и длиннодневным – горчицы белой (*Sinapis alba* L.). Для более полного выявления влияния длины дня на суточный ход накопления и передвижения ассимилятов у этих растений, исследованию подвергались листья, корни и стебли.

Семена горчицы и периллы были высеяны 27/IV и 11/V соответственно в ящики в оранжерее. После появления всходов растения распикированы в глиняные вазоны по два растения в каждом. С 20/V одна группа растений горчицы получила 8-часовой короткий день (с 8 час. до 16 час.), контрольные растения оставались на естественном длинном дне. Растения периллы после появления двух пар листьев (3/УП) были разделены на три группы. Одна группа получила 8-часовой короткий день, вторая – переносилась в условия круглосуточного освещения, которое осуществлялось в фотопериодической камере с искусственным освещением (8000 люкс). Третья группа оставалась на естественном длинном дне.

Через 23 дня у периллы и 25 дней у горчицы после воздействия оптимальными для цветения фотопериодами были проведены определения суточной динамики содержания углеводов. Во избежание непосредственного влияния цветения на исследуемый процесс образцы для анализа были взяты у вегетирующих растений. Определения проводились в различные часы суток (8, 14, 20 и 2 ч.). Средняя проба для анализов была взята с 5–6 растений. Содержание углеводов определялось по схеме Кизеля, микрометодом Хагедорн-Иенсена (19)

Полученные кривые по суточному изменению углеводов в различных частях исследуемых растений показывают наличие заметных колебаний в их содержании в разные часы суток (рис. 1–5). При этом на протяжении дня изменения в содержании как отдельных фракций углеводов, так и их общей суммы резче выражены в листьях, чем в стеблях и корнях.

Сопоставление кривых по суточному изменению углеводов в листьях короткодневного растения периллы (рис. 1) показывает, что продолжительность светлого периода дня

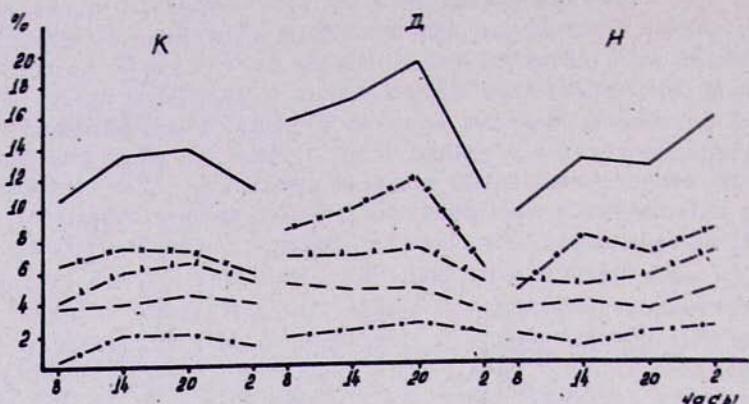


Рис. 1. Суточная динамика содержания углеводов в листьях периллы в условиях короткого (К), длинного (Д) дня и непрерывного освещения (Н) (% на сухой вес). — общее содержание углеводов; - - - редуцирующие сахара; -.-.- сахароза; -,-,- сумма сахаров; -.-.- крахмал.

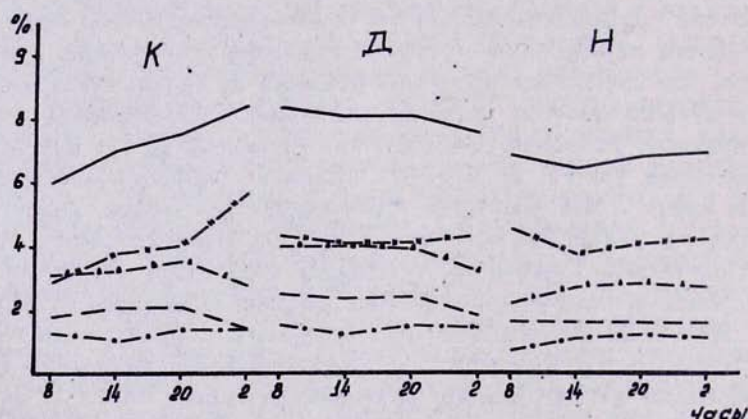


Рис. 2. Суточная динамика содержания углеводов в стеблях периллы. Обозначения как на рис.1.

