

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

М. Х. ЧАЙЛАХЯН

ФОТОПЕРИОДИЗМ И СПОСОБНОСТЬ РАСТЕНИЙ К ЦВЕТЕНИЮ

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 19 XII 1947)

Открытие фотопериодизма сыграло выдающуюся роль в физиологии развития растений не только потому, что вскрыло решающую роль длины дня в зацветании растений, но и потому, что дало в руки исследователей прекрасный метод к распознаванию интимных процессов генеративного развития растений. Как это было установлено впервые Гарнером и Аллардом (7), а затем подтверждено в многочисленных исследованиях, доминирующую роль в явлении фотопериодизма играет не свет и не темнота, взятые в отдельности, а смена света и темноты или, в природной обстановке, смена дня и ночи.

Однако смена дня и ночи, на фоне которой шла эволюция растительных видов, не является обязательным условием для зацветания растений. Опыты ряда исследователей (1, 7, 10) показали, что при выращивании растений на непрерывном свете длиннодневные и нейтральные виды столь же быстро переходят к цветению и плодоношению, как и на длинном 16—18-часовом дне; типичные короткодневные растения в этих условиях не зацветают так же, как и на длинном дне.

В последние годы были приведены факты, доказавшие способность растений к цветению и в условиях другого крайнего предела — в непрерывной темноте (6, 8, 11). Было показано, что семена гороха, выращиваемые из семян в темноте на агаре с питательной смесью из минеральных соединений и сахарозы, образуют цветы и даже семена, растеньица же шпината дают цветочные почки; Спёр (12) выращивал зеленые и альбиносные проростки кукурузы в непрерывной темноте, снабжая их раствором сахарозы через листья с подрезанными верхушками, до образования цветов и редуцированных плодов. В дальнейшем нами совместно с И. А. Рупчевой (4) было показано, что конские бобы, фасоль, тыква и гречиха при выращивании их в непрерывной темноте из семян в почве и без дополнительного питания органическим веществом извне образуют зачатки цветочных органов или бутоны. Тогда же нами было подчеркнuto, что все испытанные виды, проявившие способность к цветению в темноте, являются растениями длинного дня или нейтральными, но не растениями короткого дня. Вставал вопрос, способны ли типичные растения короткого дня к цветению в непрерывной темноте или они также лишены этой способности, как и на непрерывном свете.

Для решения этого вопроса нами были предприняты опыты с типичным растением короткого дня — красной периллой (*Perilla nankinensis*) и растением длинного дня — двухцветной рудбекией (*Rudbeckia bicolor*). Опыты проводились в темной комнате оранжереи Института физиологии растений в вегетационный период 1947 г., от 2 VIII по 10 X. Семена периллы и рудбекии были высеяны 31 III и

выращивались сначала на длине дня, полностью предотвращающей генеративное развитие растений: рудбекия на коротком 10-часовом дне и перилла на естественном длинном дне, к которому с 1 VIII добавлялся электрический свет 300-W ламп, включаемых засветло до 12 час. ночи. Ко 2 VIII растения находились в фазе вегетативного роста: рудбекия в виде розеток с многочисленными листьями, а перилла в виде стебельных растений, достигнувших 40—50 см высоты. В этот день был начат опыт выращивания растений в непрерывной темноте с подкормкой сахарозой через корни по методу двухярусной культуры корней, разработанному ранее нами и А. А. Меграбян (3). За 3 недели до начала опыта вазоны с растениями, находившиеся в поддонниках, были приподняты на черепках и полив производился только в поддонники, в результате чего корни проросли через нижнее отверстие вазона и образовали прядь, продолжавшую расти в воде поддонников. У рудбекии именно эти корни и были погружены в водный 1% раствор сахарозы, находившийся в 0,5-литровых банках, которыми были заменены поддонники; у периллы дополнительно были освобождены от земли и пропущены через отверстие вазона в 1% раствор сахарозы корни, прилегающие к дну вазона.

Общая схема опыта по каждому из двух опытных объектов была такова: 1) растения перенесены в непрерывную темноту в темную комнату оранжереи, 2) растения перенесены в непрерывную темноту после удаления листьев, 3) растения оставлены на неблагоприятной длине дня (рудбекия на коротком и перилла на длинном дне). Повторность опыта была четырехкратная с тем отличием, что в третьем варианте 2 контрольных растения находились на сахарозе и 2 растения на воде. Смена растворов производилась один раз в неделю (15 VIII, 22 VIII, 29 VIII, 6 IX, 13 IX, 20 IX и 24 IX). За время пребывания в темноте растения рудбекии образовали значительное число новых этиолированных желтовато-белых листьев, у растений периллы несколько вытянулись верхушки и большая часть листьев главного стебля опала.

