

УДК 581.1:633.853.494

## РЕГУЛЯЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ У РАСТЕНИЙ РАПСА С РАЗНОЙ ПОТРЕБНОСТЬЮ В ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ И НИЗКОТЕМПЕРАТУРНОЙ ИНДУКЦИИ

Е.М. САВЕЛЬЕВА, И.Г. ТАРАКАНОВ

(РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева)

*Синхронизация развития растений с сезонными изменениями внешних условий в значительной степени обусловлена их реакциями на внешние сигналы, такие как изменения длины дня и температуры. В контролируемых условиях изучена реакция растений рапса разных экотипов на низкотемпературные (яровизирующие) и фотопериодические условия.*

*У растений озимого сорта Северянин с незавершенной яровизацией в условиях короткого дня возрастала относительная доля растений, перешедших к генеративному развитию. У низкоширотных растений-двуручек в короткодневных условиях после прохождения длительного холодового воздействия сокращался период эвокации цветения. В отсутствие яровизации растения низкоширотных экотипов быстрее переходили к цветению при перемещении их с длинного дня на короткий через 1-2 нед. после появления всходов.*

*Ключевые слова: Brassica napus, фотопериодизм, яровизация, индукция цветения, растения-двуручки.*

В настоящее время рапс выращивается преимущественно для пищевых и кормовых целей. Однако также возрастает производство рапса и для технических целей, в том числе в качестве исходного компонента для биодизельного топлива. Для России рапс в первую очередь важен как источник растительного масла и кормового белка, так как даже максимально теоретически возможное использование сельскохозяйственных площадей под подсолнечник и сою не смогло бы удовлетворить всю потребность народного хозяйства в этих продуктах [1].

Урожайность рапса в значительной степени зависит от времени цветения растений и фотосинтетического потенциала растений. Зацветание растений в оптимальные для данных природно-климатических условий сроки позволяет наиболее полно реализовать генетический потенциал растений и, следовательно, оптимизировать продукционный процесс [6].

В связи с этим для всех направлений использования рапса (пищевого, кормового, технического) актуальна задача по подбору сортов со сроками цветения, оптимальными в данных природно-климатических условиях [14].

Один из способов решения данной задачи — создание сортов, обладающих высокой экологической пластичностью. В связи с этим большой практический интерес представляет изучение сортов рапса различных экотипов, которые в дальнейшем могут быть использованы как для непосредственной интродукции, так и в качестве исходного селекционного материала. В этой связи возникает необходимость глубо-

кого изучения адаптационных механизмов, регулирующих процессы прохождения онтогенеза у растений рапса разных экотипов.

Изменения длины дня и продолжительные периоды пониженной температуры являются для растений надежными внешними сигналами о смене сезонов. В связи с этим выделяют два основных пути, регулирующих время начала цветения и основанных на восприятии сигналов из внешней среды: фото периодический и яровизационный. На сроки цветения также оказывают влияние эндогенные факторы, обусловленные возрастом растения. Все пути регуляции времени зацветания достаточно самостоятельны, но также могут тесно взаимодействовать между собой [9].

Первая фаза перехода растения к цветению — индукция — может осуществляться под действием как экзогенных, так и эндогенных факторов [5]. Сигналы, поступающие от этих факторов, объединяются в так называемых «мишенях», генах-интеграторах времени цветения [15].

Во время второй фазы перехода к цветению — эвокации — происходит непосредственное переключение с генетической программы, способствующей развитию вегетативных почек, на другую, обеспечивающую закладку и формирование цветков [5]. Эта фаза в основном контролируется генетической системой растения [2].

В ходе эвокации в апикальной меристеме стебля происходит экспрессия генов, ответственных за морфогенетическую программу цветообразования [5]. Эти гены получили название «гены идентичности флоральных меристем». Их активация происходит благодаря действию генов-интеграторов, подвергшихся экспрессии во время первой фазы [10].

В данной работе мы изучали влияние низких положительных температур и фотопериода на прохождение этапов онтогенеза (в т.ч. индукции и эвокации цветения) у растений рапса разных экотипов.

### Материал и методика

Объектами исследования были озимый сорт Северянин (селекции ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса), яровой сорт Option-500 (иранской селекции), две линии (2-4/1, 2-4/2), ранее отобранные из Option-500, линия 2-5, отобранная из ярового сорта Sarigol (иранской селекции). Отборы отдельных биотипов были произведены ранее в РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева И.Г. Таракановым из соответствующих сортовых популяций, нормально развивавшихся в озимой культуре в условиях средней полосы [3]. Таким образом, растения рапса сорта Option-500, отборы 2-4/1, 2-4/2 и 2-5 рассматриваются в данной работе как растения-двуручки.