оказывает заметное влияние на суточный ход количественных изменений углеводов. Общая тенденция этих изменений как на коротком, так и на длинном дне почти одинаковая: наблюдается периодическое нарастание содержания углеводов с утренних часов до вечера и уменьшение — в ночные часы. Это соответствует суточному ритму накопления и оттока ассимилятов. Следовательно, продление или укорочение светлого периода дня не нарушает эндогенный ритм синтеза и оттока углеводов. Однако у растений, получивших короткодневный фотопериодический режим дневное нарастание углеводов, а также их ночной спад менее заметны, тогда как у растений на длинном дне указанные изменения выражены более резко. Это, вероятно, можно объяснить тем, что растения на коротком дне в период с 14 до 20 час. вечера почти не фотосинтезируют, в связи с тем, что у них с 16 часов начинается темновой период. Поэтому синтез и накопление углеводов замедляются.

У растений же, находившихся в условиях круглосуточного освещения, обнаруживается несколько иная картина: количество общей суммы углеводов увеличивается с утренних часов до 14 час., затем к вечеру уменьшается и резко повышается в ночные часы. Максимальное накопление наблюдается в 2 часа ночи, тогда как у растений на длинном и коротком дне — в вечерние и дневные часы. Таким образом, несмотря на временное исключение ритма чередования света и темноты, суточная ритмика накопления и оттока углеводов растений на круглосуточном освещении сохраняется с некоторым изменением. Это согласуется с литературными данными, свидетельствующими о том, что растения, выращенные в условиях круглосуточного освещения, также обнаруживают ритмичность в суточном ходе фотосинтеза (20).

Изменение содержания углеводов в листьях периллы в течение дня осуществляется за счет растворимых углеводов (моноз и сахарозы) и особенно крахмала. Эти изменения аналогичны таковым общего содержания углеводов. Нарастание содержания растворимых сахаров сочетается с увеличением крахмала. Однако ночной резкий спад углеводов в основном обусловлен гидролизом крахмала и перемещением растворимых сахаров в другие части и органы растений. В конечном счете, разница в суточной ритмике накопления и

расходования углеводов исследованных групп периллы состоит в том, что при удлинении светлого периода дня пик содержания углеводов смещается в ночные часы.

У длиннодневного растения горчицы на коротком дне суточная ритмика накопления и обеднения листьев углеводами (рис. 4) осуществляется подобно растениям периллы на аналогичном режиме. В листьях же растений, находившихся на длинном дне, общее содержание углеводов увеличивается, начиная с утренних часов до 14 часов дня, затем уменьшается до вечера, с некоторым повышением в ночные часы. В данном случае отток углеводов происходит и днем, как это отмечается в литературе (12).

Полученные нами данные хорошо согласуются с данными Цыбулько (12), который нашел, что у короткодневных видов преобладает ночной отток углеводов, а у длиннодневных — дневной. В наших исследованиях в листьях периллы обеднение углеводами наблюдается ночью как на коротком, так и на длинном дне, а у горчицы — на длинном дне — днем, на коротком — ночью. Некоторое повышение содержания углеводов в листьях этого растения ночью, видимо, можно объяснить обратным перемещением последних из корней в листья, что отмечено и другими (13). Это подтверждается еще и тем, что в корнях исследованных растений наблюдается обратная картина: увеличение количества углеводов с утренних часов до вечера и некоторое снижение в ночные часы.

Аналогичная ритмика изменения углеводов обнаруживается и в листьях растений горчицы, перешедшей уже к бутонизации (рис. 4).

Приведенные кривые показывают также, что количественные изменения углеводов в корнях периллы и горчицы в течение суток носят более плавный и к тому же противоположный характер по сравнению с листьями (рис. 3, 5). Это особенно наглядно у горчицы, в корнях которой общее содержание углеводов на коротком дне с утра до 14 часов почти не изменяется, затем к вечеру несколько снижается, а ночью наблюдается некоторое повышение. В корнях же растений, находившихся в условиях длинного естественного дня, обнаруживается нарастание содержания углеводов с утренних часов до вечера и некоторое снижение в ночные часы. Тут существенную роль играют растворимые углеводы, поскольку

