

УДК 581.116.1:633.853.494

К ПРОБЛЕМЕ РЕГУЛЯЦИИ ФОТОСИНТЕЗА И ВОДНОГО ОБМЕНА У РАСТЕНИЙ РАПСА (*BRASSICA NAPUS* L.) В ОНТОГЕНЕЗЕ

Е.М. САВЕЛЬЕВА, И.Г. ТАРАКАНОВ

(РГАУ-МСХА имени КА. Тимирязева)

Цветение является одной из критических фаз в онтогенезе и оказывает сильное влияние на фотосинтез и водный обмен у растений. В контролируемых условиях изучали показатели интенсивности фотосинтеза, устьичной проводимости и интенсивности транспирации в процессе перехода растений рапса к генеративному развитию в результате воздействия различных сочетаний температурных и фотопериодических условий.

На исследуемые показатели не оказывал влияния путь (фотопериодический, яровизационный), которым растение перешло к цветению, а также само по себе переключение программы развития с вегетативной на генеративную. При этом все изучаемые показатели зависели от возраста растений. На величину устьичной проводимости и транспирацию также влияло наличие/отсутствие развитых аттрагирующих центров. У молодых листьев растений рапса на примере генотипов разного географического происхождения выявлены различия в работе механизма внеустьичной регуляции транспирации.

Ключевые слова: Brassica napus, цветение, интенсивность фотосинтеза, устьичная проводимость, интенсивность транспирации.

Структурные и функциональные изменения, происходящие в растении в течение онтогенеза, в первую очередь сказываются на протекании таких важнейших жизненных процессов, как фотосинтез и водный обмен. Цветение как комплекс физиологических процессов, в ходе которых в том числе происходит создание новых аттрагирующих центров, несомненно, оказывает на эти процессы сильное влияние. Фаза цветения является одной из критических в онтогенезе растений в отношении их потребности в воде, элементах минерального питания и других жизненно необходимых факторов.

Переход от вегетативного к генеративному развитию является сложным и многофазным, и его принято разделять на следующие этапы: инициация цветения, формирование цветковых меристем, непосредственно цветение с ростом и развитием органов цветка и, наконец, гамето- и спорогенез. Инициация цветения, в свою очередь, состоит из фаз индукции и эвокации цветения [3]. Все указанные этапы развития цветка контролируются тремя группами генов. Во время индукции происходит экспрессия генов-интеграторов цветения [10]. Они, в свою очередь, запускают экспрессию генов идентичности флоральных меристем, основная задача которых заключается во «включении» программы образования цветковых меристем [9]. Последней активируется группа генов идентичности органов цветка, контролирующая процесс образования цветковых органов [7].

Таким образом, появление видимой невооруженным глазом цветочной почки является результатом комплекса сложных процессов. При этом первые этапы цветения, от перцепции флорального стимула во время инициации до начала формирования цветковых меристем, внешне практически не проявляются. Вместе с тем после детерминации развития в организме происходят существенные биохимические и физиологические перестройки на уровне эндофенотипа. Представляет интерес проследить характер первичных физиологических реакций растения в ходе индукции цветения, в том числе исследовать вопрос, как отражаются эти незаметные невооруженному глазу изменения на протекании процесса фотосинтеза и водном обмене. Важно также проследить связь между разными видами индуктивных процессов (фотопериодическая реакция, яровизация) и функциональной активностью растений при переходе к цветению. Для этого нами были использованы сортообразцы растений рапса с разными механизмами контроля развития, описанные нами ранее [6].

Материал и методика

Объектами исследования были сорта рапса, *Brassica napus* L., различного географического происхождения (Россия, Иран, Канада), а также линии, созданные ранее в РГАУ-МСХА И.Г. Таракановым на основе биотипов из иранских сортопопуляций, характеризующихся нормальным развитием в озимой культуре в условиях Московского региона.

Российский сорт Северянин является озимым с облигатной потребностью в яровизации. Изучаемый в данной работе иранский сорт Option-500, а также сорт Sarigol, из которого для исследования была отобрана одна линия, выращиваются в Иране как яровые. В условиях средней полосы России Option-500 и линия 2-5, отобранная из Sarigol, нормально развиваются в озимой культуре и далее в данной работе рассматриваются как двуручки. Канадский сорт Quantum является яровым, возможность его нормального развития в озимой культуре неизвестна.

Исследуемые растения подвергали воздействию сочетания различных температурных и световых режимов в вегетационных опытах с применением методики ступенчатых переносов (варьирующиеся экспозиции индуктивных воздействий). Эксперименты проводили в фитотроне Лаборатории искусственного климата РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева.

Для выращивания растений использовали сосуды объемом 2 л с субстратом из заправленного удобрениями нейтрализованного верхового торфа.

После появления всходов растения в течение 6 нед. выращивали при 23-24°C днем, 18-19°C ночью и фотопериоде (Ф) 10 ч. Затем их перемещали на экспериментальные режимы. Часть растений оставляли в условиях короткого дня (КД), остальные подвергали низкотемпературному (яровизирующему) воздействию (5°C, Ф 10 ч) в течение 2, 4, 6 или 8 нед. После прохождения соответствующего периода низкотемпературного воздействия половину растений каждого сортообразца выращивали в условиях длинного дня (ДД, Ф 18 ч), другую — в условиях КД (Ф 10 ч). Источник облучения — натриевые лампы высокого давления ДНаЗ/Reflux. Плотность потока фотонов (ППФ) составляла около 160 мкмоль/м² - с.

У растений разного возраста, находящихся на различных светотемпературных режимах и стадиях развития, проводили измерения интенсивности фотосинтеза (ИФ), устьичной проводимости листьев (УП) и интенсивности транспирации (ИТ) с помощью инфракрасного газоанализатора LI-6400 XT (Li-Cor, Небраска, США).

Измерения проводили в условиях нормальной влагообеспеченности растений, как правило, в утренние часы. Учитывая, что растения находились на разных экс-

периментальных режимах, включающих разную экспозицию при низких положительных температурах, сравнивать их между собой, ориентируясь на их фактический возраст, — некорректно. Поэтому для характеристики степени развития растений мы использовали пластохронный индекс (ПИ), который адекватно отражает статус развития вегетативного побега [8].