Действие температурных и фото периодических условий, а также их сочетания на растения рапса разных экотипов изучали в вегетационном опыте в фитотроне Лаборатории искусственного климата РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева с применением методики ступенчатых переносов [4]. Растения выращивали в сосудах ( $h = 17$  см,  $d = 12$  см) в субстрате на основе нейтрализованного верхового торфа, заправленного удобрениями.

Источник облучения — лампы ДНаЗ/Reflux, плотность потока фотонов  $215$  мкмоль/м<sup>2</sup> · с.

Для изучения совместного действия яровизации и фотопериода после появления всходов растения держали в течение 28 дней при 23-24°C днем, 18-19°C ночью и фотопериоде (Ф) 18 ч. Затем их выращивали на экспериментальных режимах. Часть растений оставляли в условиях длинного дня (ДД) до конца вегетации. Часть расте-

ний переносили на короткий день (КД), Ф 12 ч, температура 23-24°C. Остальные растения выдерживали в яровизационной камере при 5°C, Ф 24 ч в течение 2, 4, 6 или 8 нед. Так как в естественных условиях процесс яровизации происходит в условиях значительного сокращения светового дня, то в данном случае Ф 24 ч позволяет относительно независимо исследовать эффект низкотемпературного воздействия. После прохождения соответствующего срока яровизации растения возвращали на режим с температурой 23-24°C. При этом половину растений каждого сортобразца далее выращивали в условиях ДД, другую — в условиях КД, на Ф 18 ч и Ф 12ч соответственно (рис. 1).



**Рис. 1.** Схема опыта по изучению действия яровизации и фотопериода на исследуемые растения рапса

Для изучения влияния фотопериода независимо от яровизационного воздействия растения рапса выращивали на ДД при 23-24 °С в течение 2, 4, 6 или 8 нед. от появления всходов. После этого их переносили на КД. В данном опыте в качестве контроля-1 выступали растения, выращиваемые на ДД в течение всего онтогенеза, в качестве контроля-2 — растения, постоянно выращиваемые на КД.

В течение всего эксперимента проводили фенологические и биометрические наблюдения за растениями в динамике. Скорость развития растений оценивали по срокам бутонизации и цветения (число дней от всходов). Биологическая повторность во всех опытах 8 растений на вариант. По данной схеме опыт проводился дважды. В таблицах приведены средние арифметические и стандартные ошибки.

### Результаты и их обсуждение

Переход к генеративному развитию растений сорта Северянин с облигатной потребностью в яровизации наблюдался при продолжительности холодового воздействия не менее 4 нед. (рис. 2, табл. 1).

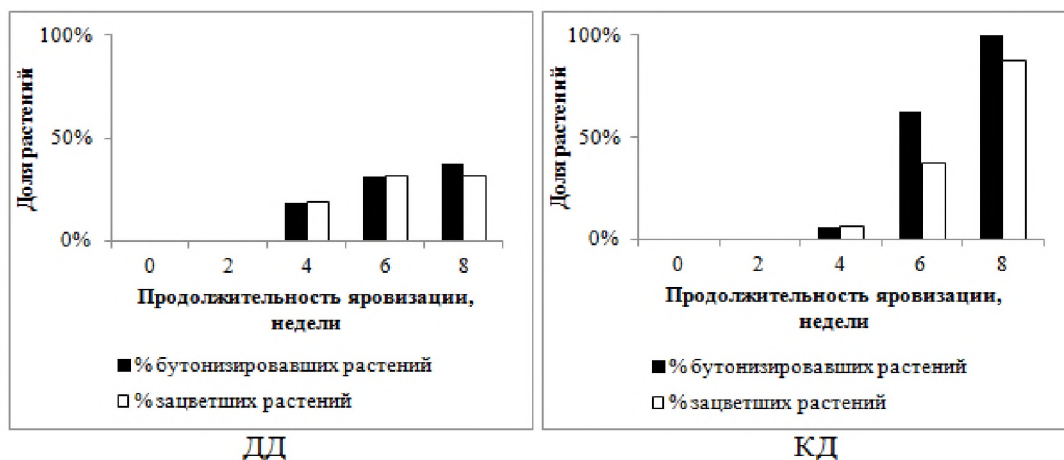


Рис. 2. Переход к бутонизации и цветению растений рапса сорта Северянин (n = 8) в зависимости от продолжительности яровизации и фотопериодических условий после нее (4 мес. от всходов)

