

Б. С. МОШКОВ, Г. А. ОДУМАНОВА-ДУНАЕВА

### О СВЯЗИ ТЕМНОВОЙ ФИКСАЦИИ УГЛЕКИСЛОТЫ С ФОТОПЕРИОДИЗМОМ

(Представлено академиком А. Л. Курсановым 10 VI 1969)

В ряде исследований показана необходимость фотосинтеза для осуществления фотопериодической реакции цветения (<sup>1-3</sup>) и др.). Сведения о роли темновой фиксации CO<sub>2</sub> в фотопериодизме немногочисленны и не всегда убедительны (<sup>4,5</sup>) и др.).

Весьма эффективным приемом изучения связи темновой фиксации углекислоты с фотопериодизмом является исключение атмосферной CO<sub>2</sub> в период индукционной ночи.

Нужно отметить, что при создании безуглекислотной атмосферы возникают методические трудности. Поэтому следует с большой осторожностью относиться к результатам исследований, в которых, судя по публикациям, листья экспонировались лишь в условиях сильного дефицита атмосферной углекислоты. Это касается экспериментов, где герметизация подверглась целиком горшечная культура, где использовались ненадежные средства герметизации (парафин и т. п.) и не обеспечивалось равномерное заполнение герметичного пространства безуглекислотным воздухом, где отсутствовал систематический контроль за герметизацией в течение опыта (<sup>6,7</sup>). Известно, что самое незначительное проникновение атмосферной углекислоты к листьям может принципиально изменить результаты исследования (<sup>8</sup>).

В целях выяснения роли темновой фиксации углерода в фотопериодической реакции растений короткого дня мы провели изучение процессов репродукции у периллы масличной (*Perilla osymoides* L.) при изъятии углекислоты в темновые периоды на фоне различных актиноритмов.

Значение атмосферной CO<sub>2</sub> в ночные периоды для фотопериодических реакций, осуществляющихся на длинном дне, изучалось на примере процесса вивипарии у бриофиллума (*Kalanchoe daigremontiana* Jacobs.), который отличается высоким уровнем темновой фиксации углерода (<sup>9,10</sup>).

Для опытов использовали растения периллы, выращенные на световом режиме, исключаяющем цветение (непрерывное освещение люминесцентными лампами ДС-40). После хирургической подготовки на растениях оставляли по одному листу (6—7-го яруса) и по два пазушных побега (5—6-го яруса). Для экспозиции в атмосфере, лишенной углекислоты, листья в вертикальном положении вводили в стеклянные камеры небольшой емкости при помощи специальных резиновых пробок и сальника из ваты, пропитанной смесью вазелина с воском. Герметичность камер ежедневно контролировали. Через камеры протягивали воздух, лишенный CO<sub>2</sub> в очистительных щелочных установках (<sup>5</sup>), дополнительных жидким щелочным поглотителем (40% KOH). Растения размещали на свету зеркальных ламп накаливания (ЗН-17). Мощность лучистого потока, падающего на морфологически верхнюю сторону листа, обращенную к центру световой установки, составляла 75 Вт/м<sup>2</sup>, на нижнюю 55 Вт/м<sup>2</sup>. На время темнового периода растения закрывали светонепроницаемыми чехлами.

В течение 2 недель растения получали различный световой режим в соответствии с вариантами опыта: 10-часовой день, 4-часовой день,

10 час. света и 38 час. темноты (двухсуточный цикл). У одной группы растений листья находились ночью в атмосфере без углекислоты (в варианте с двухсуточным циклом в течение последних 24 час.). Листья контрольных растений в темновой период находились в атмосфере обычного воздуха. Через 2 недели листья периллы вынимали из камер и все растения переводили на непрерывное люминесцентное освещение. В течение