Через 23 дня после начала опыта, 25 VIII, из 8 растений рудбекии, находившихся в непрерывной темноте, 3 растения начали стрелковаться (2 с листьями и 1 без листьев) и появившиеся стрелки в дальнейшем начали расти; другие растения находились в более угнетенном состоянии и стрелок не образовали. В период 2—8 IX все растения постепенно отмерли. Помещение корней рудбекии в раствор сахарозы не предотвратило гибели растений и не сыграло существенной роли в переходе части растений к стрелкованию, на что указывают параллельно поставленные нами и Г. А. Самыгиным (5) опыты, в которых более крупные растения рудбекии проявили способность к стрелкованию и образованию бутонов в непрерывной темноте и без дополнительной подкормки сахарозой. Контрольные растения на коротком дне до конца опытов оставались в виде розеток без каких-либо признаков стрелкования.

Растения периллы более длительное время оставались в темноте в вегетативном состоянии, но через 32 дня после начала опыта, 3 IX, на 3 растениях, внесенных в темноту с листьями, появились многочисленные мелкие бутоны белого цвета, а 6 IX появились бутоны и на четвертом растении. К этому времени на растениях оставалось по 1—3 листа на главном стебле и мелкие листья на пазушных побегах и общее состояние растений было угнетено. Поэтому 6 IX растения из темноты были перенесены на длинный день, сначала на слабый свет, а 9 IX на естественный свет с дополнительным электрическим освещением, рядом с контрольными экземплярами. 6 IX путем микроскопического анализа было установлено, что бутоны представляют вполне дифференцированные цветочные соцветия. Рас-

тения, перенесенные в непрерывную темноту после удаления листьев, не дали бутонов и 27 IX погибли.

Бутонизировавшие в темноте растения периллы в условиях длинного дня в оранжерее через несколько дней оправались, на них стали появляться новые молодые листочки и начался рост бутонов. Через 22 дня после образования бутонов начали развергиваться одиночные цветы на 3 растениях в такой последовательности: 25 IX, 27 IX и 1 X. После первых цветков стали распускаться другие, но опять-таки одиночные, а не так, как бывает под влиянием короткого дня, когда на соцветиях наблюдается массовое распускание цветов. Контрольные экземпляры на длинном дне оставались до конца опыта без каких-либо признаков заложения цветочных бутонов (рис. 1).

Выдерживание корней растений в растворе сахарозы и в этом случае не сыграло решающей роли; об этом свидетельствует результат другого нашего опыта, в котором 2 экземпляра вегетирующей периллы с длинного дня 8 VIII были помещены в темноту в вазонах без какой-либо подкормки сахарозой и один из них 15 IX, т. е. через 38 дней, образовал такие же бутоны, как и растение

с корнями, погруженными в раствор сахарозы. Значение сахарозы проявилось лишь в поддержании жизнеспособности растений, что и позволило сохранить их до заложения цветочных органов.

Результаты наших опытов, подтверждая ранее установленный факт способности типичных растений длинного дня зацветать в непрерывной темноте, показывают, что зацветать в непрерывной темноте могут также и типичные растения короткого дня.

Общее заключение таково, что способность к цветению заложена в природе каждого растительного вида, независимо от характера его фотопериодической реакции. Это дает возможность представить себе