Биологическая повторность во всех опытах четырехкратная (четыре растения на вариант). В таблицах и на рисунках приведены средние арифметические и стандартные ошибки.

Результаты и их обсуждение

1. Фотосинтетическая деятельность растений рапса в зависимости от фотопериода, возраста и фазы развития

Измерения ИФ проводили у зеленых, активно функционирующих, здоровых листьев, завершивших свой рост. Мы сравнивали ИФ растений, подвергавшихся различному по продолжительности низкотемпературному воздействию и экспонируемых на разных фотопериодах. Также мы фиксировали ИФ одних и тех же растений во времени, т.е. следили за изменениями ИФ, которые могли быть связаны с изменением возраста (ПИ) растений, а также со сменой стадии развития с вегетативной на генеративную (табл. 1, 2). У растений сортообразца Северянин с облигатной потребностью в яровизации низкотемпературное воздействие продолжительностью

Т а б л и ц а 1

Интенсивность фотосинтеза (мкмоль CO₂ м⁻²с⁻¹) растений рапса сорта Северянин с облигатной потребностью в яровизации в зависимости от фотопериода, продолжительности низкотемпературного воздействия, возраста и фазы развития растений

Температурный режим, пластохронный индекс	Ф 10 ч		Ф 18 ч	
	нет бутонизации	есть бутонизация	нет бутонизации	есть бутонизация
23°C постоянно, ПИ 5,5	6,08 ± 0,48	—	10,10 ± 0,36	—
5°C 6 нед., ПИ 5,5-7	0,32 ± 0,06	—	—	—
23°C до конца вегетации после 2 нед. при 5°C, ПИ 6,5	7,02 ± 0,47	—	9,93 ± 0,44	—
23°C до конца вегетации после 4 нед. при 5°C, ПИ 7	9,35 ± 0,39	9,84 ± 0,42	9,85 ± 0,56	9,57 ± 0,38
23°C до конца вегетации после 6 нед. при 5°C, ПИ 7,5	9,67 ± 0,29	9,96 ± 0,55	9,49 ± 0,78	9,74 ± 0,50
23°C до конца вегетации после 8 нед. при 5°C, ПИ 8	9,89 ± 0,41	9,91 ± 0,43	10,05 ± 0,54	9,79 ± 0,61
23°C постоянно (контроль), ПИ 9	9,84 ± 0,44	—	10,02 ± 0,42	—

**Интенсивность фотосинтеза (мкмоль CO₂ м⁻²с⁻¹) растений рапса
разного географического происхождения без облигатной потребности
в яровизации в зависимости от фотопериода, возраста и фазы развития растений**

Температурный режим, пластохронный индекс	Option-500		Sarigol, отбор 2-5		Quantum	
	Ф 10 ч	Ф 18 ч	Ф 10 ч	Ф 18 ч	Ф 10 ч	Ф 18 ч
23°С постоянно, ПИ 5	6,53 ± 0,57	9,96 ± 0,42	5,94 ± 0,62	10,15 ± 0,51	6,25 ± 0,64	9,85 ± 0,41
5°С 2-8 нед., ПИ 5-7	0,27 ± 0,07	—	0,35 ± 0,08	—	0,29 ± 0,07	—
23°С после 2 нед. Холодовой экспозиции, ПИ 5-6	6,64 ± 0,41	9,65 ± 0,34	6,92 ± 0,64	9,91 ± 0,52	6,50 ± 0,52	9,87 ± 0,38
23°С после 4-8 нед. Холодовой экспозиции, ПИ 7-8	9,27 ± 0,47	9,53 ± 0,66	10,07 ± 0,54	9,91 ± 0,45	9,85 ± 0,79	9,65 ± 0,47
23°С после 4-8 нед. Холодовой экспозиции, ПИ 8-10	9,52 ± 0,56*	9,69 ± 0,55	9,69 ± 0,31	10,12 ± 0,83	9,45 ± 0,38	9,75 ± 0,49
23°С постоянно, ПИ 8,5 (контроль)	9,92 ± 0,36	9,77 ± 0,39	9,37 ± 0,67	9,91 ± 0,51	9,42 ± 0,53	10,08 ± 0,47

* Данные в ячейках с темным фоном приведены для растений, перешедших к бутонизации.

4, 6, 8 нед. способствовало завершению яровизации и переходу к генеративному развитию лишь у части растений в выборке; остальные оставались вегетативными (табл. 1). Интенсивность фотосинтеза у растений обеих групп практически не различалась, несмотря на разный уровень их развития.

У растений сортообразцов без облигатной потребности в яровизации переход к генеративному развитию зависел от длины дня (табл. 2). Соответственно приведены данные для ювенильных растений, а также более взрослых растений, прошедших фото периодическую индукцию в условиях длинного дня или не прошедших ее в условиях короткого дня.

В ходе эксперимента мы не выявили статистически достоверных изменений интенсивности фотосинтеза при переходе растений рапса от вегетативного развития к генеративному.

Была выявлена определенная зависимость ИФ исследуемых растений лишь от их возраста и только на КД. Так, на неблагоприятном десятичасовом фотопериоде пониженную ИФ («6,5-7») фиксировали у молодых растений рапса, постоянно находящихся на КД, а также у растений, возвращенных на режим t 23°C, Ф 10 ч после 2 нед. холодового воздействия. Из-за замедленного протекания всех физиологических процессов во время низкотемпературного воздействия (что косвенно подтверждает крайне низкая ИФ в это время) указанные растения имели практически одинаковый пластохронный индекс (ПИ 5-6).

Интересно, что при достижении всеми исследуемыми растениями пластохронного индекса ПИ 7-8 их ИФ на ДД и КД существенно не различалась. Можно предположить, что отсутствие различий ИФ у растений, находящихся на разных фотопериодах и при разной интенсивности освещения, может быть проявлением компенсаторного эффекта, при котором адаптация к условиям освещения вызывает перестройку внутренней структуры листа, оптимизирующую его светопоглощающие свойства [4]. В данном случае этот эффект отмечается при достижении растениями определенного ПИ у виргинильных растений. То есть в проявлении компенсаторного эффекта играет важную роль достижение листьями и/или целым растением определенного возраста.

Интересно также отметить, что отсутствовала ярусная изменчивость по величине ИФ листьев во всех исследуемых вариантах (табл. 3-6).