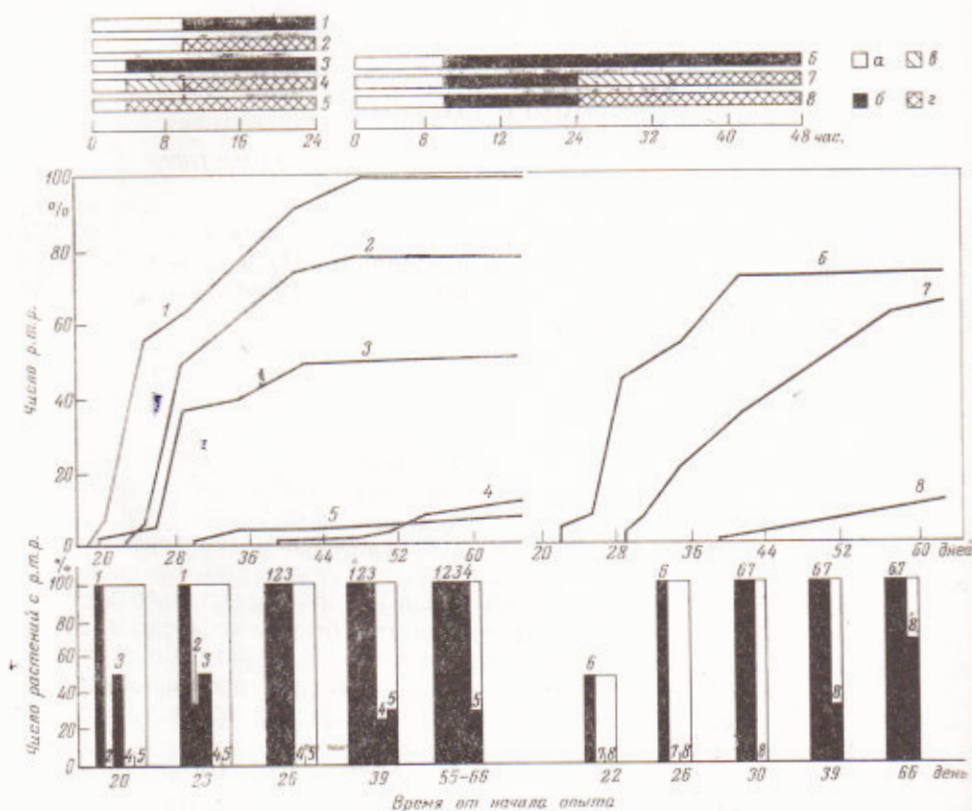


Рис. 1. Влияние темновой фиксации углекислоты на репродуктивные процессы (образование репродуктивных точек роста — р.т.р.) у периллы масличной. Схематическое изображение вариантов опыта (обозначены как 1—8) — в верхней части рисунка в виде полос (а — экспозиция листьев на свету в атмосфере обычного воздуха, б — темновые периоды актиноритма в нормальной атмосфере, в — часы света в атмосфере без  $\text{CO}_2$ , г — часы темноты без  $\text{CO}_2$ ).

опыта отмечалось появление репродуктивных изменений точек роста, а также дальнейшее развитие зачатков репродуктивных органов.

Полученные данные свидетельствуют о значительном влиянии темновой фиксации углекислоты на характер фотопериодической реакции периллы. Растения, находившиеся в течение 14-часовой ночи в нормальных условиях, через месяц после образования репродуктивных точек роста перешли к бутонизации, а еще через две недели зацвели. У растений лишенных атмосферной  $\text{CO}_2$  в темновой период актиноритма, наблюдалась некоторая задержка репродуктивных изменений точек роста и ослабление этого процесса на 20—25% (рис. 1, 1, 2), появившиеся зачатки бутонов не получили дальнейшего развития и цветения не было до конца опыта (в течение 70 дней).

При укорочении дня до 4 час. бутоны закладываются в нормальные сроки и за время опыта 50—70% точек роста становятся репродуктивными. Отсутствие атмосферной углекислоты в течение 20-часовой ночи приводит к исключению репродуктивных процессов у большинства растений.

и лишь у отдельных экземпляров с большим запозданием появляются единичные зачатки бутонов, которые в процессе последующего на непрерывном освещении не развиваются в нормальные цветы (рис. 1, 3, 5).

Сокращение 20-часовой безуглекислотной ночи на 6 час. за счет света в атмосфере без  $\text{CO}_2$  почти не изменяет результатов опыта. Световое воздействие, не связанное с фотосинтезом, в данном случае не проявило морфогенетического эффекта (рис. 1, 3—5).

