

## ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

М. Х. Чайлахян, чл.-корресп. АН Армянской ССР

**О связи фотопериодизма с основными физиологическими процессами растений**

(Представлено 14 IV 1953)

Явление фотопериодизма растений, открытое более тридцати лет тому назад (<sup>15</sup>), до недавнего времени рассматривалось вне зависимости от важнейших физиологических процессов, протекающих в растениях. Однако за последние годы стали накапливаться факты, показывающие, что такая зависимость существует, а, с другой стороны, были получены данные эволюционного развития, позволяющие объяснить генезис отдельных фотопериодических групп. Вместе с тем изучение реакции растений на изменение длины дня привело к установлению световой стадии, являющейся одним из важнейших этапов развития растений (<sup>1</sup>). Все это дает возможность в настоящее время представить достаточно цельную картину о характере реакций, протекающих в растениях при различной длине дня, и их связи с основными физиологическими процессами.

Исследования показали, что реакции, вызванные фотопериодическим воздействием, протекают в листьях растений и состоят из световых реакций, протекающих на свету, и темновых реакций, протекающих в темноте (<sup>11, 6, 18</sup>). В суточных и других циклах имеют значение и соотношение периодов света и темноты и абсолютная длина этих периодов. До последнего времени пределом соотношения света и темноты в течение суток, допускающим зацветание растений, считалась критическая длина дня, т. е. такая длина дня, по одну сторону которой растения продолжают вегетировать, а по другую сторону начинают цвести (<sup>10</sup>). Указывалось, что критическая длина дня у различных короткодневных и длиннодневных видов располагается в одних и тех же пределах от 8 до 18 часов, но с той существенной разницей, что короткодневные виды зацветают при длине дня ниже, а длиннодневные—выше критической длины дня. Впоследствии выяснилось, что короткодневные виды зацветают при 2—5 часах, а особо чувствительные—даже при нескольких минутах яркого света в сутки (<sup>6</sup>); что длиннодневные виды также зацветают при 5—8 часах сильного света в сутки, но при условии, что остающийся 19—16-часовой период темноты прерывается короткими вспышками света (<sup>8, 25, 23, 12</sup>). Следовательно,

настоящей критической длиной дня для короткодневных видов является 2—5 часов, а для длиннодневных 5—8 часов света в сутки; то же, что называлось до сих пор критической длиной дня и определялось в 8—18 часов света в сутки, в действительности является обратной стороной критической длины ночи в 16—6 часов, которая обычно и кладет предел зацветанию растений (рис. 1).

### Критическая длина дня

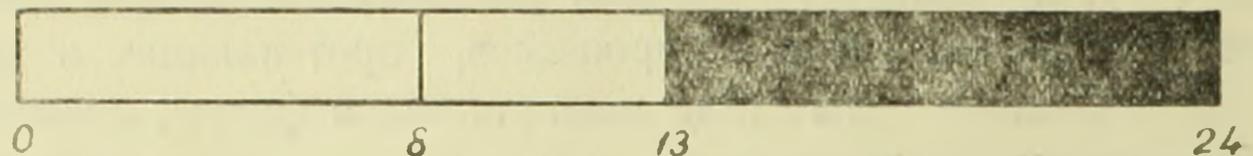
#### Короткодневные



#### Длиннодневные



#### Промежуточные



### Критическая длина ночи

#### все виды

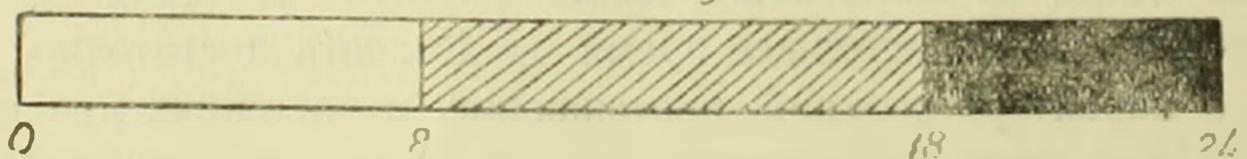


Рис. 1.