Таблица 1

Скорость развития растений рапса сорта Северянин в зависимости от продолжительности яровизации и фотопериодических условий после нее

Продолжительность холодового воздействия, нед.	Фотопериод после яровизации, ч	Число дней от всходов	
		до бутонизации	до цветения
0	12	Нет	Нет
	18	Нет	Нет
2	12	Нет	Нет
	18	Нет	Нет
4	12	78,0*	110,0*
	18	75,7±12,6	87,3±11,9
6	12	105,6±12,7	117,3±20,4
	18	103,8±9,4	120,4±7,1
8	12	111,9±8,5	120,7±8,6
	18	116,0±4,5	134,4±4,1

\* Единичное растение.

При четырехнедельной экспозиции индукция цветения проходила лишь у единичных растений. С увеличением продолжительности яровизации доля перешедших к генеративному развитию растений возрастала. Условия КД в послеяровиза-

ционный период были более благоприятными для перехода растений к бутонизации и цветению.

На рисунке 2 приведены данные на момент окончания опыта через 4 мес. от появления всходов. Снижение доли цветущих растений по сравнению с бутонизирующими возможно связано с абортацией бутонов у некоторых экземпляров.

Наблюдаемое при увеличении продолжительности сроков холодного воздействия увеличение числа растений, перешедших к генеративному развитию, связано с действием генов, обеспечивающих растениям рапса сорта Северянин облигатную потребность в яровизации. Так, в естественной среде в осенний период озимые растения оказываются во влажных и прохладных условиях, оптимальных для их роста. В этом случае нереализованная потребность в яровизации предотвращает переход растений к генеративному развитию до фактического наступления весны. Для правильной работы яровизационного механизма растения должны не только воспринимать понижения температуры, но и отличать возможные осенние кратковременные похолодания и следующие за ними потепления от настоящей весны. Определить фактическое наступление весны растения могут через измерение продолжительности низкотемпературного воздействия. При этом переход к генеративному развитию происходит только после прохождения холодного периода, сопоставимого с длительностью зимнего сезона [7].

Эксперименты, проведенные на модельном растении арабидопсис, показали, что задержка цветения озимых форм обуславливается наличием у них доминантных генов *FRI* и *FLC* [8]. Причем ген *FLC* кодирует белок, действующий как мощный репрессор зацветания, подавляя действие генов-интеграторов цветения. Роль гена *FRI* заключается в повышении экспрессии *FLC* [7].

У рапса были найдены гомологи *FLC* и *FRI*: гены *BnFLC* и *BnFRI* [13, 14]. В результате яровизации происходит снижение уровня транскрипции *FRI*, *FLC* и промотирование цветения [11, 12].

В данном эксперименте нами было показано, что низкотемпературная экспозиция продолжительностью менее 4 нед. недостаточна для достижения необходимого уровня репрессии генов *BnFLC* и *BnFRI* у растений рапса сорта Северянин и дальнейшего перехода их к генеративному развитию. Через 6 и даже 8 нед. яровизации экспрессия *BnFLC* и *BnFRI* скорее всего также не снижается до нуля у большинства растений, так как при дальнейшем выращивании мы не наблюдали их перехода к бутонизации и цветению на ДД и КД в 100% случаев на ДД и КД. Однако можно говорить о том, что уровень экспрессии этих генов снижается до того значения, при котором дальнейшие фотопериодические условия начинают оказывать значительное влияние на развитие растительного организма.

Начиная с 6 нед. холодного воздействия доля перешедших к генеративному развитию растений на КД была выше, чем на ДД. Так, например, после 8-недельной яровизации на Ф 12 ч к бутонизации перешли 100% растений, к цветению — 87,5%, а на Ф 18ч процент растений, перешедших к генеративному развитию, был значительно ниже. Таким образом, можно сделать вывод, что при определенном ненулевом уровне экспрессии *BnFLC* и *BnFRI* короткий день стимулирует наступление индукции цветения у растений озимого рапса сорта Северянин. То есть воздействие коротким днем может частично заменить действие низких положительных температур.

Необходимо отметить, что перешедшие к генеративному развитию растения данного сорта показали значительный разброс по срокам перехода к бутонизации

и цветению, что свидетельствует о довольно высоком уровне внутрипопуляционной изменчивости (табл. 1).