Абсолютный возраст растений, данные для которых приведены в табл. 3-6, составлял 90-110 дней. Необходимо отметить, что у растений рапса сорта Северянин (табл. 3) за этот период времени образовалось меньшее количество листьев, чем

Таблица 3

Интенсивность фотосинтеза (мкмоль CO_2 $\text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$) растений рапса сорта Северянин у листьев разных ярусов

Ф 10 ч, холодовое воздействие 8 нед., бутонизация, n = 3		Ф 18 ч, холодовое воздействие 8 нед., бутонизация, n = 3	
№ листа	ИФ	№ листа	ИФ
7	9,78 ± 0,39	7	10,12 ± 0,25
8	9,28 ± 0,42	8	9,68 ± 0,50
9	9,30 ± 0,55	9	10,20 ± 0,41
10	10,02 ± 0,43	10	9,71 ± 0,58
11	9,77 ± 0,69	11	9,98 ± 0,56
12	10,00 ± 0,57	12	9,25 ± 0,44

Таблица 4

Интенсивность фотосинтеза (мкмоль CO₂ м⁻²с⁻¹) растений рапса сорта Option-500 у листьев разных ярусов

Ф 10 ч, холодное воздействие 8 нед., бутонизация, n = 3		Ф 18 ч, холодное воздействие 8 нед., бутонизация, n = 4	
№ листа	ИФ	№ листа	ИФ
11	8,82 ± 0,33	11	10,05 ± 0,61
14	8,94 ± 0,43	14	9,52 ± 0,46
15	9,60 ± 0,51	15	10,17 ± 0,85
16	9,54 ± 0,63	16	9,59 ± 0,39
17	9,15 ± 0,72	17	9,79 ± 0,61

Таблица 5

Интенсивность фотосинтеза (мкмоль CO₂ м⁻²с⁻¹) растений рапса сорта Sarygol, отбор 2-5 у листьев разных ярусов

Ф 10 ч, холодное воздействие 6 нед., бутонизация, n = 3		Ф 18 ч, холодное воздействие 8 нед., бутонизация, n = 3	
№ листа	ИФ	№ листа	ИФ
10	8,97 ± 0,43	10	9,87 ± 0,55
11	9,45 ± 0,53	11	9,92 ± 0,47
12	9,56 ± 0,58	12	10,11 ± 0,71
13	9,44 ± 0,27	13	9,67 ± 0,36
14	9,86 ± 0,62	14	9,86 ± 0,44

у растений прочих сортообразцов (табл. 4-6), что говорит о более низкой скорости закладки примордий и большем пластохроне.

Схожие показатели ИФ у листовых пластин разных возрастов, по всей видимости, обусловлены недостаточной интенсивностью освещения. Для проверки данного предположения мы произвели на ДД измерения ИФ растений рапса, находящихся на разных экспериментальных режимах и стадиях развития, в течение светового дня (табл. 7).

Таблица 6

Интенсивность фотосинтеза (мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$) растений рапса сорта Quantum у листьев разных ярусов

Ф 10 ч, холодное воздействие 8 нед., бутонизация, n = 3		Ф 18 ч, холодное воздействие 8 нед., бутонизация, n = 3	
№ листа	ИФ	№ листа	ИФ
10	9,09 ± 0,76	10	9,93 ± 0,44
11	9,42 ± 0,59	11	9,66 ± 0,27
12	9,49 ± 0,67	12	10,02 ± 0,36
13	9,61 ± 0,56	13	9,54 ± 0,51
14	9,76 ± 0,70	14	9,81 ± 0,37
15	9,29 ± 0,52	15	10,12 ± 0,35
16	9,55 ± 0,53	16	9,86 ± 0,43

Таблица 7

Интенсивность фотосинтеза (мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$) растений рапса в зависимости от времени суток (Ф 18 ч)

Сортообразец	9.00	12.00	15.00	18.00
Северянин	10,01 ± 0,29	10,09 ± 0,34	9,78 ± 0,18	9,66 ± 0,18
Option-500	9,24 ± 0,19	9,89 ± 0,10	9,14 ± 0,26	9,23 ± 0,31
Sarigol, отбор 2-5	9,89 ± 0,13	10,02 ± 0,11	10,03 ± 0,11	9,96 ± 0,09
Quantum	9,76 ± 0,15	9,64 ± 0,21	10,08 ± 0,26	9,48 ± 0,12
ППФ, мкмоль/м ² - с	161 ± 2,7	162 ± 3,4	155 ± 3,7	157 ± 2,5

Ни в одном случае мы не зафиксировали статистически достоверных дневных колебаний ИФ, полуденная депрессия фотосинтеза также не наблюдалась. Также мы провели опыт по измерению ИФ этих растений при интенсивности освещения, увеличенной в полтора раза. ИФ в этом случае возрастала на 30-50% по сравнению с вариантом, где ППФ составляла 160 мкмоль/м² - с (табл. 8).

Интенсивность фотосинтеза
($\mu\text{моль CO}_2\text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$) **растений рапса**
при ППФ 240 $\mu\text{моль/м}^2 \cdot \text{с}$

Сортообразец	ИФ
Северянин	12,92 ± 0,82
Option-500	14,10 ± 0,91
Sarigol, отбор 2-5	13,56 ± 0,76
Quantum	13,25 ± 0,67

Таким образом, можно сделать вывод, у исследуемых растений в ходе эксперимента не происходило светового насыщения фотосинтеза. Учитывая, что обычно у растений наблюдается зависимость данного показателя от возраста листа [4], можно сделать предположение, что при экспонировании растений при более интенсивном освещении будет наблюдаться зависимость ИФ и от стадии развития растения. Важным наблюдением является обнаруженное отсутствие существенных изменений в интенсивности фотосинтеза у растений в процессе их перехода к генеративному развитию и начала формирования бутонов и цветков. Очевидно, на данном отрезке времени еще не происходит перестройки системы донорно-акцепторных отношений в растении [5], поскольку при развитии репродуктивных органов цветки являются относительно слабыми акцепторами, и лишь после оплодотворения потребность в ассимилятах молодых плодиков постепенно усиливается [2].