Наличие критической длины дня и критической длины ночи у короткодневных и длиннодневных видов с качественной реакцией, а также у специализированных промежуточных видов, свидетельствует о том, что световые и темновые реакции имеют определенную длительность, причем было показано, что световые реакции проходят быстро и допускают прерывистость, а темновые реакции проходят медленно и прерывания светом не допускают (15, 2, 17, 8).

При изучении влияния условий внешней среды выяснилось, что световые реакции фотопериодизма, проходящие в первые 8—12 часов суточного цикла, т. е. в условиях короткого дня, зависят от интенсивности света—проходят только на ярком свете (14, 9, 18), от качества света—наиболее интенсивно идут на оранжево-красных лучах и медленнее на синевioletовых и зеленых лучах (5, 3) от температуры—при понижении температуры замедляются, при ее повышении ускоряются (9, 13) и от содержания углекислоты в воздухе—при полном выключении атмосферной углекислоты не осуществляются (24, 19). По своей зависимости от условий внешней среды световые реакции фотопериодизма, происходящие в

первые 8—12 часов суточного цикла, как у короткодневных, так и у длиннодневных видов, полностью совпадают с реакциями фотосинтетическими (фс). Продуктами этих фотосинтетических реакций являются не углеводы-сахара, так как их искусственное введение в листья не компенсирует отсутствия углекислоты на свету (19); этим подтверждается новейшее воззрение о том, что продуктами фотосинтеза являются наряду с углеводами разнообразные вещества различной степени восстановления и содержащие иные группировки, чем углеводы.

В дальнейшем реакции идут в зависимости от того, находятся ли растения на длинном-непрерывном или на коротком дне. Если растения находятся на обычном длинном или непрерывном дне, то у длиннодневных видов цветение происходит, а у короткодневных видов оно подавляется. Таким образом, в тех же самых условиях света, в которых в первые часы у всех видов идут одинаковые и необходимые для их развития световые фотосинтетические реакции, в последующие часы идут какие-то фотохимические реакции (фх), в результате которых происходит полный распад необходимых для цветения продуктов фотосинтеза у короткодневных видов и их слабый распад у видов длиннодневных. Исследования показали, что эти фотохимические реакции по своей природе резко отличаются от фотосинтетических реакций. Они мало зависят от интенсивности света—протекают как на полном солнечном, так и на очень слабом искусственном свету (8), мало зависят от температуры—протекают на холоде и в тепле примерно с одинаковой скоростью (10) и не зависят от содержания углекислоты в воздухе—проходят при полном исключении углекислоты из окружающей атмосферы (20). Фотохимические реакции распада являются, повидимому, реакциями окислительными, проходящими в присутствии кислорода. В клетках листьев длиннодневных видов продукты фотосинтеза устойчивы к распаду на свету; в клетках короткодневных видов они мало устойчивы. Показано, например, что на непрерывном свету малой интенсивности у короткодневного вида идет полный распад крахмала, а у длиннодневных видов в этих условиях распад крахмала идет слабо (21).

Если растения находятся на коротком дне, т. е. после завершения световых фотосинтетических реакций попадают в темноту, то у короткодневных видов цветение происходит, а у длиннодневных видов оно подавляется. Таким образом, в условиях длительной темноты идут темновые реакции, в результате которых происходит полный распад необходимых для цветения продуктов фотосинтеза у длиннодневных видов и их слабый распад у видов короткодневных. Подобно тому, как реакции, проходящие только на свету, называются фотохимическими, реакции, проходящие только в темноте, могут быть названы никтихимическими (нх). Никтихимические реакции зависят от температуры—при понижении температуры замедляются, при повышении температуры ускоряются (17, 13, 7) и от содержания кислорода в воздухе—при исключении кислорода из окружающей атмосферы—они замедляются (22, 1). Эта зависимость никтихимических реакций от условий внешней среды указывает на их связь с

реакциями диссимиляции или дыхания. На эту связь указывает и замедление скорости биохимических реакций при искусственном введении сахаров в листья растений (23). В клетках листьев короткодневных видов продукты фотосинтеза устойчивы к распаду в темноте; в клетках длиннодневных видов они мало устойчивы и с течением времени начинается их сильный распад.

