

УДК 581.14:633.88

## ОСОБЕННОСТИ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ РЕГУЛЯЦИИ ОНТОГЕНЕЗА У РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ МИСКАНТУСА (*MISCANTHUS* SPP.)

А.А. АНИСИМОВ, Н.Ф. ХОХЛОВ, И.Г. ТАРАКАНОВ

(РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева)

В условиях вегетационного и полевого опыта изучены особенности фотопериодической регуляции онтогенеза у различных видов растений мискантуса, перспективной культуры для биоэкономики. Установлены особенности фотопериодической индукции перехода к генеративному развитию у различных видов мискантуса. Полученные данные свидетельствуют о том, что изученные представители данного рода относятся к короткодневным растениям с количественной фотопериодической реакцией. У растений *M. sinensis* и *M. x hybrid* компетенция к фотопериодической индукции появляется раньше, чем у остальных исследованных генотипов. Наряду с меньшей продолжительностью фотопериодической индукции это благоприятствует переходу к цветению в течение периода вегетации на широте Москвы. У растений *M. sacchariflorus* ни в одном из вариантов фотопериодов в течение проведения экспериментов цветения не наблюдали, в связи с чем параметры, определяющие фотопериодическую чувствительность данного вида, нуждаются в уточнении (продолжительность ювенильного и индуктивного периодов). Установлена зависимость процессов кущения мискантуса от фотопериодических условий – выращивание на длинном 18-часовом фотопериоде приводит к усилению образование новых побегов по сравнению с фотопериодом 10 ч. Выращивание растений в условиях непрерывного освещения (фотопериод 24 ч) оказывало угнетающее действие на процессы роста и развития. Ранний переход к генеративному развитию приводит к снижению потенциальной продуктивности, поэтому при продвижении короткодневной культуры – мискантуса – в более северные регионы возможно увеличение урожайности биомассы культуры за счёт либо более позднего наступления цветения, либо его полного отсутствия. Так, у растений *M. x giganteus* отсутствие перехода к генеративному развитию на широте средней полосы России благоприятствует накоплению большей биомассы по сравнению с растениями видов, переходящих к цветению.

**Ключевые слова:** *Miscanthus*, биоэкономика, биоэнергетика, фотопериодизм, продукционный процесс, цветение, кущение, продуктивность.

Выращивание растений с целью получения биомассы как источника возобновляемой энергии в мире постоянно увеличивается [16]. Одними из наиболее распространённых и перспективных культур для целей биоэкономики являются

растения рода *Miscanthus* семейства *Poaceae*. Все представители рода – многолетние корневищные травы, способные произрастать на одном месте до 20 и более лет без существенного снижения продуктивности [18]. Кроме того, для мискантуса характерен особый,  $C_4$ -путь фотосинтеза, который обуславливает высокую продуктивность (до 40 т сухого вещества с 1 га) [5]. Родиной мискантусов является Юго-Восточная Азия (Китай, Япония, Дальний Восток России), т.е. регионы сравнительно низких широт, что отражается на характере фотопериодической реакции растений [13].

Фотопериодизм, будучи ответом растительного организма на изменяющуюся длину светового периода, необходим для синхронизации процессов роста и развития с сезонными изменениями климатических факторов [25]. Под контролем фотопериодической реакции находится большое число физиологических процессов, протекающих в растении. Длина светового периода оказывает влияние прежде всего на процесс перехода к генеративному развитию. Кроме того, под контролем фотопериодической регуляции могут оказаться процессы развития цветков и соцветий, определение пола растения, скорость протекания ростовых процессов как отдельных органов, так и всего организма в целом. Фотопериодизм оказывает влияние на периоды покоя, созревания и старения отдельных частей растения, образования запасующих органов, а также на целый ряд других реакций [23].

Длина светового дня воспринимается так называемыми «циркадными часами» листовых пластинок растений, сигнал из которых передаётся на апикальную меристему побега для согласованной инициации перехода к генеративному развитию [19]. В процессе осуществления фотопериодического контроля цветения выделяется система дальней передачи сигнала, которая включает в себя три этапа: возникновение индукции в листовых пластинках, эвокация цветения в апексе побегов и, наконец, начало флорального морфогенеза в апикальных меристемах [22].

Считается, что механизм фотопериодической реакции включает в себя комплексное взаимодействие фоторецепторов с системой восприятия временного интервала – циркадными ритмами [11]. Процесс восприятия растением длины светового дня включает в себя сбор информации, поступающей от циркадного счётчика, и реакцию на световой и темновой период, осуществляемую фоторецепторами [8, 12].