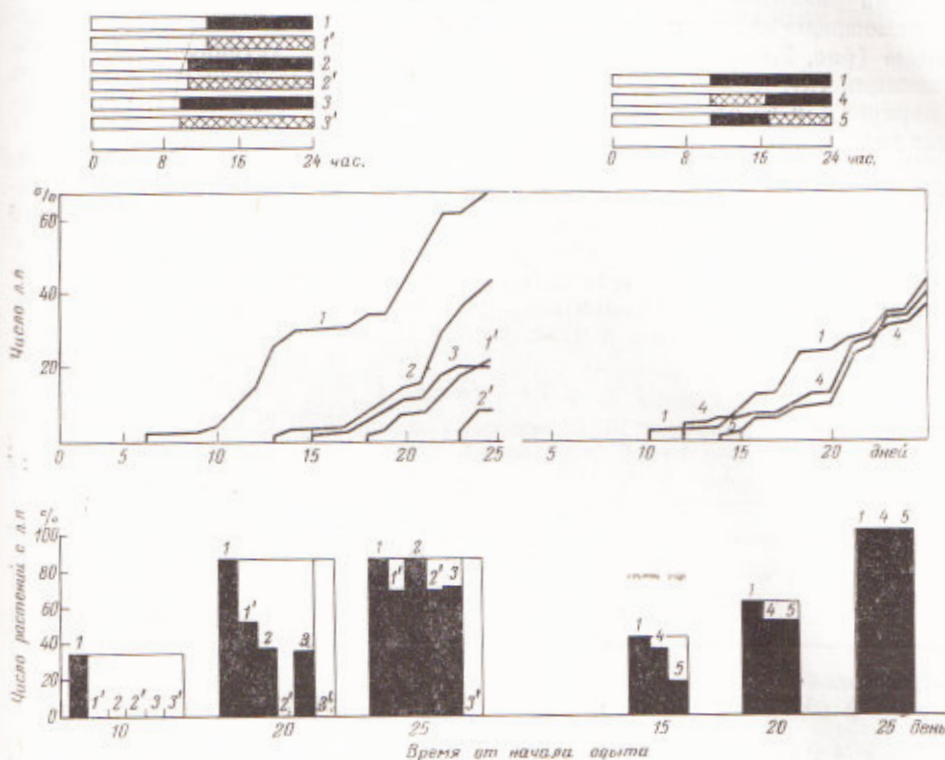


Рис. 2. Влияние темновой фиксации углекислоты на образование листовых почечек (л.п.) у *Kalanchoe daigremontiana* Jacobs. Обозначения те же, что на рис. 1

Резкое подавление репродуктивных процессов происходило при чередовании одного 10-часового дня в нормальной атмосфере с сутками темноты в атмосфере, лишенной углекислоты (рис. 1, 6, 8). Если в этом опыте первые 10 час. безуглекислотной темноты заменить светом в атмосфере без  $\text{CO}_2$ , то репродуктивный процесс заметно стимулируется и приближается к контролю (10 час. света и 38 час. темноты в атмосфере обычного воздуха) (рис. 1, 6—8). В указанных условиях морфогенетическое действие света, не связанное с ассимиляцией углекислоты, выявляется со всей очевидностью.

В опытах с бриофиллумом получены данные о влиянии темновой фиксации углекислоты на процесс вивипарии. Исследования проводились с декаптитированными растениями в фазе 3 листьев (двух ювенильных и одного настоящего), культивируемыми в миниатюрных сосудиках из полистирола на растворе Гельригеля. Для экспозиции в безуглекислотной атмосфере сосудики с растениями укрепляли на мягких резиновых пробках, закрывающих нижнее отверстие камер. Полное отсутствие атмосферной углекислоты в камерах обеспечивалось целым рядом мероприятий: приготовлением питательного раствора на воде, не содержащей  $\text{CO}_2$ , но насыщенной кислородом воздуха, дополнительными щелочными поглотителями внутри камер, использованием комбинированной замазки и систематическим контролем за герметичностью.

В условиях водной культуры бриофиллум образует листородные почки в широком диапазоне длины дня (но не короче 8-часового). Быстрее всего 80—100%-я вивипария осуществляется на непрерывном освещении, несколько медленнее на 13-часовом дне. На 10-часовом дне за 25 суток опыта по краям листьев образуется до 20% почек (от возможного их количества).