2. Интенсивность транспирации (ИТ) и устьичная проводимость (УП) растений рапса в зависимости от фотопериода, возраста и фазы развития растений

Состояние водного режима часто оценивается для изучения засухоустойчивости растений, однако в данном случае оценку растений проводили в условиях достаточной влагообеспеченности для исследования эндогенной регуляции водного обмена растений, обусловленной в большей степени возрастом, уровнем развития растения и, возможно, генотипом. Для оценки влияния фазы развития растения на показатели интенсивности транспирации и устьичной проводимости мы сравнивали растения, выращиваемые на одинаковых экспериментальных режимах, рассматривая отдельно как перешедшие, так и не перешедшие к генеративному развитию.

В первую очередь была установлена ярусная изменчивость показателей ИТ и УП, а также их возрастная зависимость (рис. 1).

У растений, не прошедших индукцию цветения, показатели ИТ и УП последовательно возрастали от нижних листьев к верхним. Стоит отметить, что у таких растений с увеличением возраста разница в значениях как УП, так и ИТ между верхними и нижними листьями уменьшалась и данные показатели в целом снижались.

Таким образом, наибольшие значения ИТ и УП мы наблюдали у молодых листьев растений с низким ПИ, наименьшие — у листьев нижних ярусов у растений с высоким ПИ. Однако у молодых растений разных сортообразцов с ПИ < 7-8 соотношение ИТ и УП было различным (рис. 2).

На рисунке 2 видно, что у исследуемых молодых растений рапса зависимость ИТ от УП является линейной, т.е. ИТ возрастает прямо пропорционально УП. Однако у растений разных сортообразцов различна как ИТ в целом, так и вклад устьичной транспирации в общую транспирацию. Так, например, молодые растения сорта Option-500 имели наименьшую транспирацию, при этом зависимость ИТ от УП у них

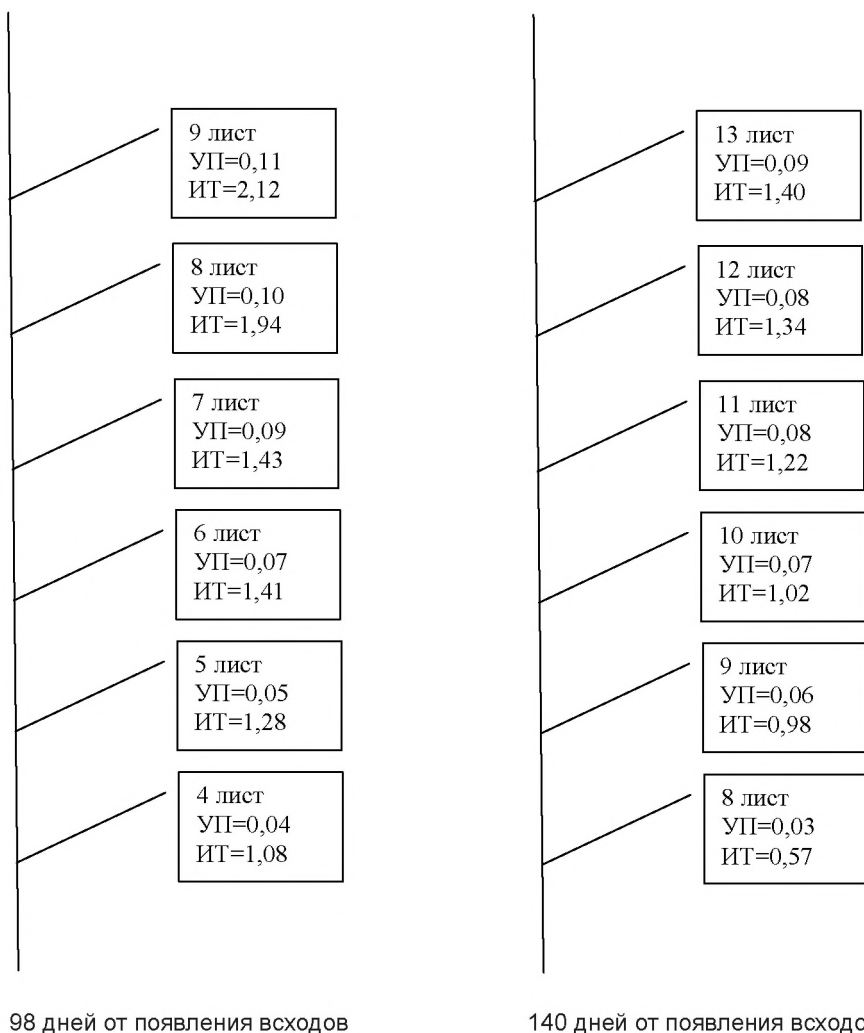


Рис. 1. Интенсивность транспирации (ммоль $H_2O \cdot m^{-2} \cdot c^{-1}$) и устьичная проводимость (моль $H_2O \cdot m^{-2} \cdot c^{-1}$) листьев разных ярусов у растения рапса сорта Северянин, не индуцированного к цветению, в зависимости от возраста листа и целого растения

также минимальна. Так как устьичная проводимость напрямую связана со степенью открытости устьиц, то можно говорить о том, что у этих растений активно работают механизмы внеустьичной регуляции транспирации.

Основным механизмом такой регуляции является механизм начинающегося подсушивания, связанный с обезвоживанием стенок клеток мезофилла [1]. Однако, как уже упоминалось выше, мы проводили данный эксперимент в условиях достаточной обеспеченности растений водой. Второй механизм связан с изменением вододерживающей способности цитоплазмы. В этом случае при одной и той же степени открытости устьиц уменьшение водного потенциала клеток хлоренхимы приводит

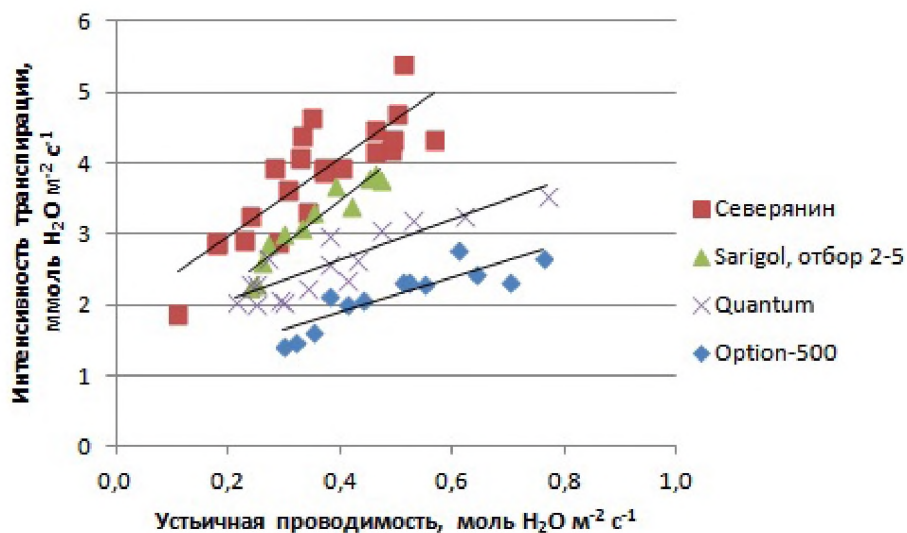


Рис. 2. Зависимость интенсивности транспирации от устьичной проводимости у молодых растений рапса с ПИ < 7