Фотопериодическая индукция происходит в листовых пластинках, а эвокация цветения осуществляется в меристемах в результате ответа на передающийся стимул цветения и приводит к запуску флорального морфогенеза [6]. После получения стимулирующего сигнала апексы некоторых видов подвергаются необратимому изменению и получают способность давать начало генеративным органам и без дополнительных воздействий факторов внешней среды. Однако некоторым растениям для продолжения формирования цветков и соцветий необходима повторная фотопериодическая индукция, в отсутствие которой оно может вернуться в вегетативную стадию развития [4].

В течение онтогенеза способность растения воспринимать фотопериодический стимул непостоянна. Выделяют преиндуктивную, индуктивную и постиндуктивную стадии. На преиндуктивной (ювенильной) стадии развития растение неспособно воспринимать любые сигналы, стимулирующие цветение. Однако считается, что у большинства травянистых растений компетенция у меристем появляется относительно рано [3]. На постиндуктивной стадии растение теряет способность реагировать на фотопериодические условия [10].

При классификации растений по фотопериодической реакции традиционно исходят из индукции длиной дня перехода к генеративному развитию. Принято выделять следующие группы [22]:

- Растения короткого дня. Переход к цветению либо его существенное ускорение отмечаются при меньшем, чем определённое, количестве часов светового периода в каждом 24-часовом цикле.

- Растения длинного дня. Переход к цветению либо его существенное ускорение отмечаются при большем, чем определённое, количестве часов светового периода в каждом 24-часовом цикле.

- Нейтральнодневные растения. Переход к генеративному развитию не зависит от длины светового дня.

В вышеуказанных группах различают растения с абсолютной (цветение только при определённой длине дня) и с количественной фотопериодической реакцией (определённая длина дня помогает ускорить цветение, но не является строго необходимым фактором). Кроме того, имеются отдельные виды со специфической фотопериодической реакцией, которая может изменяться в течение онтогенеза [23].

При выращивании в умеренных широтах растения короткого дня обыкновенно цветут осенью до наступления периода неблагоприятных зимних температур. Растения длинного дня переходят к генеративному развитию в наиболее благоприятных условиях поздней весны и начала лета, после минования угрозы повреждения цветков низкими температурами [8].

У многолетних растений периодичность роста и развития, помимо фотопериодической реакции, может контролироваться дополнительными факторами – такими, как температура и водный режим [9].

Длину светового периода, меньше которой (в случае растений короткого дня) либо больше которой (в случае растений длинного дня) происходит стимулирование цветения, принято называть критической длиной дня. Фотопериодическая чувствительность растений может модулироваться другими абиотическими факторами: например, она снижается в условиях высокогорья под влиянием пониженных ночных температур [24]. Стратегии роста и развития растений в природе находятся в тесной взаимосвязи с окружающей средой, поэтому информация о географии распространения дикого вида и предков культурных растений может быть использована для оценки эколого-физиологических предпосылок наличия той или иной фотопериодической реакции [20].

Помимо индукции цветения, фотопериодическая реакция, как было отмечено выше, оказывает прямое или косвенное влияние и на большое количество других физиологических процессов. Длина светового дня может оказывать влияние на рост листьев, способ ветвления, рост корневой системы и надземных органов. Под контролем фотопериода могут находиться накопление и распределение сухого вещества в пределах растительного организма. Примером таких реакций могут служить образование клубней и изменение характера ветвления [26]. У травянистых растений длина светового периода может влиять на процессы кущения, стимулируя его в неблагоприятных фотопериодических условиях [21]. Кроме того, ранний переход к генеративному развитию может быть причиной снижения продуктивности (как по биомассе, так и по урожаю семян у раннеспелых сортов) [23]. У растений мискантуса ранний переход к генеративному развитию ингибирует образование новых листьев. Это приводит к сокращению периода активной вегетации и использования фотосин-

тетически активной радиации, что в конечном итоге влечёт за собой снижение продуктивности [13]

У некоторых видов растений переход к генеративному развитию не только находится под контролем фотопериодической реакции, но и зависит от других факторов внешней среды. Так, для некоторых гибридных линий *M. sacchariflorus* переход к генеративному развитию не может быть объяснён исключительно фотопериодической реакцией. Предполагают, что, как и в случае сорго, у растений мискантуса данного вида переход к цветению регулируется и температурным режимом [15]. Кроме того, у *M. sacchariflorus* была обнаружена задержка в развитии соцветий под действием водного дефицита [14].