С увеличением продолжительности Холодовой экспозиции бутонизация и цветение становились более дружными. Вероятно, данный факт также связан с более полной экспрессией/репрессией соответствующих генов, вызываемой низкотемпературным воздействием и фотопериодом. Возрастание дисперсии при уменьшении сроков яровизации и на КД по сравнению с ДД обусловлено проявлением внутрипопуляционной изменчивости и различиями в уровне чувствительности у отдельных биотипов. Большие разбросы в сроках перехода к генеративному развитию во всех вариантах подтверждают ранее сделанный вывод о том, что даже 8 нед. низкотемпературной экспозиции для данного сорта недостаточно для полного прохождения яровизации, т.е. для полной репрессии генов *BnFLC* и *BnFRI*.

Фотопериодические условия после холодового воздействия не влияли на скорость перехода к бутонизации. Однако после 8 нед. яровизации у растений на КД сокращалась стадия эвокации, и цветение наступало быстрее.

В отличие от Северянина, все низкоширотные сортообразцы характеризовались дружным переходом к бутонизации во всех вариантах исследуемых температурных и световых режимов (табл. 2).

Таблица 2

**Скорость развития растений низкоширотных сортообразцов рапса в зависимости от продолжительности яровизации и фотопериод и ческих условий после нее**

Сортообразец	Число дней от всходов до бутонизации растений		
	помещенных на холод (Ф 18 → 24)	не помещенных на холод (Ф 18)	не помещенных на холод (Ф 18 → 12)
Option-500	43,03±0,71	42,00±0,53	42,50±0,82
Option-500, отбор 2-4/1	44,38±1,02	44,56±1,31	44,06±1,06
Option-500, отбор 2-4/2	44,83±1,15	42,69± 1,35	43,38±0,74
Sarygol, отбор 2-5	30,24±1,52	30,44± 1,15	31,88±0,83

Эти данные указывают на то, что переход к генеративному развитию у двуручек был индуцирован условиями ДД еще до перемещения их в яровизационную камеру. То есть у всех исследуемых низкоширотных растений компетенция к фотопериодической индукции проявилась уже в течение первых 4 нед. от появления всходов.

Однако как продолжительность яровизации, так и фотопериод оказали влияние на сроки перехода растений к цветению (рис. 3). Таким образом, влияние этих факторов на двуручки было выявлено для растений, уже прошедших фотопериодическую индукцию цветения.

Среди исследуемых низкоширотных сортообразцов, не подвергавшихся низкотемпературному воздействию, достоверно раньше переходили к цветению растения, постоянно выращиваемые при Ф 18, по сравнению с растениями, перенесенными