к уменьшению транспирации. Также свой вклад в общую транспирацию листа может вносить кутикулярная транспирация. Увеличение толщины кутикулы уменьшает транспирацию с поверхности листа [1].

Мы можем предположить, что низкая транспирация молодых растений сортов Quantum и Option-500 и их низкая, по сравнению с растениями сортов Северянин и Sarigol, отбор 2-5, зависимость ИТ от УП вызвана повышенной способностью цитоплазмы растений сортов Quantum и Option-500 связывать воду. Или кутикула молодых листьев растений Quantum и Option-500 должна быть значительно толще, чем у сортов Северянин и Sarigol, отбор 2-5. Однако наибольшие различия ИТ разных сортообразцов наблюдаются у самых молодых листьев, для которых нехарактерно наличие развитой кутикулы.

Если рассмотреть, как изменяется зависимость ИТ от УП у взрослых растений рапса с ПИ > 7 (рис. 3), то мы не найдем статистически достоверных отличий в полученных результатах у всех исследуемых сортообразцов.

На рисунке 3 мы видим, что зависимость ИТ от УП у растений с ПИ > 7 изменяется линейно лишь при малых значениях ИТ, которые имеют в основном старые листья. При больших значениях УП рост ИТ происходит медленнее. У растений сортов Quantum и Option-500 кривая, характеризующая зависимость ИТ от УП, при максимальных значениях ИТ, демонстрируемых молодыми листьями, практически выходит на плато. То есть при продолжающемся раскрытии устьиц дальнейшего роста транспирации уже не происходит.

Исходя из характера рисунков 2 и 3, а также учитывая, что молодые листья практически лишены кутикулы, можно предположить, что у молодых листьев всех исследуемых растений рапса (как с малым, так и с высоким ПИ) значительную роль в регуляции транспирации играет механизм внеустьичной регуляции, связанный со способностью цитоплазмы связывать воду. При этом наиболее активно данный механизм проявляется у растений рапса сортов Quantum и Option-500, наименее —

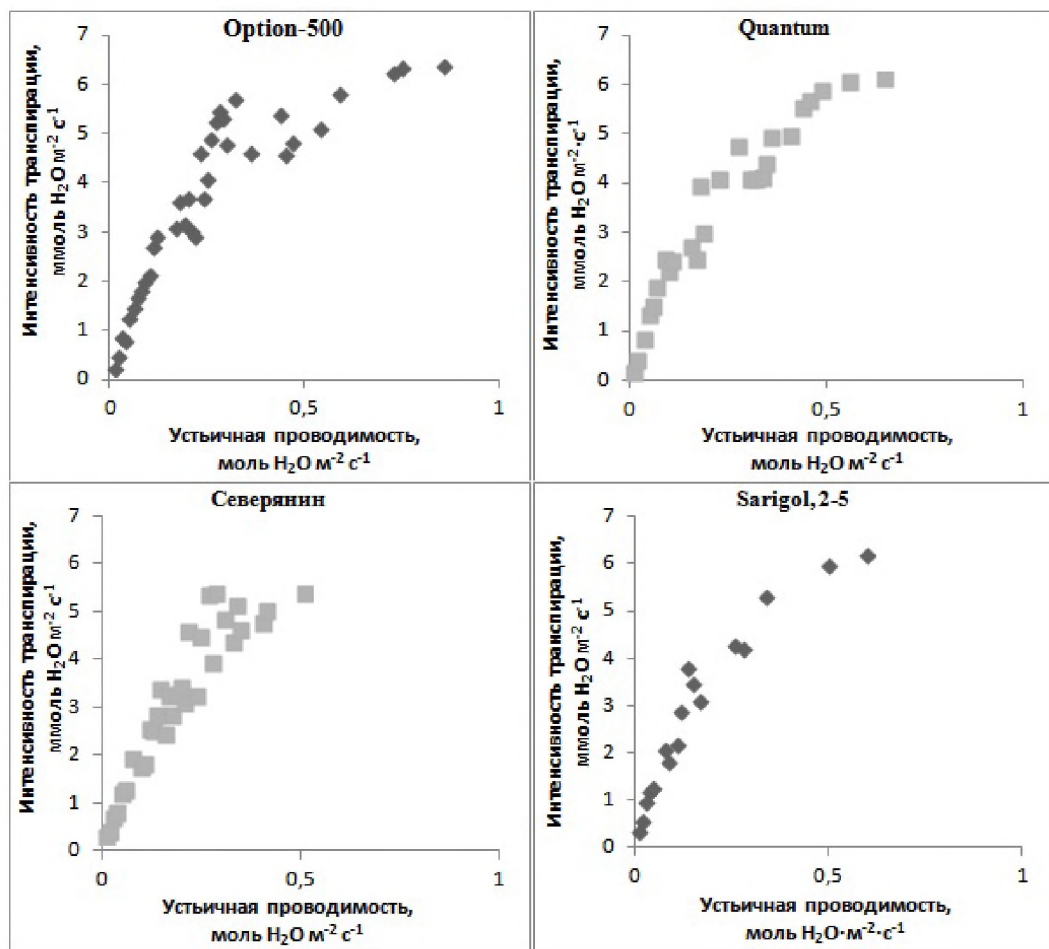


Рис. 3. Зависимость интенсивности транспирации от устьичной проводимости у растений рапса с ПИ > 7

у растений сорта Северянин. Необходимо также отметить, что растения Quantum и Option-500 в молодом возрасте характеризуются низкой ИТ, а растения сорта Северянин — наибольшей среди всех исследуемых сортообразцов.