С учетом возросшего интереса к мискантусу, а также расширения его ареала в связи с продвижением зоны выращивания культуры в высокие широты изучение особенностей фотопериодического контроля роста и развития перспективных генотипов представляется весьма актуальным.

### Материалы и методы

В качестве объектов исследования использовали растения мискантуса различных видов и гибридных форм:

- *M. sinensis* (М. китайский) – сорт Голиаф;
- *M. sacchariflorus* (М. сахароцветковый) – дикий вид, собранный в районе 32° с.ш.;

- *M.x giganteus* (М. гигантский) – результат спонтанной природной гибридизации между *M. sinensis* и *M. sacchariflorus*, широко распространённый в дикорастущем состоянии [7].

- *M.x hybrid* (М. гибридный) – гибрид, полученный в результате целенаправленной селекции путём скрещивания *M. sacchariflorus* (дикого вида неизвестного происхождения) и *M. sinensis*, собранного в районе 45° с.ш.

Веgetационный опыт по изучению фотопериодической реакций растений проводили в условиях вегетационных камер лаборатории искусственного климата РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева.

Опытные растения выращивали в условиях почвенной культуры в вегетационных сосудах объёмом 1,5 л. В качестве субстрата была выбрана готовая почвенная смесь «Агробалт-С», основу которой составлял нейтрализованный верховой торф высокой степени разложения, нейтрализованный и удобренный всеми необходимыми для полноценного роста и развития растений элементами минерального питания. Посадочный материал получали путём деления корневищ маточных растений третьего года жизни, выкопанных с полевого участка непосредственно перед закладкой опыта. Благодаря сравнительно большому коэффициенту размножения (до 80 ед. готового посадочного материала с растения) все растения каждого исследованного вида представлены потомками одного маточного экземпляра. Таким образом, была обеспечена генетическая однородность используемого растительного материала.

Растения выращивали на фотопериодах 10 ч, 18 ч, 24 ч (непрерывное освещение). В качестве источников облучения использовали натриевые лампы высокого давления (НЛВД) ДНаЗ/Reflux при плотности потока фотонов на уровне верхушек растений 180 мкмоль/м<sup>2</sup>·с. Температура воздуха в вегетационных камерах составляла 20-24°С днём и 18-20°С ночью.

В экспериментах проводили учёт следующих биометрических показателей у растений:

- динамика кушения (подсчёт числа побегов у растений);
- динамика накопления сухого вещества;
- динамика формирования листовой поверхности (путём определения площади листьев с использованием фотопланиметра LI-3100C, Li-Cor, Небраска, США).

Кроме того, в опыте регистрировали скорость перехода растений к генеративному развитию путём учёта сроков наступления цветения. В случае мискантуса появление флагового листа является первым точным индикатором перехода к генеративному развитию, поэтому сроки начала цветения отмечали по появлению флагового листа.

Биологическая повторность вегетационного опыта – по 6 растений на каждый вариант.

В анализе особенностей фотопериодической реакции растений мискантуса, помимо вышеописанного вегетационного опыта, были использованы данные, полученные на московской точке многолетнего географического эксперимента по изучению различных генотипов мискантуса. Данный опыт заложен на территории Полевой опытной станции РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева в 2012 г. в рамках международного научного проекта Европейского Союза FP7-КВВЕ-2011-5 «OPTIMISC – Оптимизация производства биомассы мискантуса» [17]. В многолетнем полевом опыте проводят изучение ряда генотипов мискантуса (для вышеописанных вегетационных опытов были выбраны наиболее типичные представители каждой из изучаемых систематических групп). Полевой опыт заложен в трёхкратной повторности с рандомизированным распределением делянок внутри каждой повторности. Площадь одной делянки составляет 25 м<sup>2</sup>, при этом на каждой делянке размещено по 49 растений.

В таблицах и на графиках приведены средние арифметические и стандартные ошибки.

## Результаты и их обсуждение

Фотопериодические условия (естественные изменения длины дня) на конкретной географической широте могут влиять как на процессы развития (а именно переход к цветению), так и на ростовые процессы, что в конечном итоге сказывается на общей продуктивности растений [2]. Это особенно актуально при анализе протекания продукционного процесса у растений мискантуса, поскольку хозяйственно значимой частью растения является надземная биомасса [13]. Один из ключевых элементов продуктивности мискантуса, от которого зависит конечный урожай биомассы, – это число побегов. Процессы кушения у мискантуса находятся в зависимости от фотопериодических условий (табл. 1).