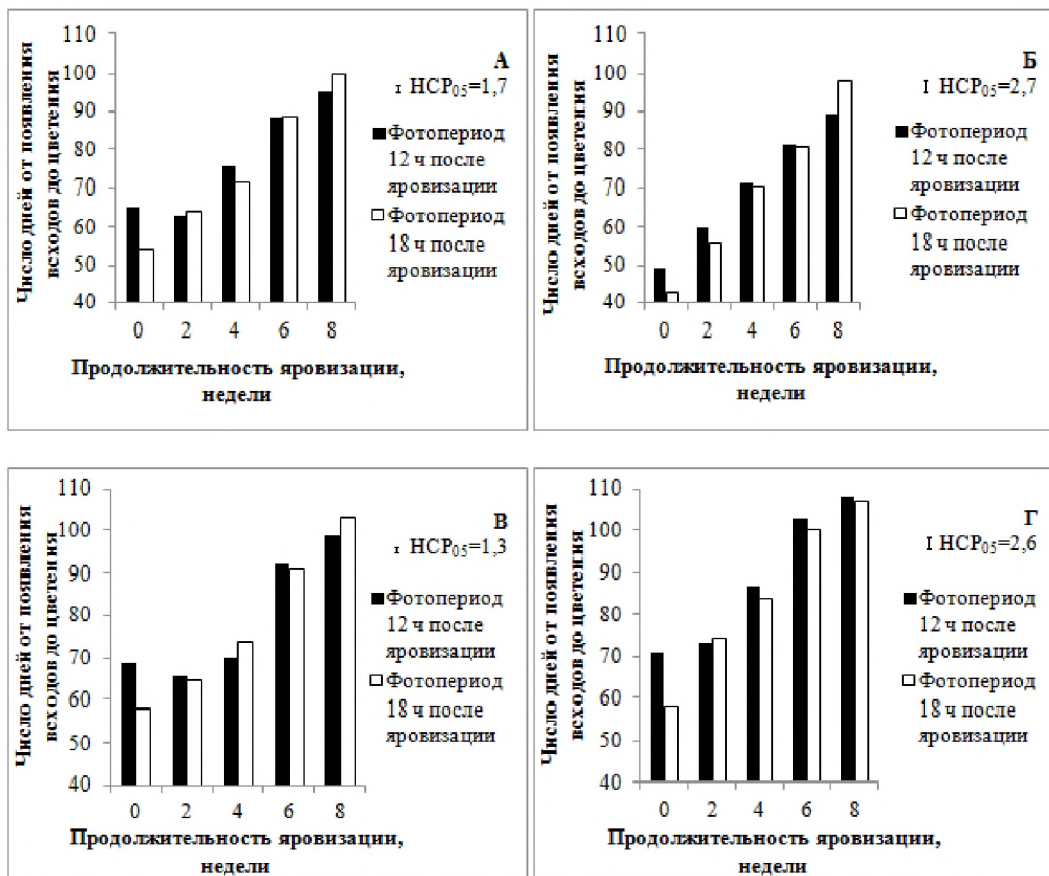


Рис. 3. Сроки перехода к цветению растений рапса в зависимости от продолжительности периода яровизации и фотопериода после нее: А — сорт Option-500; Б — сорт Sarygol, отбор 2-5; В — сорт Option-500, отбор 2-4/1; Г — сорт Option-500, отбор 2-4/2

с Ф 18 ч на Ф 12 ч. То есть в отсутствие холодового воздействия КД замедляет дальнейшее развитие низкоширотных растений, прошедших индукцию цветения до выдерживания на холоде.

При холодовой экспозиции 2, 4 и 6 нед. у сорта Option-500 и отбора 2-4/1, а также у сорта Sarygol, отбора 2-5 цветение наступало раньше на ДД либо не наблюдалось достоверных различий между сроками наступления цветения в зависимости от фотопериода. Однако после 8 нед. низкотемпературной экспозиции для указанных сортообразцов цветение достоверно раньше наступало на КД. Для сортообразца 2-4/2 подобного влияния КД установлено не было (рис. 3).

Для близкого родственника рапса — модельного растения арабидопсис — был выявлен эффект ускорения перехода раннецветущих экотипов к цветению на КД после прохождения ими холодового воздействия в течение более 30 дней [11].

Мы, в свою очередь, показали, что у исследуемых растений рапса, также не имеющих облигатной потребности в яровизации, выращивание на КД, следующее за длительной Холодовой экспозицией, способно ускорить наступление цветения за счет сокращения стадии эвокации (рис. 4).