В наших опытах, проведенных совместно с Т. В. Некрасовой в течение вегетационного периода 1951 года, изучалась суточная динамика содержания крахмала в листьях длиннодневного вида—рудбекии и коротко-

Динамика содержания крахмала в листьях

рудбекия

перилла

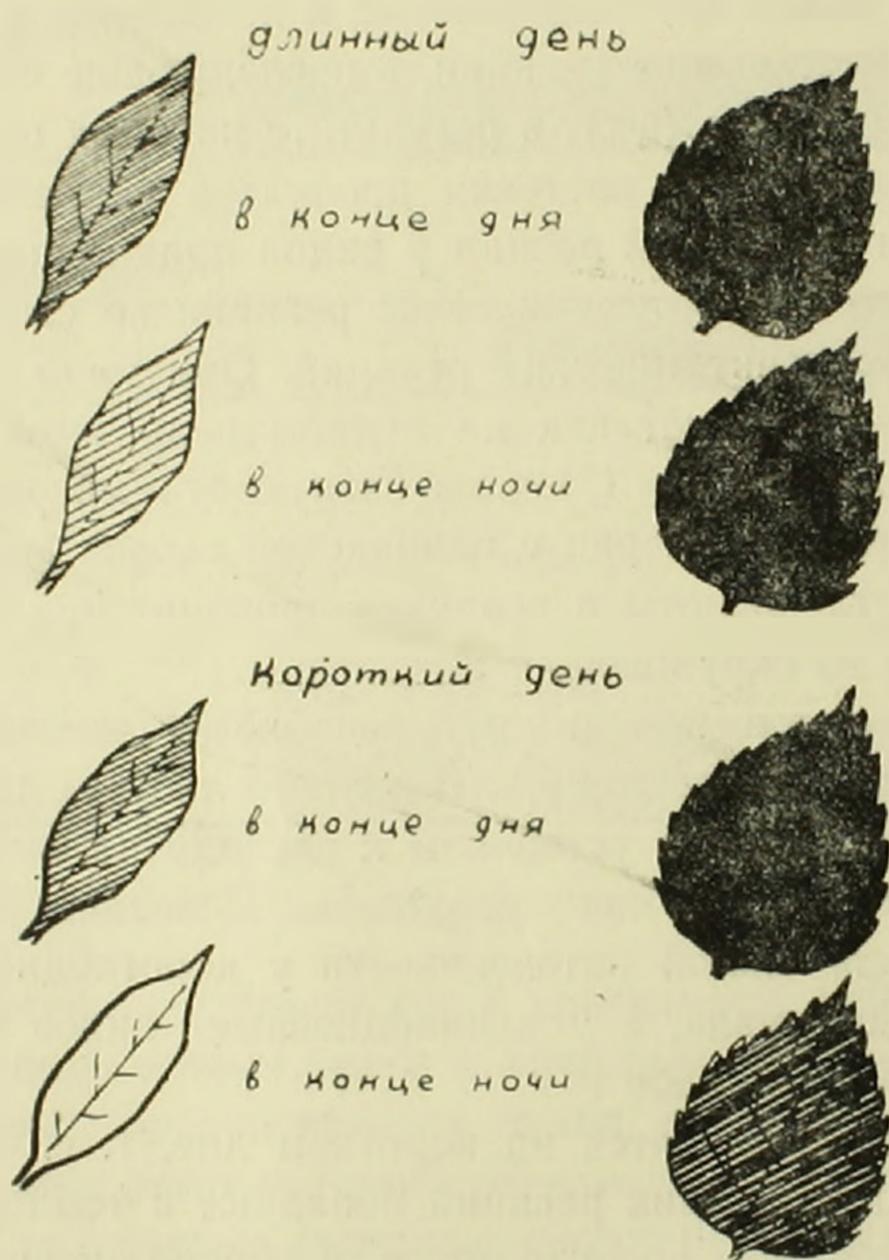


Рис. 2.

дневного вида—периллы красной в различных условиях длины дня. Выяснилось, что в листьях периллы остается много крахмала не только после короткой, но и после длинной ночи, тогда как у рудбекии после короткой ночи крахмала остается очень мало, а к концу длинной ночи он не обнаруживается вовсе (рис. 2). Результаты этих опытов, а также данные других авторов (16, 21), показали, что распад крахмала в темноте у длиннодневных видов происходит быстро, у короткодневных видов очень медленно.