У всех без исключения изученных видов мискантуса условия длинного дня (18 ч) приводили к существенному усилению процесса кушения. При этом условия как короткого светового дня, так и круглосуточного освещения ингибировали процессы образования новых побегов, число которых у растений либо оставалось неизменным, либо увеличивалось незначительно. Подобная фотопериодическая реакция благоприятствует увеличению урожайности биомассы мискантуса в более высоких географических широтах, поскольку условия длинного дня в летний период в средней полосе России, например, позволяют растениям в благоприятные годы образовывать

большое количество побегов в течение первых двух летних месяцев. Наиболее интенсивно условия длинного светового дня стимулировали кушение у растений *M. sacchariflorus*, который и в полевых условиях отличается достаточно интенсивным ростом: отдельно высаженные растения смыкаются уже через три года после начала выращивания, тогда как остальные генотипы, особенно *M. x giganteus*, демонстрируют куда более ограниченное кушение, что было подтверждено и в условиях вегетационного опыта.

Таблица 1

**Влияние фотопериодических условий на кушение растений мискантуса в условиях вегетационного опыта, количество побегов на растение**

Вид	Фотопериод, ч								
	10			18			24		
	Число дней от начала вегетации								
	20	40	60	20	40	60	20	40	60
<i>Miscanthus sinensis</i>	5,4±1,2	5,9±1,3	7,1±1,0	6,3±1,4	15,1±2,0	17,2±1,9	6,4±1,3	8,3±1,1	9,3±1,5
<i>Miscanthus x hybrid</i>	4,1±0,5	4,4±0,5	5,2±1,3	3,4±0,5	10,7±1,7	14,4±1,8	3,2±0,4	4,1±0,7	4,2±0,7
<i>Miscanthus x giganteus</i>	2,9±0,6	3,2±0,6	3,3±0,6	3,2±0,4	7,1±1,3	11,2±2,5	3,1±0,6	3,2±0,8	3,2±0,8
<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	4,5±0,6	7,0±0,7	8,1±0,7	7,8±1,2	20,1±2,4	24,8±2,7	8,5±1,3	10,4±1,5	11,3±1,6

Формирование развитого ассимиляционного аппарата позволяет растениям эффективно использовать световое излучение. Данные по влиянию различных фотопериодических условий на формирование ассимиляционного аппарата представлены в таблице 2. У растений *M. sinensis* в условиях короткого 10-часового дня отмечена относительно невысокая скорость нарастания площади листьев, что связано, как и у остальных генотипов, с торможениями процессов кушения и, следовательно, формированием новых листьев на сравнительно небольшом числе побегов. Однако в условиях 18-часового фотопериода мы наблюдали существенное (более чем двукратное) увеличение площади ассимиляционного аппарата, что, по-видимому, также связано с образованием новых облиственных побегов. Условия непрерывного 24-часового освещения также приводили к стабильному возрастанию площади листьев у растений *M. sinensis*, хотя и не такому интенсивному, как в случае 18-часового фотопериода.

Сходные тенденции можно отметить в случае и растений *M. x hybrid*. Условия короткого 10-часового дня были неблагоприятными для сколько-нибудь существенного роста площади листьев, тогда как 18-часовой световой день способствовал значительному увеличению данного показателя. Условия непрерывного освещения, в отличие от предыдущего генотипа, не приводили к существенным изменениям в площади листового аппарата, который не отличался от растений, выращенных в условиях короткого дня.

Таблица 2

**Влияние фотопериодических условий на нарастание площади листьев у растений мискантуса в условиях вегетационного опыта, см<sup>2</sup>/растение**

Вид	Фотопериод, ч								
	10			18			24		
	Число дней от начала вегетации								
	20	40	60	20	40	60	20	40	60
<i>Miscanthus sinensis</i>	173±12	198±19	214±21	201±15	414±25	498±29	163±21	246±16	282±31
<i>Miscanthus x hybrid</i>	173±18	178±21	210±15	151±16	473±28	612±32	119±25	171±14	177±21
<i>Miscanthus x giganteus</i>	148±18	152±15	155±11	142±11	329±17	498±55	161±17	169±21	172±16
<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	118±11	196±17	232±17	214±17	492±21	693±47	243±19	291±32	308±23

У растений *M. x giganteus* и *M. sacchariflorus* можно отметить сходные с рассмотренными генотипами тенденции. Наиболее интенсивное нарастание площади листьев происходило у растений под действием 18-часового фотопериода, при этом в условиях короткого дня и непрерывного освещения рост площади листьев в равной степени был ограничен. Это лишний раз свидетельствует о том, что условия непрерывного освещения в целом неблагоприятны для выращивания растений мискантуса.