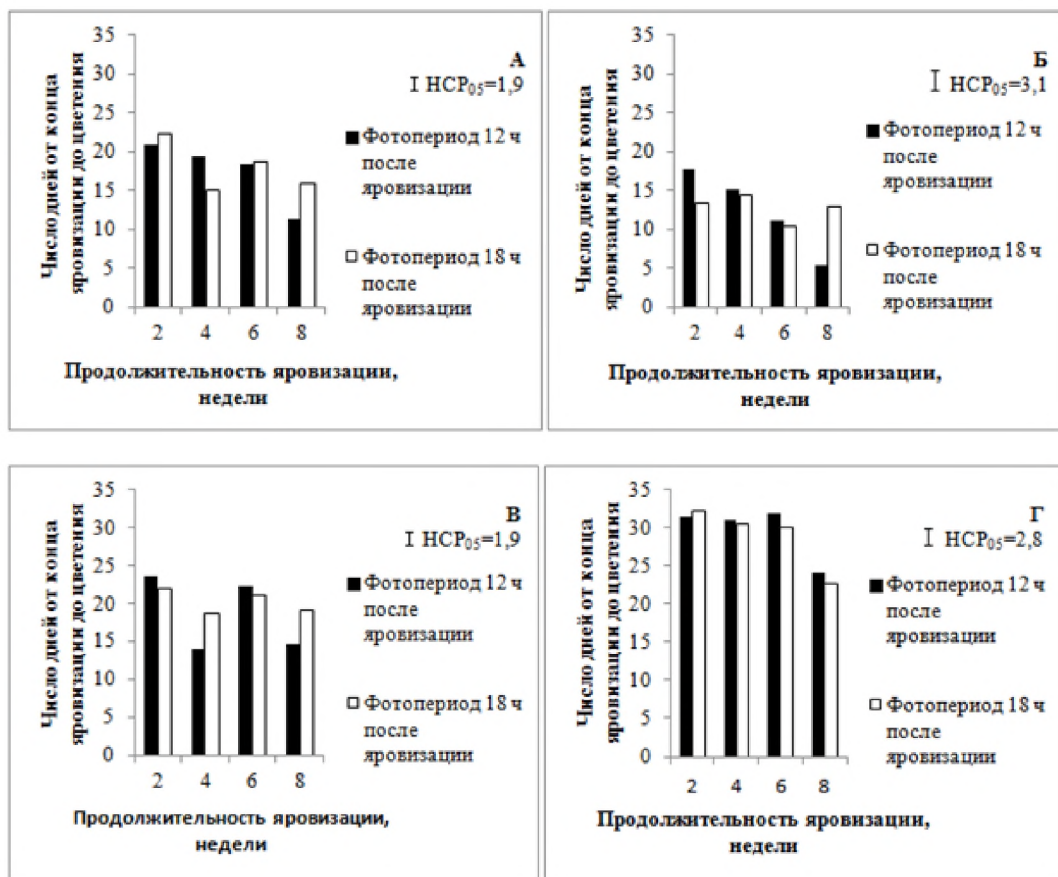


Рис. 4. Число дней от окончания низкотемпературного воздействия до начала цветения растений рапса низкоширотных экотипов. Обозначения, как на рисунке 3

На рисунке 4 видно, что для всех исследуемых низкоширотных сортообразцов яровизация оказывает заметное влияние на сроки перехода растений к цветению. При этом для растений сорта Option-500 и сортообразца 2-5 на КД сокращение времени, проходящее от окончания низкотемпературного воздействия до зацветания, происходило прямо пропорционально увеличению длительности яровизации. Исключением стал сортообразец 2-4/1, для которого ускорение развития на КД было отмечено после 4 и 8 нед. яровизации.

Еще одно исключение составил сортообразец 2-4/2, для которого не было установлено влияние фотопериода на сроки перехода к цветению (рис. 3). Тем не менее для него было отмечено значительное ускорение развития после длительной Холодовой экспозиции (8 нед.).



Таким образом, можно сделать вывод, что для всех исследуемых двуручек увеличение длительности низкотемпературной экспозиции оказывает положительное влияние на скорость развития растений, находящихся на стадии эвокации цветения.

Нами также была исследована реакция растений рапса на смену фотопериода в течение жизненного цикла в отсутствие яровизации (рис. 5).

Растения рапса сорта Северянин ожидаемо не переходили к генеративному развитию в отсутствие яровизационного воздействия.

Для всех низкоширотных растений постоянное экспонирование на 12-часовом фотопериоде без низкотемпературного воздействия значительно задерживало переход к генеративному развитию. Интересно, что растения сорта Option-500 и два отбора из него (2-4/1 и 2-4/2) значительно ускоряли развитие при экспозиции на ДД в течение 2 нед. от появления всходов и дальнейшем выращивании на КД.

Можно предположить, что для растений указанных сортообразцов возраст около двух недель является критическим (точка бифуркации), и в этот период на генетическом уровне происходит детерминация характера их дальнейшего развития.