Таким образом, можно говорить о том, что среди исследуемых растений рапса существуют генетически детерминированные различия в регуляции водного обмена, проявляющиеся, однако, лишь у молодых листьев. Данные отличия, вероятно, обусловлены происхождением сортов из разных эколого-географических регионов. Так, низкоширотные растения-двуручки сортов Option-500 и Sarigol, а также растения ярового сорта Quantum обладают большими возможностями для регуляции собственной транспирации, что, по-видимому, связано с их повышенной засухоустойчивостью. Растения озимого сорта Северянин, выращиваемого в средней полосе, наименее пластичны среди всех рассмотренных растений в отношении регуляции ИТ при помощи внеустьичных механизмов.

Кроме изменений ИТ и УП, связанных с возрастом листа, всего растения и генотипом растения, интересно исследовать влияние на данные показатели фазы развития растения. Как уже упоминалось выше, у растений, не перешедших к генеративному развитию, показатели ИТ и УП в основном зависели от возраста листа и всего растения в целом (рис. 1). У растений, перешедших к генеративному развитию, большое влияние на значения ИТ и УП оказывало наличие и размер генеративного побега (рис. 4-6).

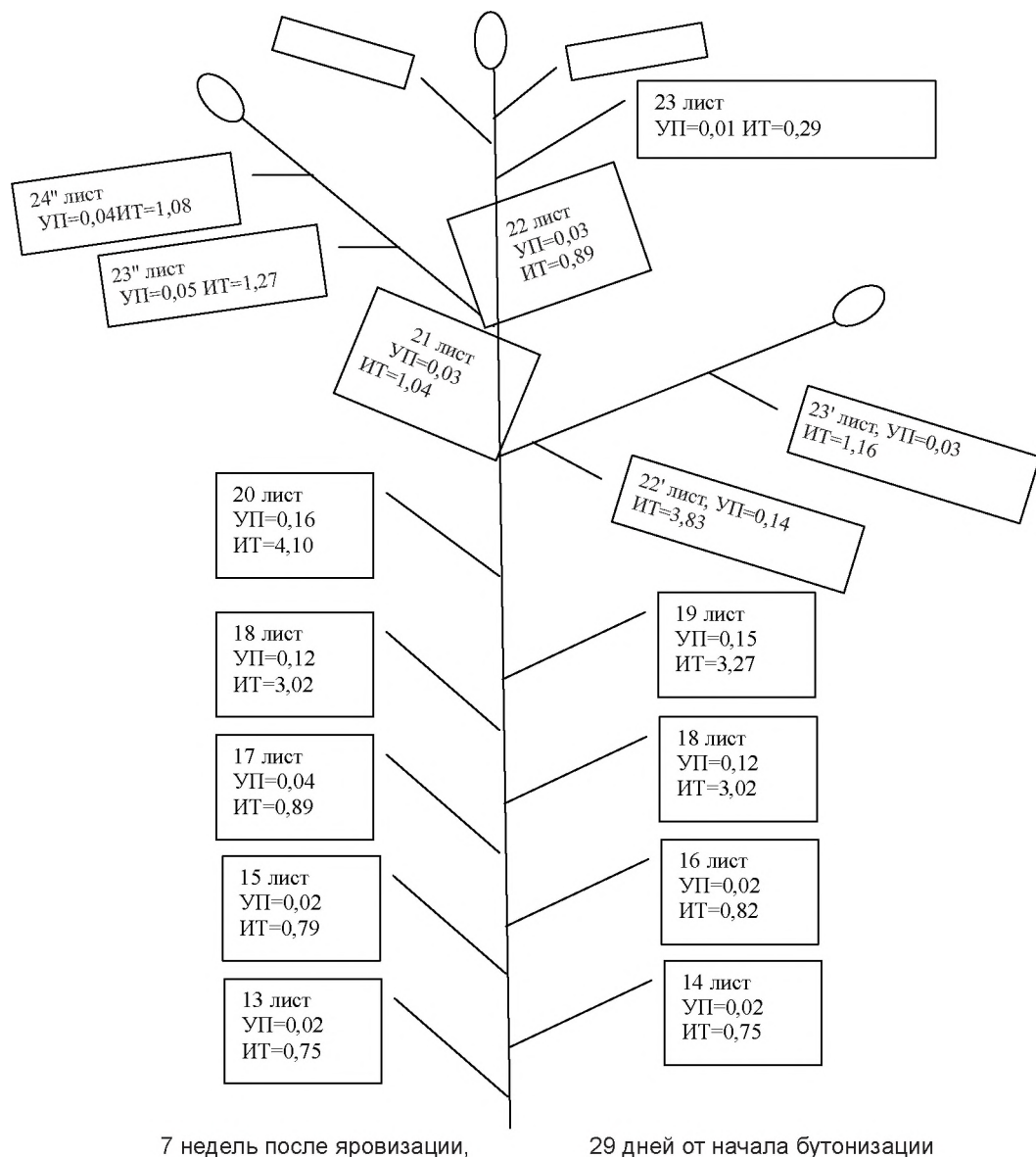


Рис. 4. Интенсивность транспирации (ммоль H_2O $m^{-2}c^{-1}$) и устьичная проводимость (моль H_2O $m^{-2}c^{-1}$) листьев разных ярусов растения рапса сорта Sarigol, отбор 2-5, выращиваемого на Ф 10 ч. после холодового воздействия

