

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

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

Фотопериодизм и внутренние факторы цветения растений

(Представлено 20/XII 1963)

Цветение или его отсутствие является основным критерием фотопериодизма растений, по которому они делятся на различные фотопериодические группы. Естественно, что изучение условий внешней среды и внутренних факторов, регулирующих цветение, самым тесным образом связано с решением проблемы фотопериодизма в ее экологическом и физиологическом аспекте.

Изучение физиологической природы процесса фотопериодизма шло разными путями. Важное значение имели исследования трофических и гормональных факторов, в той или иной мере связанных или регулирующих этот процесс.

В области трофических факторов наибольшее внимание привлекала теория цветения Клебса о значении преобладания сахаров над азотными соединениями. Однако эта теория не оправдалась, так как вскоре после открытия фотопериодизма изучение азотно-углеводного обмена растений, находящихся на различной длине дня, показало, что если цветению длиннодневных видов способствует недостаток азотистых соединений и избыток сахаров, то цветению короткодневных видов, наоборот, способствует богатое азотистое питание и относительно низкое содержание сахаров (¹⁻³).

Недавно проведенные исследования показали, что продукты первого этапа фотопериодизма-фотосинтеза могут быть заменены как сахарозой, так и другими активными восстановителями—восстановленной аскорбиновой кислотой, цистеином и глутатионом (⁴⁻⁶). Из этого следует, что на этом этапе специфики фотопериодизма нет и он является общим для растений различных фотопериодических групп. Специфика фотопериодизма проявляется на втором этапе, когда превращения веществ идут на дополнительном свете (в цикле длинного дня) или в темноте (в цикле короткого дня). Изучение фотохимических и темновых реакций этого этапа показало, что как у длиннодневных, так и у короткодневных видов они протекают при обязательном доступе кислорода (⁷). При этом длительный период света на длинном дне активизирует деятельность металлсодержащих окси-

даз, тогда как длительная темнота на коротком дне активирует оксидазы остаточного дыхания (⁸).

Таким образом, исследования, проведенные в области трофических факторов, приводят к следующему выводу: цветение длиннодневных видов происходит при усилении обмена углеводов и высокой активности металлсодержащих оксидазных систем; цветение короткодневных видов происходит при усилении обмена азотистых соединений и высокой активности оксидаз остаточного дыхания.

Изучению роли гормональных факторов и физиологически активных веществ в фотопериодизме в последнее время значительно способствовало открытие гиббереллинов. После того, как выяснилось стимулирующее действие этих веществ на рост и цветение многих растений было произведено изучение динамики гиббереллино-подобных веществ или природных гиббереллинов в листьях растений, произрастающих в различных условиях длины дня. Оказалось, что у всех растительных видов, независимо от характера их фотопериодической реакции, гиббереллиноподобных веществ на длинном дне всегда больше, чем на коротком (⁹). Это соотношение полностью совпало с ранее установленной закономерностью в отношении ауксинов—содержание их в стеблевых верхушках у всех растительных видов также больше на длинном дне и меньше на коротком (¹⁰).

Вместе с тем сопоставление действия гиббереллинов на длиннодневные и короткодневные виды с результатами прививок между этими видами показало, что в общем комплексе гормонов цветения или флоригена гиббереллины составляют лишь одну группу веществ, влияющих на формирование и рост стеблей. Вторую группу веществ, непосредственно влияющих на образование цветков, составляют соединения еще неизвестной природы, предположительно названные антезинами и образующиеся в большем количестве на коротком дне (¹¹).

Это совпадает с большим содержанием на коротком дне нуклеиновых кислот и их производных в стеблевых почках как длиннодневных, так и короткодневных видов (^{12, 13}).