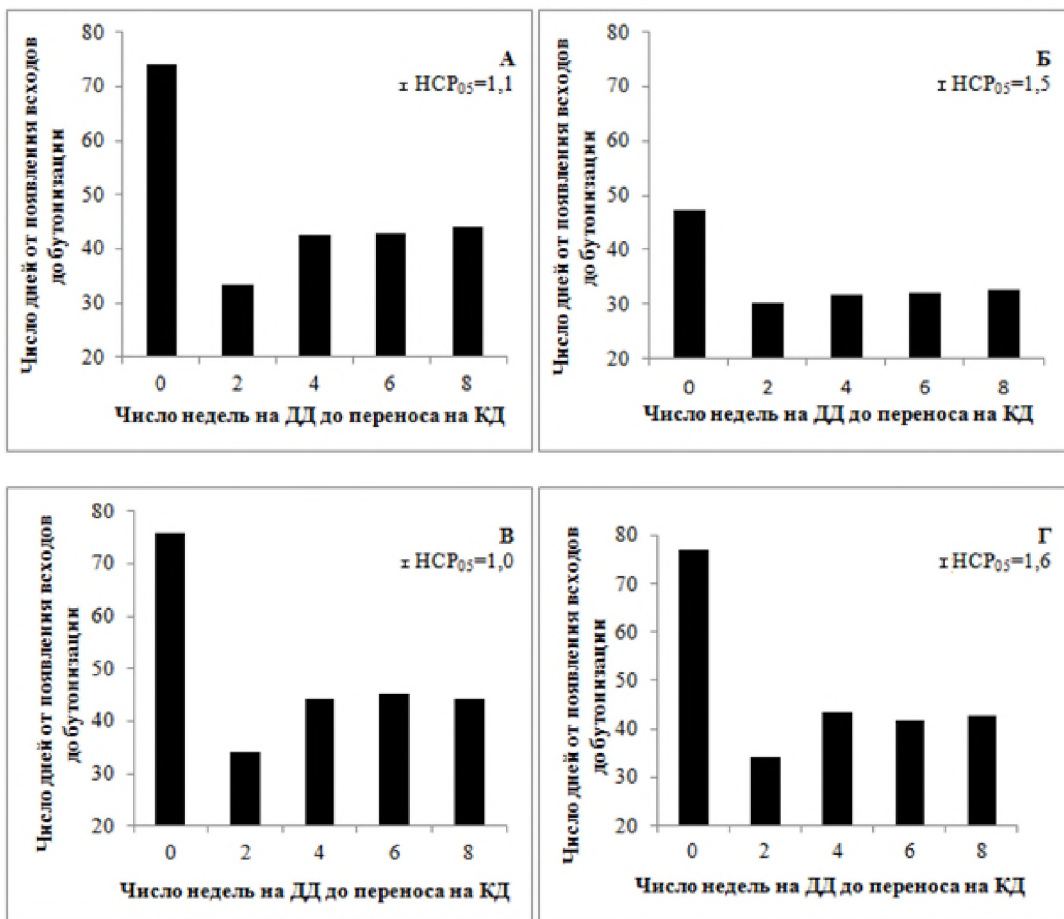


Рис. 5. Реакция растений рапса на перенос с ДД на КД при постоянной нормальной температуре. Обозначения, как на рисунке 3

К этому времени у растений накапливается сравнительно небольшая биомасса. Значит, дальнейшее замедление развития при получении сигнала о «наступлении осени» не будет способствовать полноценному формированию зимостойкости. То есть если эти растения входят в осенний сезон примерно в двухнедельном возрасте, то при следовании стандартной для взрослых двуручек и озимых стратегии замедления развития они, скорее всего, будут обречены на гибель с наступлением зимы. По-видимому, ускоренный переход к генеративной фазе в описанных условиях является для двуручек единственной возможностью произвести семена и тем самым реализовать свою репродуктивную стратегию.

Для сортообразца Sarigol 2-5 подобная закономерность в данном опыте выявлена не была. Это можно объяснить его коротким по сравнению с другими двуручками ювенильным периодом. Так, в условиях постоянного выращивания на ДД растения этого отбора в среднем на 9 дней раньше переходят к бутонизации, чем остальные исследуемые низкоширотные образцы. Можно предположить, что ускорение развития, соответствующее двухнедельному у рассмотренных выше растений, будет наблюдаться у сортообразца 2-5 в более раннем возрасте.

На основе полученных данных можно говорить о том, что низкоширотные растения-двуручки могут развиваться как длиннодневные растения (ДДР) или реализовывать стратегию, характерную для длиннокороткодневных растений (ДКДР), в зависимости от фотопериода [5].

### Выводы

1. Исследуемые низкоширотные сортообразцы рапса (Option-500, линии 2-4/1, 2-4/2, ранее отобранные из Option-500, линия 2-5, отобранная из ярового сорта Sarigol) обладают коротким ювенильным периодом и получают компетенцию к восприятию фото периодической индукции в возрасте менее 4 нед. от всходов.

2. Для полноценного перехода к генеративному развитию растений рапса сорта Северянин необходим период яровизации, превышающий 8 нед.

3. Для растений рапса озимого сорта Северянин выращивание на коротком дне после длительной (от 6 нед.), но незавершенной яровизации способно заменять действие низких температур и увеличивает количество растений, переходящих к генеративной фазе.

4. Для находящихся на стадии эвокации цветения растений рапса низкоширотных сортообразцов (кроме Option-500, отбор 2-4/2) короткий день, следующий за 8 нед. Холодовой экспозиции, ускоряет их развитие по сравнению с длинным днем.

5. Для всех исследуемых низкоширотных сортообразцов, не имеющих облигатной потребности в яровизации, длительная холодовая экспозиция оказывала положительное влияние на скорость развития растений.

6. Воздействие длинного дня в первые недели вегетации и дальнейшее выращивание на коротком дне значительно ускоряет развитие низкоширотных растений-двуручек.