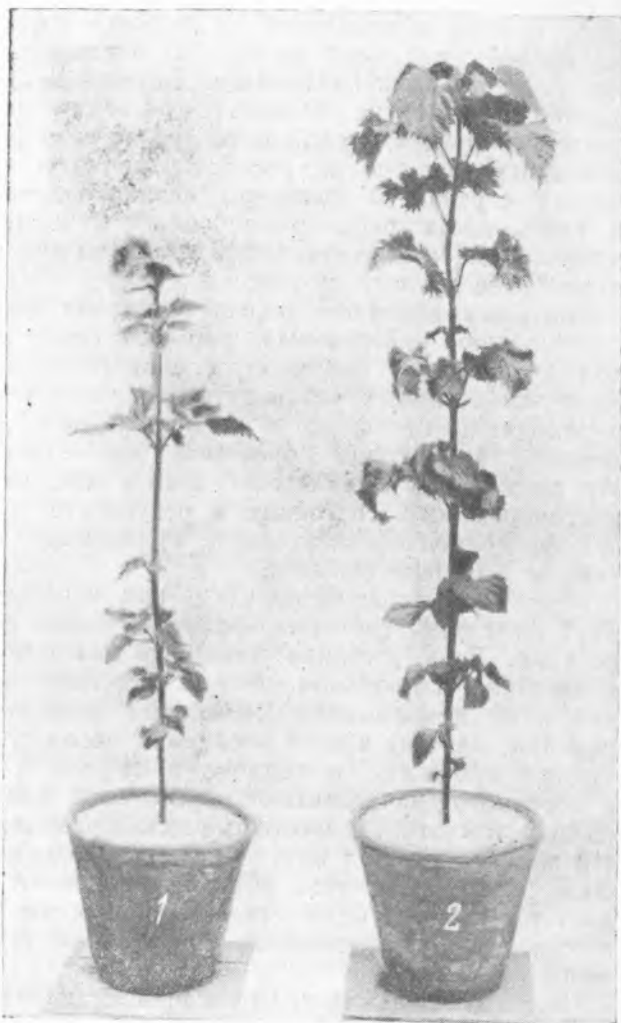


Рис. 1. Цветение периллы под влиянием непрерывной темноты. Слева растение, выращенное на длинном дне и получившее 35 дней непрерывной темноты, с бутонами и одиночными цветами; справа — контрольное растение, все время находившееся на длинном дне (фото 7 X 1947)

картину генезиса различных фотопериодических групп следующим образом. Проявление способности к цветению, ее реализация в природных условиях встречается с условиями, либо благоприятными и способствующими, либо неблагоприятными и задерживающими. Растения, нейтральные к длине дня, на любой широте встречаются с условиями, благоприятствующими выявлению способности к цветению, и этим объясняется их широкое распространение от тропиков до крайних пределов ареала растительности. У растений короткого дня способность к цветению ярко выявляется на коротком дне, а на длинном дне она не реализуется благодаря неблагоприятным условиям светового режима; такой путь приспособления и специализации привел к ограничению их распространения в тропических и субтропических странах. У растений длинного дня — обитателей умеренных и арктических районов — способность к цветению проявляется на длинном дне и подавляется на коротком дне. Следовательно, исходной и наиболее древней формацией следует считать нейтральные формы, из которых возникли вначале растения короткого дня, а по мере продвижения нейтральных форм на север и юг в умеренные и холодные широты, получили начало растения длинного дня. Если в экспериментальных условиях растения длинного дня (и нейтральные) переходят к цветению и на непрерывном свете и в непрерывной темноте, а растения короткого дня — в непрерывной темноте, то это прежде всего свидетельствует о том, что эти растения достигают цветочноспелого состояния в результате целого комплекса внутренних физиологических реакций, приводящих к соответственным изменениям в обмене веществ.

Фотопериодический процесс, как известно (², ⁹), складывается из двух фаз: фазы световых, фотохимических реакций и фазы темновых реакций. Если растения длинного дня одинаково быстро переходят к цветению и плодоношению на естественном длинном 16—18-часовом дне и на непрерывном 24-часовом дне, это значит, что темновые реакции, идущие в 6—8 последних часов суточного цикла, одинаково быстро протекают в темноте и на свету. Когда растения длинного и короткого дня достигают образования цветочных органов в непрерывной темноте, где фотохимические реакции полностью исключаются, это значит, что ход внутренних физиологических реакций в начальной фазе отличен от тех, которые протекают на благоприятной длине дня, так как они осуществляются за счет веществ, уже имеющихся в семенах или растениях; в конечной фазе реакции приобретают общий характер.

Все это показывает, что в процессах перехода растений от вегетативного роста к генеративному развитию основным стержнем развития растений являются внутренние последовательно идущие физиологические реакции, которые даже при разном сочетании факторов внешней среды приводят растения к одному и тому же цветочноспелому состоянию.

Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева
Академии Наук СССР

Поступило
10 X 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. А. Максимов, *Природа*, № 5—6, 61 (1933). ² М. Х. Чайлахян, *ДАН*, **31**, 945 (1941). ³ М. Х. Чайлахян и А. А. Меграбян, *ДАН*, **48**, № 2 (1945). ⁴ М. Х. Чайлахян и И. А. Рупчева, *ДАН*, **53**, № 2 (1946). ⁵ М. Х. Чайлахян и Г. А. Самыгин, *ДАН*, **59**, № 1 (1948). ⁶ G. Borgström, *Botaniska Notiser*, 1939, pp. 830—838. ⁷ W. W. Garner and H. A. Allard, *J. Agr. Research*, **18**, 553 (1920). ⁸ G. Gentheff and A. Gustafsson, *Hereditas*, **26**, H. 1—2, 250 (1940). ⁹ K. C. Hammer, *Bot. Gaz.*, **101**, No. 3, 658 (1940). ¹⁰ R. Harvey and E. Hendricks, *ibid.*, **74**, 447 (1922); **77**, 330 (1924). ¹¹ G. Melchers u. A. Lang, *Biol. Zbl.*, **61**, H. 1/2, 16 (1941). ¹² H. A. Spoer, *Plant Physiology*, **17**, 397 (1942).