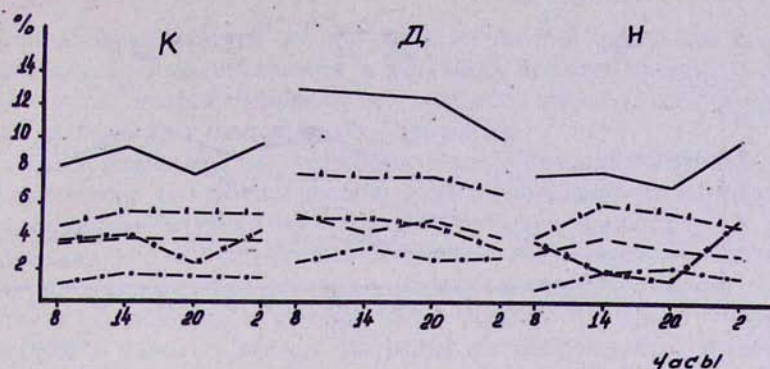


Рис. 3. Суточная динамика содержания углеводов в корнях периллы. Обозначения как на рис. 1.

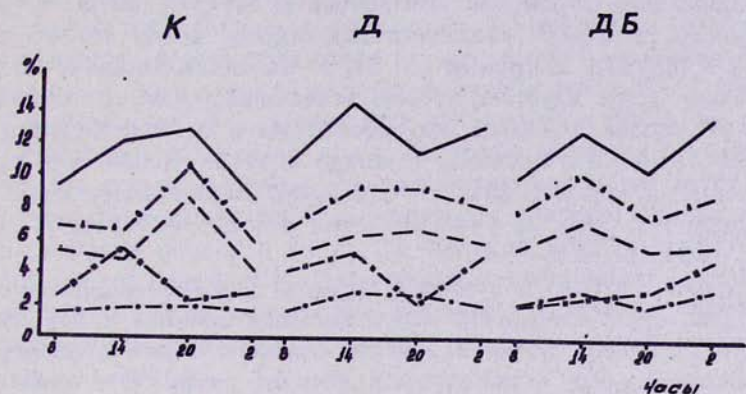


Рис. 4. Суточная динамика содержания углеводов в листьях горчицы на коротком (К) и длинном (Д) дне. Обозначения как на рис. 1.

содержание крахмала очень слабо изменяется в корнях. Максимальное накопление углеводов на коротком дне наблюдается в ночные часы, а на длинном дне – в вечерние.

В корнях же периллы, получивших оптимальный для цветения фотопериод, общая сумма углеводов периодически увеличивается, начиная с утренних часов, достигая максимума

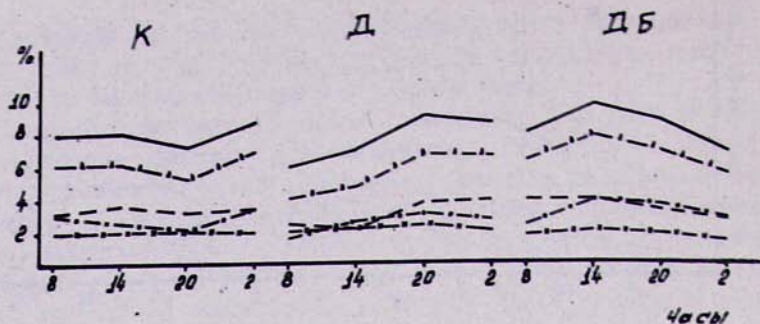


Рис. 5. Суточная динамика содержания углеводов в корнях горчицы. Обозначения как на рис.1.

ночью, тогда как в листьях наблюдается резкое снижение последних в период от 20 до 2 часов ночи. В данном случае передвижение углеводов из листьев к другим частям и, в особенности, к корням усиливается в ночные часы, что отмечается и другими авторами (2, 3). У растений периллы на длинном дне и при круглосуточном освещении суточные изменения углеводов в корнях несут незначительные и осуществляются подобно таковым в листьях. Разница состоит только в том, что в условиях круглосуточного освещения общее содержание углеводов в корнях не увеличивается с 8 до 14 часов, а, наоборот, уменьшается.

Кроме листьев и корней у периллы анализировались и стебли (рис. 3). Содержание как отдельных фракций углеводов, так и их общая сумма в стеблях периллы также подвергаются значительным колебаниям в течение суток. Это указывает на то, что синтезирующиеся в листьях ассимилянты, и в первую очередь, сахара активно перемещаются из листьев в корни, а также в обратном направлении — из корней в листья.