Таким образом, изучение гормональных факторов и физиологически активных веществ также привело к установлению определенных закономерностей и позволило выявить две сопряженные системы. Первую сопряженную систему составляют: 1) гиббереллины, образующиеся в листьях и обуславливающие формирование цветочных стеблей и 2) антезины, образующиеся в листьях и обуславливающие возникновение цветков. Вторую систему составляют: 1) ауксины, образующиеся в стеблевых почках и регулирующие их ростовую активность и 2) производные нуклеинового обмена, образующиеся в стеблевых почках и регулирующие дифференцировку меристематических тканей.

Суммируя все приведенные данные, можно представить себе такую общую картину значения трофических и гормональных факторов в цветении растений (фиг. 1).

1. Между физиологически активными соединениями и метаболитами—питательными веществами существует тесная связь, поскольку они являются звеньями одного общего обмена веществ. Зацветание длиннодневных видов происходит при усилении углеводного обмена и

ГОРМОНАЛЬНЫЕ И ТРОФИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ



Фиг. 1. Схема трофических и гормональных факторов цветения растений. Цветение у короткодневного вида отсутствует на длинном дне (Д), так как содержание антезинов и белков в листьях и нуклеозидов (метаболитов обмена нуклеиновых кислот) в стеблевых почках не достигает необходимого критического уровня. Цветение у длиннодневного вида, наоборот, отсутствует на коротком дне (К), так как содержание гиббереллинов и углеводов в листьях и ауксинов в стеблевых почках не достигает необходимого критического уровня. Во всех других случаях растения цветут, так как содержание всех необходимых метаболитов в листьях и стеблевых почках достигает критического уровня.

в нем определяющую роль играют не обычные промежуточные, а специализированные конечные продукты—гиббереллины и связанные с ними ауксины. Зацветание короткодневных видов наступает при усилении азотного и белкового обмена, и определяющую роль в нем играют не обычные промежуточные, а специализированные конечные продукты—вещества типа антезина и связанные с ними производные обмена нуклеиновых кислот. Зацветание нейтральных видов наступает при обоих типах обмена.

2. В тканях растений всех видов—длиннодневных, короткодневных и нейтральных, при всех условиях внешней среды имеются одни и те же метаболиты в их большом разнообразии. Для перехода растений к зацветанию имеет значение количественное содержание тех или иных метаболитов и их соотношение—в листьях соотношение гиббереллинов и антезинов, углеводов и белков, в стеблевых почках соотношение ауксинов и производных нуклеинового обмена. Зацветание растений наступает в тех случаях, когда содержание всех необходимых метаболитов в листьях и стеблевых почках достигает определенного критического уровня.

3. У всех растительных видов, независимо от характера их фотопериодической реакции, под влиянием одних и тех же условий внешней среды изменения в динамике содержания метаболитов являются однозначными и идут в одних и тех же направлениях, хотя и с различной скоростью и в различной мере. Как у длиннодневных, так и у короткодневных и нейтральных видов в условиях длинного дня идет увеличение содержания гиббереллинов и углеводов в листьях и ауксинов в стеблевых почках. В условиях короткого дня идет увеличение веществ типа антезина, содержания белков в листьях и производных обмена нуклеиновых кислот в стеблевых почках.

Настоящие выводы подводят нас к противоречию, заключающемуся в том, что возникновению цветков у длиннодневных и короткодневных видов предшествует совершенно противоположный обмен веществ, что с общебиологической точки зрения неприемлемо.

Разрешение этого противоречия дает эволюционно обоснованное представление о том, что цветение всех растений происходит в две фазы: 1) фазу формирования и роста стеблей и 2) фазу формирования цветков. Генезис длиннодневных видов из нейтральных шел по пути приспособления их к переживанию суровой зимы через утрату способности к формированию стеблей в условиях осеннего дня; генезис короткодневных видов из нейтральных шел по пути приспособления их к переживанию летнего периода тропических дождей или засухи через утрату способности к образованию цветков в условиях весеннего длинного дня.

Поэтому тот или иной комплекс благоприятных внутренних условий ускоряет или вызывает цветение, действуя на его разные фазы: у длиннодневных видов на первую фазу цветения—образование гиббереллинов и формирование стеблей, которая для них является критической; у короткодневных на вторую фазу—образование антезинов и формирование цветков, которая является критической для них.