### Библиографический список

1. Воловик В. Т. Рапс — ценнейшая культура. 2009. Режим доступа: <http://mcx-consult.ru/page2009072009>, свободный. Загл. с экрана.

2. Лутова Л.А., Ежова Т.А., Додуева И.Е., Осипова М.А. Генетика развития растений / Под ред. чл.-корр. РАН С.Г. Инге-Вечтомова. СПб.: Н-Л, 2010. 432 с.

3. Тараканов И.Г., Краатта Е.Е. Кинетика развития двух экотипов горчицы сарептской при разных фотопериодических режимах // Известия ТСХА. 1983. № 1. С. 112-116.
4. Тараканов И.Г., Раджабиан М. Фотопериодический и яровизационный контроль роста и развития у генотипов рапса разного географического происхождения // Известия ТСХА. 2008. №4. С. 108-114.
5. Чайлахян М.Х. Регуляция цветения высших растений. М.: Наука, 1988. 560 с.
6. Amasino R.M. Seasonal and developmental timing of flowering // The Plant Journal. 2010. V 61. № 6. P. 1001-1013.
7. Amasino R.M. Vernalization, Competence, and the Epigenetic Memory of Winter // The Plant Cell. 2004. V. 16. № 10. P. 2553-2559.
8. Amasino R.M., Michaels S.D. FLOWERING IOCUS C Encodes a Novel MADS Domain Protein That Acts as a Repressor of Flowering // The Plant Cell. 1999. V 11. № 5. P. 949-956.
9. Amasino R.M., Michaels S.D. The Timing of Flowering // Plant Physiology. 2010. V 154. №2. P. 516-520.
10. Corbesier I., Vincent C., Jang S., Fornara F., Fan O., Searle I., Giakountis A., Farroona S., Gissot I., Turnbull C. et al. FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of Arabidopsis // Science. 2007. V 316. № 5827. P. 1030-1033.
11. Lee I., Amasino R.M. Effect of Vernalization, Photoperiod, and Light Quality on the Flowering Phenotype of Arabidopsis Plants Containing the FRIGIDA Gene // Plant Physiology. 1995. V. 108. № 1 P. 157-162.
12. Sheldon C.C., Rouse D.T., Finnegan E.J., Peacock W.J., Dennis E.S. The molecular basis of vernalization: the central role of FLOWERING IOCUS C (FIC) II Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 2000. V. 97. № 7. P. 3753-3758.
13. Tadege M., Sheldon C.C., Helliwell C.A., Stoutjesdijk P., Dennis E.S., Peacock W.J. Control of flowering time by FIC orthologues in Brassica napus // The Plant Journal. 2001. V. 28. № 5. P. 545-553.
14. Wang N., Qian W., Suppanz I. et al. Flowering time variation in oilseed rape (Brassica napus L.) is associated with allelic variation in the FRIGIDA homologue Bnai.FRI.a // Journal of Experimental Botany. 2011. V. 62. № 15. P. 5641-5658.
15. Yoo S.K., Chung K.S., Kim J. et al. CONSTANS Activates SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1 through FLOWERING IOCUS T to Promote Flowering in Arabidopsis // Plant Physiology. 2005. V 139. № 2. P. 770-778.

## CONTROL OF FLOWERING IN CANOLA PLANTS WITH VARIOUS RESPONSE TO PHOTOPERIODIC AND LOW-TEMPERATURE INDUCTION

E.M. SAVELIEVA, I.G. TARAKANOV

(RSAU-MAA named after K.A. Timiryazev)

*Timely passage of plant lifecycle stages occurs largely through their perception of changes in day length and temperature. Under controlled conditions we studied reactions of different ecotypes of canola plants to low temperature (vernalization) and photoperiodic conditions. In the experiments with step-wise plant transfer from inductive environment to non-inductive and vice versa we investigated the length of juvenile phase and the duration of cold or/and photoperiodic exposure required for flowering induction and evocation. In canola plants of winter variety Severyanin with an unfinished vernalization the relative proportion of plants reached the generative development phase increased under short-day conditions. In low-latitude zones the duration of flowering evocation of double-response plants decreased under short-day conditions after the plants underwent prolonged*

*exposure to cold temperatures. In the absence of vernalization plants of low-latitude ecotypes faster transitioned to flowering when transferred from long-day to short-day conditions 1-2 weeks after germination. It was shown that low-latitude samples can implement various life strategies depending on photoperiod and can evolve both long-day and long-short-day plants.*

*Key words: Brassica napus, photoperiodism, vernalization, induction of flowering, double-response plants.*

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

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

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