Суточный ход изменения углеводов в стеблях периллы протекает как у листьев, только на коротком дне максимум количества углеводов обнаруживается в 2 часа ночи, тогда как в листьях отмечается резкий спад. Этот факт также свидетельствует об интенсивном перемещении сахаров из листьев в корни в ночные часы.

Приведенные кривые показывают, что как у периллы так и у горчицы на длинном дне содержание различных форм уг-

углеводов больше почти во все часы суток по сравнению с экземплярами, находившимися в условиях короткого дня. В данном случае продолжительность светового периода дня приводила к большому накоплению углеводов.

Таким образом, на основании вышеизложенного можно констатировать, что фотопериодическое воздействие оказывает существенное влияние на суточную ритмику накопления и расходования углеводов. Продолжительное освещение не снимает суточную эндогенную ритмику, однако смещает максимум накопления углеводов в ночные часы. Вместе с тем у длинно-дневных и короткодневных растений своеобразная и различная ритмика изменения содержания углеводов в листьях. У периллы на оптимальном для цветения фотопериоде, т.е. на коротком дне, обеднение листьев углеводами наблюдается ночью. У горчицы на длинном дне суточная ритмика изменения углеводов выражена дневным обеднением листьев последними и некоторым ночным повышением.

Воздействие неоптимальными для цветения фотопериодами несколько изменяет специфичную для каждого растения суточную ритмику синтеза и перемещения углеводов. У периллы, выращенной на длинном дне, не меняется суточная ритмика изменения углеводов, но более резко выражен их ночной спад. На круглосуточном освещении перилла ведет себя как длиннодневное растение, т.е. обеднение листьев углеводами происходит в период с 14 до 20 часов, в ночные часы снова наблюдается повышение. Горчица на неоптимальном для цветения фотопериоде ведет себя как короткодневное: синтез и накопление в листьях углеводов в дневные часы и перемещение — в ночные.

ЛИТЕРАТУРА

1. Трубечкова О. М., Шидловская И. Л. Тр. ин-та физиол. раст. им. К. А. Тимирязева, т. 7, в. 2, 1951.
2. Приступа Н. А., Курсанов Л. А. Физиол. раст., т. 4, в. 5, 1957.
3. Анисимов А. А., Фузина Е. К., Добрякова Л. А., Лиховидова Е. В. ДАН СССР, т. 146, № 6, 1962.

4. Аксенова Н. П., Константинова Т. Н., Никитина А. А. Физиол. раст., т. 15, 1968.
5. Гунар И. И., Крастина Е. Е., Брюшкова К. А., Беликова Е. М. Известия ТСХА, вып. 5, 1960.
6. Колосов И. И. Поглощительная деятельность корневых систем растений. Изд. АН СССР, 1962.
7. Крастина Е. Е. В сб. "Роль минеральных элементов в обмене веществ и продуктивности растений". М., "Наука", 1964.
8. Казарян В. О., Абрамян А. Г., Габриелян Г. Г. Биол. журн. Армении, XIX, №6, 1966.
9. Казарян В. О., Хуршудян П. А. Физиол. раст., т.13. в. 4, 1966.
10. Никитина А. А., Можаяева Л. В. Известия ТСХА, в. 1, 1972.
11. Бюннинг Э. Ритмы физиологических процессов. М., 1961.
12. Цыбулько В. С. Физиол. раст., т. 9, в. 5, 1962.
13. Цыбулько В. С. Физиол. раст., т. 12, в. 4, 1965.
14. Grainger I. *Ann. of Appl. Biol.*, 25, 1, 1938.
15. Новицкий Ю. А. Физиол. раст., т. 4, в. 3, 1957.
16. Мухина В. А. Тр. Бот. ин-та АН СССР, Экспериментальная ботаника, сер. 4, вып. 14, 1960.
17. Чайлахян М. Х., Бутенко Р. Г. Физиол. раст., т. 4, в. 5, 1957.
18. Аксенова Н. П., Баврина Т. В., Константинова Т. Н. Цветение и его фотопериодическая регуляция. М., "Наука", 1973.
19. Белозерский А. Н., Проскуряков Н. И. Практическое руководство по биохимии растений. М., 1951.
20. Беликов П. С., Моторина М. В. ДАН СССР, 123, № 1, 1958.
21. Муромцев Г. С. Тр. ин-та удобр. и агропочвоведения, в. 36, 183, 1960.