Сопоставление характера световых и темновых реакций фотоперио-

дизма у короткодневных и длиннодневных видов приводит к следующим выводам. Фотосинтетические реакции, проходящие на сильном свете в присутствии углекислоты, у всех растительных видов одинаковы и дают нестойкие, лабильные продукты фотосинтеза, необходимые для цветения (ф лаб.). Фотохимические реакции, проходящие на сильном и слабом свете в присутствии кислорода, вызывают слабый распад продуктов фотосинтеза у длиннодневных видов и их сильный распад у видов короткодневных. Никтихимические реакции, проходящие в темноте в присутствии кислорода, разрушают продукты фотосинтеза у длиннодневных видов и вызывают их слабый распад у видов короткодневных. Одновременно со слабым распадом продуктов фотосинтеза идет их стабилизация, которая у длиннодневных видов осуществляется на свету, а у короткодневных видов в темноте. У нейтральных видов лабильные продукты фотосинтеза подвергаются слабому распаду и стабилизации как на свету, так и в темноте. Во всех случаях получаются одинаковые конечные стабильные продукты фотопериодизма, необходимые для зацветания растений (ф стаб). На их общность указывают многочисленные случаи зацветания короткодневных видов при их прививках на длиннодневные и нейтральные виды и, наоборот, длиннодневных видов при их прививках на короткодневные виды (11, 6, 23)

Генезис фотопериодических групп, условия прохождения световых и темновых реакций фотопериодизма у различных видов и их связь с такими основными физиологическими процессами, как фотосинтез, фотоокисление и дыхание, наиболее кратко и ясно могут быть представлены в схемах, изображенных на рис. 3.

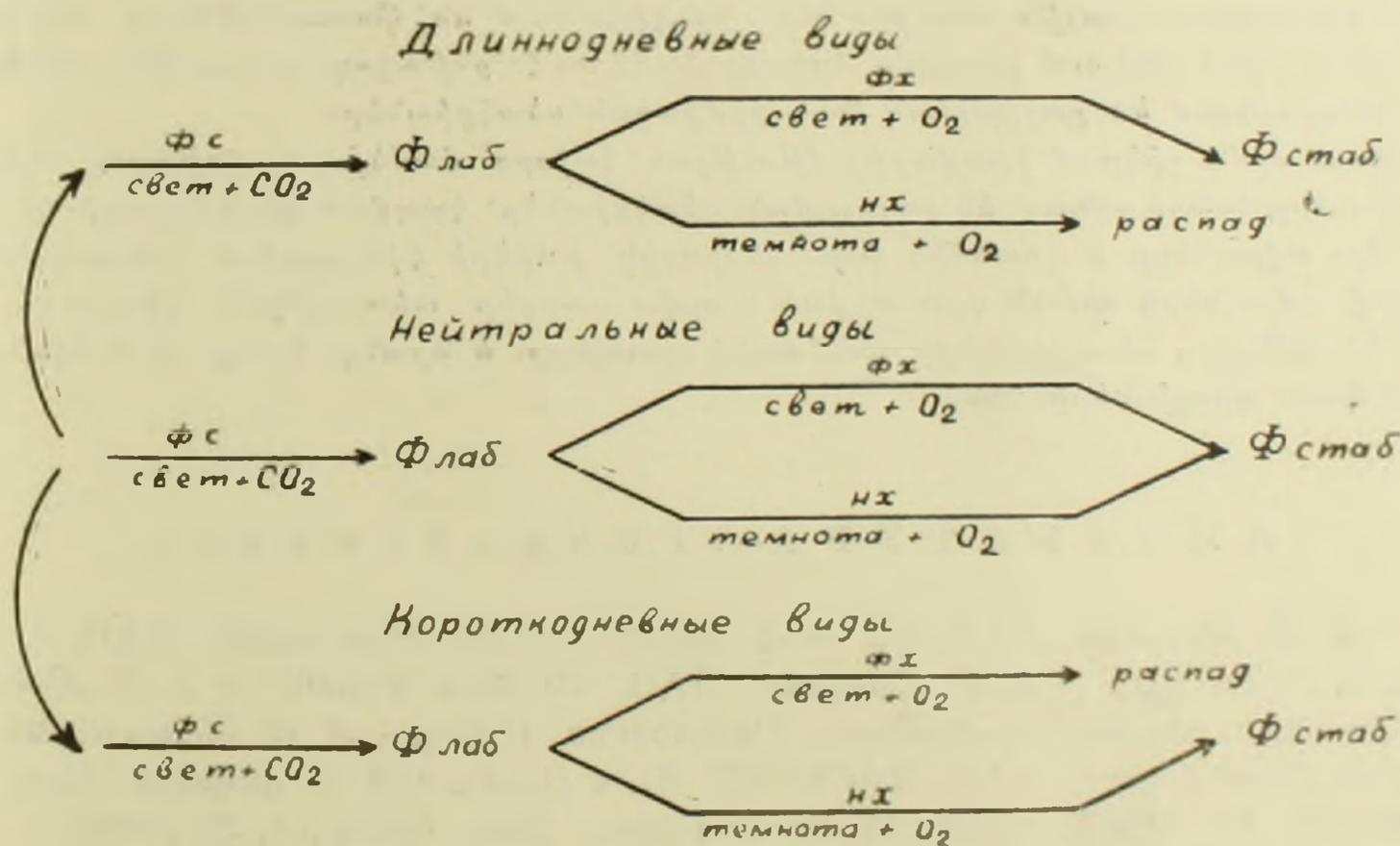
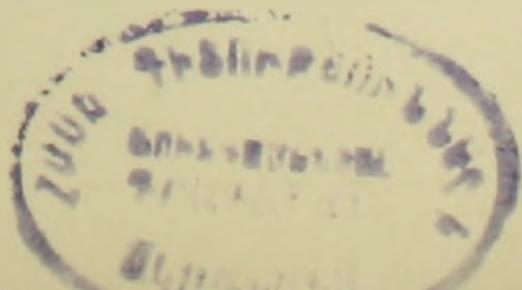