Фаза образования цветков у длиннодневных видов и фаза образования и роста стеблей у короткодневных видов имеют генетически закрепленные благоприятные внутренние условия как на длинном, так и на коротком дне. У нейтральных видов ни одна из двух фаз цветения не является критической и они зацветают при любой длине дня.

Институт физиологии растений
имени К. А. Тимирязева
Академии наук СССР

Մ. Խ. ԶԱՅՆԱԽՅԱՆ

Ֆոտոսպերիոդիզմը և բույսերի ծաղկմանն ներքին գործոնները

Ֆոտոսպերիոդիզմի շուրջը կատարված բազմաթիվ ուսումնասիրություններից պարզվում է, որ տեղախ ֆոտոսպերիոդիկ սեակցիայի բնույթից, երկար օրվա պայմաններում ուժեղանում է ածխաջրատների փոխանակությունը բույսի մեջ, շատանում է գիրերելինի պարունակությունը տերևներում և աուքսիններինը ցողունային բողբոջներում:

կարճ օրվա պայմաններում ուժեղանում է սպիրտակուցային նյութերի փոխանակությունը, շատանում է անտեղիներին բանակը տեղեկանում, նուկլեինյան թթուների փրկատները ցողունային բողբոջներում, բույսերի ծաղկումը տեղի է ունենում ծաղկային բողբոջների և ծաղիկների գոյացման երկու փուլերում:

Երկար օրյա բույսերի ճգնաժամային փուլը հանդիսանում է ծաղկային ցողունների թաղանթը, որն առաջանում է միայն երկար օրում՝ առաջացող ներքին պայմաններում: Երկրորդ փուլն իրագործվում է երկար և կարճ օրվա պայմաններում: Կարճօրյա բույսերի ճգնաժամային փուլը ծաղիկների գոյացման փուլն է, որը կատարվում է միայն կարճ օրում առաջացող ներքին պայմաններում:

Առաջին փուլը իրագործվում է երկար և կարճ օրվա պայմաններում: Մինչդեռ չեզոք բույսերի մոտ ծաղկման ոչ մի փուլը չի հանդիսանում ճգնաժամային, ընդ որում ծաղկման երկու փուլերն էլ տեղի են ունենում թե կարճ և թե երկար օրվա պայմաններում:

ЛИТЕРАТУРА — ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

- ¹ М. Х. Чайлахян, Гормональная теория развития растений, Изд. АН СССР, 1937. ² Д. Денфеллер, *Planta*, 31, и 3,418 (1940). ³ А. Кнодель, *Bot.*, 29, и. 10, 449 (1936). ⁴ А. Ланг, *Proc. IV intern. Congress of Biochem.* 126 (1958). ⁵ Дж. Ливерман, *Bot. Gaz.*, 115, 126 (1953). ⁶ Ф. Лона, *Nuovo Giornale botanico italiane*, 60, 853 (1953). ⁷ М. Х. Чайлахян и Т. Н. Константинова, *Физиология растений*, 9, в. 6, 693 (1962). ⁸ М. Х. Чайлахян и Н. Н. Аксенова, *Физиология растений* 6, в. 6, 699 (1959). ⁹ М. Х. Чайлахян и В. Н. Ложникова, *Физиология растений*, 7, в. 5, 521 (1960), 9 в. 1, 21 (1962). ¹⁰ М. Х. Чайлахян и Л. П. Жданова, *ДАН СССР*, 19, 107, 219, 305 (1938). ¹¹ М. Х. Чайлахян, *Физиология растений* 5, в. 6, 541 (1958), *Известия АН СССР*, с. биол. № 2, 206 (1960). ¹² Р. Г. Бутенко, *Физиология растений* 5, № 5, 417 (1953). ¹³ Н. С. Туркова и Л. А. Жданова, Тез. докл. секц. физ. раст. II дел. съезда Всес. бот. общ. 61 (1957).