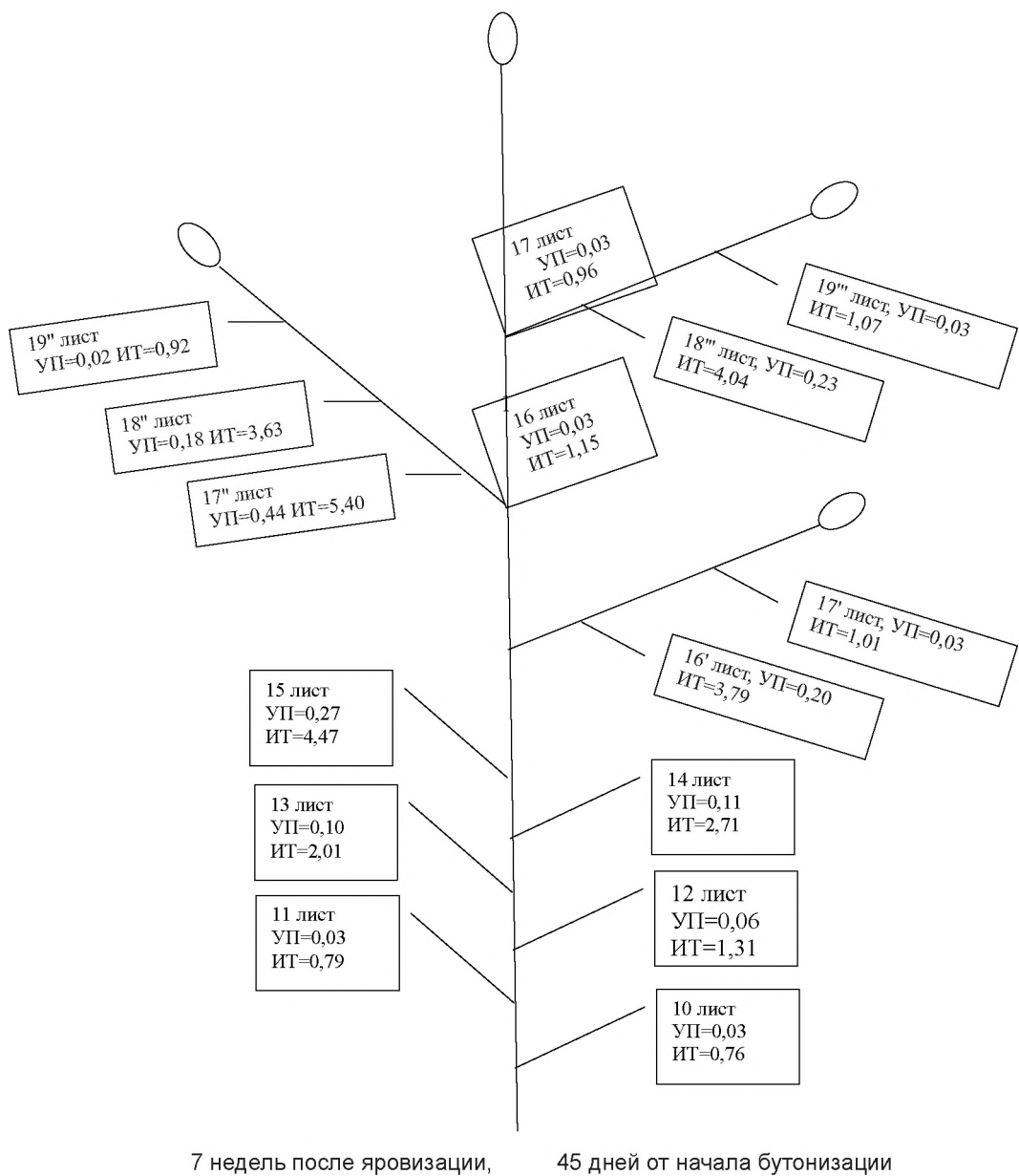


Рис. 5. Интенсивность транспирации ($\text{ммоль H}_2\text{O м}^{-2}\text{с}^{-1}$) и устьичная проводимость ($\text{моль H}_2\text{O м}^{-2}\text{с}^{-1}$) листьев разных ярусов растения рапса сорта Option-500, выращиваемого на Ф 10 ч. после холодового воздействия

У растений рапса, сформировавших крупные бутоны (рис. 4, 5) (за 1-5 дней до начала отрастания цветоноса) или непосредственно перешедших к отрастанию цветоноса, цветению или завязыванию стручков, наблюдали резкое падение уровня УП и ИТ у листа, в пазухе которого находится генеративный побег, и, в зависимости

от степени развития генеративного побега, у 1-2 ближайших листьев. Сопоставимое падение уровня УП и ИТ наблюдали у листа, в пазухе которого находится побег второго порядка.

У растений, сформировавших видимые невооруженным глазом, но относительно не крупные бутоны (рис. 6), наибольшие показатели УП и ИТ наблюдали у верхних, полностью сформированных листьев, так же как и у растений, не передших к генеративному развитию.

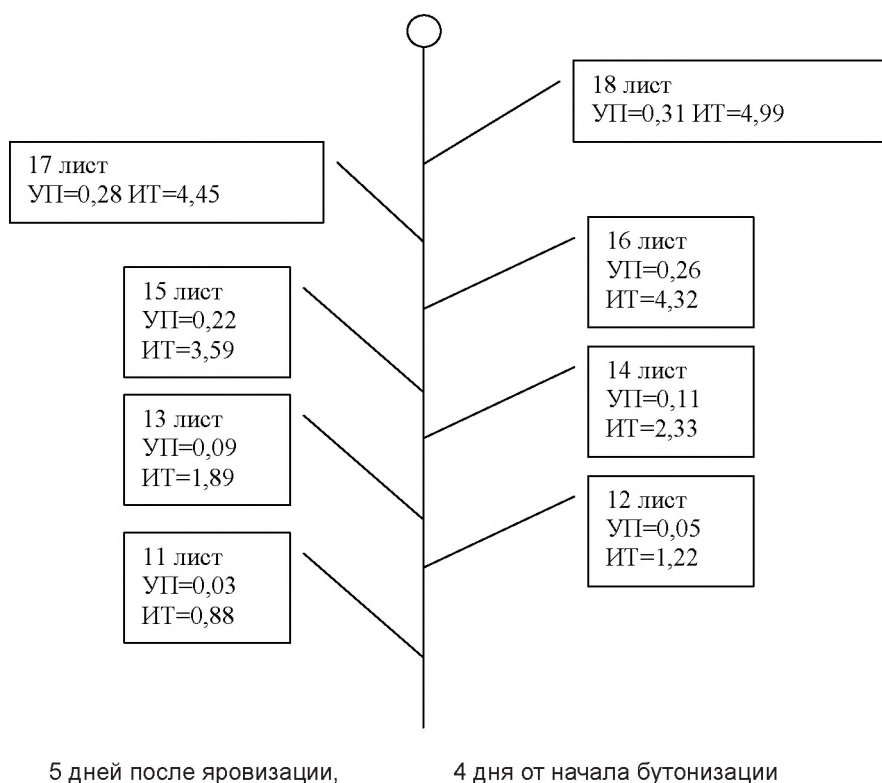


Рис. 6. Интенсивность транспирации ($\text{ммоль H}_2\text{O м}^{-2}\text{с}^{-1}$) и устьичная проводимость ($\text{моль H}_2\text{O м}^{-2}\text{с}^{-1}$) листьев разных ярусов растения рапса сорта Option-500, выращиваемого на Ф 10 ч. после холодового воздействия