Рис. 3.

Различная способность одних и тех же продуктов фотосинтеза к распаду и стабилизации на свету и в темноте объясняется различием внутриклеточных условий у нейтральных, длиннодневных и короткодневных видов, эволюционировавших в различных условиях светового режи-



ма. У нейтральных видов, более древних по происхождению и не специализированных, продукты фотосинтеза устойчивы к распаду и на свету, и в темноте; специализация короткодневных видов пошла по пути утраты устойчивости продуктов фотосинтеза к распаду на свету, у длиннодневных—к распаду в темноте. Повидимому, это связано с различной направленностью обмена веществ, в частности с различной направленностью работы окислительно-восстановительных ферментных систем, обуславливающих у короткодневных видов сильный распад продуктов фотосинтеза на свету, а у длиннодневных видов в темноте.

Физиологическая природа продуктов фотопериодизма, необходимых для цветения растений, пока не известна, но можно предполагать, что эти продукты представляют собой вещества высокой физиологической активности, среди которых могут быть белковые вещества, высоко энергетические фосфорсодержащие соединения, каротиноиды и другие продукты обмена веществ, возникающие в зеленых листьях растений.

Մ. Խ. ՉՍՅԼՍԽՅՍՆ

**Փոտոպերիոդիզմի կապը բույսերի հիմնական ֆիզիոլոգիական պրոցեսների հետ**

Հոգվածում բերվում են տվյալներ, որոնք ցույց են տալիս բուսական տեսակների մեջ օրվա կրիտիկական երկարության և զիշերվա կրիտիկական երկարության առկայութիւնը: Այդ վկայում է այն մասին, որ ֆոտոպերիոդիզմի ժամանակ լույսային և մթային ռեակցիաներն ընթանում են որոշակի հաջորդականութեամբ և տևողութեամբ: Հարուստ փորձնական տվյալների հիման վրա ցույց է տրված, որ օրվա առաջին 8—12 ժամերում ընթացող լույսային ռեակցիաները հանդիսանում են ֆոտոսինթետիկ ռեակցիաներ, երկար օրվա ջիկլում ջերեկվա հաջորդ ժամերում ընթացող լույսային ռեակցիաները հանդիսանում են քայքայման ֆոտոքլիմիական ռեակցիաներ:

Կարճ օրվա ջիկլում (խավարի) մթության հաջորդ ժամերում ընթացող մթային ռեակցիաները հանդիսանում են քայքայման ռեակցիաներ՝ կապված դիսիմիլյացիայի հետ:

Այս տվյալների և ստանձին ֆոտոպերիոդիկ խմբերի էվոլյուցիոն զարգացման ուղենեղիսի տվյալների հիման վրա տրված է օրվա տարրեր տևողության ղեկքում բույսերի մեջ ընթացող ռեակցիաների սխեմատիկ պատկերը, և նրանց կապը հիմնական ֆիզիոլոգիական պրոցեսների հետ:

**Л И Т Е Р А Т У Р А — Գ Ր Ա Կ Ա Ն Ո Ւ Թ Յ Ո Ւ Ն**

<sup>1</sup> Л. П. Жданова, ДАН, 70, № 4 (1950). <sup>2</sup> В. М. Катунский, ДАН, 3, № 6 (1936), 15, № 8 (1937). <sup>3</sup> А. Ф. Клешнин, ДАН, 70, № 5, (1950). <sup>4</sup> Г. Д. Лысенко, Теоретические основы яровизации, Сельхозгиз (1935). <sup>5</sup> В. П. Мальчевский, Тр. лаб. светофизиол. раст., ФАИ, ВАСХНИЛ, 61, 4 (1958). <sup>6</sup> В. С. Мошков, Соц. растениев., 21, 145 (1937), ДАН, 22, № 7 (1939), Сов. ботан., 4, 32 (1940). <sup>7</sup> Т. В. Олейникова, ДАН, 62, № 5 (1948), 68, № 3 (1949). <sup>8</sup> В. И. Разумов, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., серия III, 3, 217 (1933), Соц. растениев., серия А, 15, 15 (1935), Сб. раб. по физиол. раст. пам. Тимирязева, 283 (1941). <sup>9</sup> В. И. Разумов и М. И. Смирнова, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., серия 15, № 5, 37 (1936), Вестн. соц. растен., 1 (1940). <sup>10</sup> Г. А. Самыгин, Тр. Инст. физиол. раст. им. Тимирязева, 3, в. 2 (1945). <sup>11</sup> М. Х. Чайлахян, ДАН, 4, № 2 (1936), 16, № 4 (1937), Усп. совр. биол., 10, в. 3, 515 (1939), ДАН, 31, № 9 (1941). <sup>12</sup> М. Х. Чайлахян и И. А. Рупчева,

ДАН, 60, № 7 (1948), 61, № 3 (1948). <sup>13</sup> М. Х. Чахлахян и Л. П. Жданова, ДАН, 62, № 4 (1948). <sup>14</sup> H. A. Bortwick and M. W. Parker, Bot. Gaz., 100, 374 (1938). <sup>15</sup> W. Garner and H. A. Allard, J. Agr. Res. 18, 553 (1920), 42, 629 (1931). <sup>16</sup> J. Grainger, Ann. appl. Biol., 25, 1 (1938). <sup>17</sup> K. C. Hamner and J. Bonner, Bot. Gaz., 100, 388 (1938). <sup>18</sup> K. C. Hammer, Bot. Gaz., 101, 658 (1940). <sup>19</sup> R. Harder und H. Witsch, Naturwiss, 29, 770 (1941). <sup>20</sup> R. Harder, O. Bode und H. Witsch, Jb. wiss. Bot., 91, 381 (1944). <sup>21</sup> F. Laibach, Naturwissensch, 21—22, 246 (1943). <sup>22</sup> G. Melchers und H. Claes Naturwiss, 31, 249 (1943). <sup>23</sup> G. Melchers und A. Lang, Biol. Zentrbl., 67, 105 (1948). <sup>24</sup> M. W. Parker and H. A. Borthwick, Bot. Gaz., 102, 256 (1940). <sup>25</sup> R. B. Withrow and A. Withrow, Plant Physiol., 19, 1, 6 (1944).