При исключении углекислоты в 11—13-часовой темновой период актиноритма развитие листородных почек сильно подавляется. Изъятие CO<sub>2</sub> из атмосферы в течение 14-часовой ночи полностью исключает пролиферацию (рис. 2, группа кривых 1—3'). Частичное устранение темновой фиксации CO<sub>2</sub> действует уже гораздо слабее; безуглекислотная атмосфера в первую или во вторую половину 13-часовой ночи почти не угнетает процесс вивипарии (рис. 2, группа кривых 1, 4, 5).

Таким образом, в опытах с *Perilla osymoides* L. и *Kalanchoe daigremontiana* Jacobs. темновая фиксация углекислоты выступает в качестве важного фактора нормального прохождения фотопериодической реакции. При отсутствии атмосферной углекислоты в темновой период актиноритма подавляется формирование репродуктивных органов у периллы или не осуществляется их полного развития, в результате чего цветение не наступает. Следовательно, темновая фаза фотопериодической реакции у типично-

Таблица 1  
Влияние темновой фиксации CO<sub>2</sub> на прирост площади листьев периллы за 14 дней (приведены средние из 3—6 измерений)

Вариант опыта	Прирост площади листа, вырезанного перед опытом по шаблону площадью 0,623 дм <sup>2</sup>	
	дм <sup>2</sup>	%
10 час. света + 14 час. темноты		
В атмосф. обычного воздуха	0,067	10,7
В атмосфере без CO <sub>2</sub>	0,027	4,3
4 часа света + 20 час. темноты		
В атмосф. обычного воздуха	0,147	23,5
В атмосфере без CO <sub>2</sub>	0,014	2,2

короткодневного растения периллы в атмосфере, лишенной CO<sub>2</sub>, полностью не завершается и, очевидно, связана с темновой фиксацией углекислоты. В условиях актиноритма исключение темнового условия приводит к задержке вивипарии, а в ряде случаев и к полному ее подавлению.

Проведенные исследования показывают, что для нормального протекания темновых процессов фотопериодизма, помимо

определенных температурных условий ((<sup>11</sup>, <sup>12</sup>) и др.) и аэрации ((<sup>13</sup>, <sup>14</sup>) и др.), большое значение имеет темновая фиксация углекислоты.

В наших опытах отсутствие темновой фиксации CO<sub>2</sub> резко сократило приросты площади листьев периллы (см. табл. 1) и снизило сухой вес бриофиллума (на 20—30%) по сравнению с контролем, получавшим темноту в атмосфере обычного воздуха.

Агрофизический научно-исследовательский институт  
Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук  
им. В. И. Ленина

Поступило  
9 VI 1969

Ленинград  
ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> M. W. Parker, H. A. Borthwick, Bot. Gaz., 102, 2, 256 (1940). <sup>2</sup> Б. С. Мошков, Проблемы ботаники, в. 1, 367 (1950). <sup>3</sup> Г. А. Одуманова, ДАН, 124, № 3, 711 (1959). <sup>4</sup> F. G. Gregory, J. Spear, K. V. Thimann, Plant Physiol., 29, 3, 220 (1954). <sup>5</sup> R. Langston, A. C. Leopold, Plant Physiol., 29, 5, 436 (1954). <sup>6</sup> H. Frederiq, Biol. Jaarb., 26, 53 (1958). <sup>7</sup> G. G. Zabka, E. McMahon, Canad. J. Bot., 43, 4, 447 (1965). <sup>8</sup> В. Л. Вознесенский, Физиол. раст., 5, 4, 329 (1958). <sup>9</sup> E. L. Neurnbergk, Planta, 56, 1, 28 (1961). <sup>10</sup> M. Kluge, K. Fischer, Planta, 77, 3, 212 (1967). <sup>11</sup> М. Х. Чайлахян, Л. П. Жданова, ДАН, 62, № 4, 549 (1948). <sup>12</sup> Б. С. Мошков, А. П. Михайлов, Докл. ВАСХНИЛ, № 7, 8 (1964). <sup>13</sup> Л. П. Жданова, ДАН, 70, № 4, 715 (1950). <sup>14</sup> М. Х. Чайлахян, Т. Н. Константинова, ДАН, 135, № 6, 1539 (1960).