Можно сделать вывод, что само по себе переключение программы развития растения с вегетативной на генеративную не оказывает заметного влияния на исследуемые показатели водного обмена растений. От индукции генов-интеграторов цветения до появления видимого бутона может пройти несколько дней. И в этот период показатели ИТ и УП индуцированного растения статистически не отличаются от тех же показателей растения с близким ПИ, но не индуцированного к цветению. Вероятно, резкое падение ИТ и УП у листьев, близких к достаточно развитому генеративному побегу, а также у листьев, в пазухах которых имеется побег второго порядка, яв-

ляется результатом целого комплекса процессов, среди которых не последнюю роль может играть формирование проводящей системы в связи со стремительным ростом цветоносного побега.

Выводы

1. При плотности потока фотонов, не достаточной для наступления светового насыщения фотосинтеза, интенсивность фотосинтеза яровых и озимых растений рапса с пластохронным индексом 7-8 практически не зависела от фотопериода, а также стадии развития растения (не менялась после прохождения ими как фотопериодической, так и термоиндукции и перехода к бутонизации и цветению).

2. У молодых листьев исследуемых растений рапса разного географического происхождения независимо от стадии развития растения проявляются различия в регуляции водного обмена. Они обуславливаются работой механизма внеустьичной регуляции, связанной со способностью цитоплазмы связывать воду. Такая регуляция, по-видимому, наиболее развита у яровых сортообразцов и двуручек, наименее — у озимых растений.

3. У растений, не индуцированных к цветению, с увеличением возраста организма и листа устьичная проводимость и интенсивность транспирации не только снижаются в целом, но и уменьшается их ярусный градиент.

4. У растений рапса, перешедших к генеративному развитию, большое влияние на устьичную проводимость и интенсивность транспирации оказывает наличие генеративного побега и его размер. Однако непосредственное переключение программы развития растения с вегетативной на генеративную не оказывает заметного влияния на исследуемые показатели водного обмена растений.

Библиографический список

1. Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений. М.: Высш. шк., 2006. 742 с.
2. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растениях. М.: Наука, 1976. 646 с.
3. Лутова Л.А., Ежова Т.А., Додуева И.Е., Осипова М.А. Генетика развития растений / Под ред. чл.-кор. РАН С.Г. Инге-Вечтомова. СПб.: Н-Л, 2010. 432 с.
4. Мокроносов А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.
5. Мокроносов А. Т., Гавриленко В.Ф. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: Наука, 1992. 320 с.
6. Савельева Е.М., Тараканов П.Г. Регуляция цветения растений рапса у экотипов с разной потребностью в фотопериодической и термоиндукции // Известия ТСХА. 2014. № 2. С. 57-68.
7. Eckardt N.A. MADS monsters: Controlling floral organ identity. // The Plant Cell. V 15. № 4. P. 803-805.
8. Erickson R.O., Michelini F.J. The Plastochron Index // American Journal of Botany. 1957. V. 44. № 4. P. 297-305.
9. Jack T. Molecular and Genetic Mechanisms of Floral Control // The Plant Cell. 2004. V. 1. № suppl 1. P. 1-17.
10. Yoo S.K., Chung K.S., Kim J. et al. Constans activates suppressor of overexpression of constans 1 through flowering locus T to promote flowering in arabidopsis // Plant Physiology. 2005. V. 139. № 2. P. 770-778.

ON THE PROBLEM OF PHOTOSYNTHESIS AND WATER
REGIME REGULATION DURING CANOLA (*BRASSICA NAPUS* L.)
PLANT ONTOGENESIS

E.M. SAVELIEVA, I.G. TARAKANOV

(RSAU-MAA named after K A. Timiryazev)

Structural and functional changes that occur in plants during ontogenesis primarily affect their essential life processes such as photosynthesis and water metabolism, e.g. Undoubtedly, flowering, being one of the crucial phases of plant ontogeny, has a strong influence on these processes. We studied the nature of the initial physiological responses of canola plants in the course of lowering induction. In particular, we investigated the question of how invisible to the naked eye changes that take place in plants reflected on the processes of photosynthesis and water metabolism.

Under controlled conditions we studied the parameters of photosynthetic intensity, stomatal conductance and transpiration intensity during the canola plants transition to generative phase. The flowering pathway (photoperiodic or vernalization) as well as plant transition from vegetative to generative phase had no effect on the studied parameters. However, they depended on plant age. In contrast to photosynthesis stomatal conductance and transpiration intensity were also influenced by the presence or absence of sufficiently developed attractive centers, such as flower buds.

In young leaves of canola plants of various geographical origin we identified variations in the mechanism of non-stomatal transpiration control related to the ability of cytoplasm to bind water. Such regulation, apparently, is more developed in spring and double-response canola plants and less — in winter genotype.

Key words: Brassica napus, flowering, photosynthetic intensity, stomatal conductance and transpiration intensity.

Савельева Екатерина Михайловна — асп. кафедры физиологии растений РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, Россия, Москва, ул. Тимирязевская, д. 49; тел. (499) 976-20-54; e-mail: saveleievaek@ya.ru).

Тараканов Иван Германович — д. б. н., проф., зав. кафедрой физиологии растений РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, Россия, Москва, ул. Тимирязевская, д. 49; тел. (499) 976-20-54; e-mail: ivatar@ya.ru).

Savelieva Ekaterina Mikhaylovna — PhD student of the department of plant physiology, RSAU-MAA named after K.A. Timiryazev (127550, Moscow, Timiryazevskaya street, 49; tel. (499) 976-20-54; e-mail: saveleievaek@ya.ru).

Tarakanov Ivan Germanovich — Doctor of Biological Sciences, professor, head of the department of plant physiology, RSAU-MAA named after K.A. Timiryazev (127550, Moscow, Timiryazevskaya street, 49; tel. (499) 976-20-54; e-mail: ivatar@ya.ru).