Интегральным показателем реакции растений на изменяющиеся условия среды является накопление биомассы (табл. 3).

Таблица 3

**Влияние фотопериодических условий на накопление сухой биомассы растениями мискантуса в условиях вегетационного опыта, г/растение**

Вид	Фотопериод, ч								
	10			18			24		
	Число дней от начала вегетации								
	20	40	60	20	40	60	20	40	60
<i>Miscanthus sinensis</i>	35,2±4,1	42,7±5,8	49,1±3,6	42,0±1,8	98,2±8,5	119,1±9,8	40,2±6,4	59,0±7,8	64,3±4,3
<i>Miscanthus x hybrid</i>	30,3±3,8	32,3±4,1	43,2±3,1	25,2±3,1	87,4±7,9	114,8±11,2	21,0±1,7	30,4±2,3	31,4±1,5
<i>Miscanthus x giganteus</i>	31,8±2,9	34,1±3,2	37,4±2,5	31,4±2,6	74,3±6,3	132,3±13,9	29,4±1,7	30,2±1,9	33,1±2,5
<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	28,3±3,4	40,7±2,8	45,9±4,7	50,3±3,2	151,6±15,9	162,9±16,3	41,3±4,3	62,3±7,5	71,6±11,6

Анализ данных по динамике накопления сухой биомассы растениями мискантуса позволяет обнаружить закономерности, аналогичные тем, что были выявлены в отношении нарастания площади листьев. В условиях 10-часового фотопериода темпы накопления биомассы у всех изученных генотипов мискантуса были наиболее низкими. В то же время выращивание в условиях 18-часового фотопериода способствовало значительному увеличению количества накопленной сухой биомассы, причём наиболее ярко это проявилось у растений *M. sacchariflorus*. Условия непрерывного освещения в большинстве случаев приводили к сходным с условиями короткого дня результатам, хотя растения *M. sinensis* и *M. sacchariflorus* обнаруживают способность к накоплению биомассы даже в подобных условиях. В данном случае это обуславливается более интенсивным ростом уже имевшихся у растения побегов, нежели за счёт образования новых в результате усиленного кушения.

Процесс накопления сухого вещества напрямую связан с фотосинтетической деятельностью растений, поэтому на основании полученных результатов был произведён расчёт чистой продуктивности фотосинтеза (табл. 4).

Таблица 4

**Влияние фотопериодических условий на чистую продуктивность фотосинтеза у растений мискантуса в условиях вегетационного опыта, г/м<sup>2</sup>-сут.**

Вид	Фотопериод, ч					
	10		18		24	
	Интервал (число дней от начала вегетации)					
	20-40	40-60	20-40	40-60	20-40	40-60
<i>Miscanthus sinensis</i>	2,15±0,32	1,45±0,08	4,37±0,56	1,12±0,12	4,64±0,87	0,94±0,12
<i>Miscanthus x hybrid</i>	0,56±0,41	2,83±0,12	4,77±0,34	1,26±0,38	3,10±0,63	0,28±0,05
<i>Miscanthus x giganteus</i>	0,66±0,05	0,97±0,03	4,43±0,53	3,34±0,64	0,60±0,11	0,58±0,09
<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	4,14±0,93	1,16±0,12	6,97±0,95	0,45±0,05	3,93±0,87	1,66±0,14

У растений *M. sinensis* максимальные величины ЧПФ отмечаются в период от 20 до 40 дней от начала вегетации, при этом наибольших значений данный показатель достигает при выращивании растений в условиях длинного 18-часового дня, а также при непрерывном освещении. У растений *M. x hybrid* максимальной ЧПФ также была при выращивании в условиях длинного дня, однако непрерывное освещение в конечном итоге привело резкому падению ЧПФ. В условиях короткого дня можно отметить возрастание данного показателя по мере роста растений. Что касается *M. x giganteus*, то у данного генотипа условия короткого дня, как, впрочем, и непрерывное освещение, привели к существенному снижению ЧПФ, значения которой при выращивании в условиях 18-часового дня на порядок превышают значения для растений в остальных вариантах. Для растений *M. sacchariflorus* характерно снижение ЧПФ для всех вариантов независимо от фотопериода, однако на ранних этапах



роста максимальные значения по данному показателю отмечаются у растений, выращенных в условиях длинного дня.

В целом, анализируя результаты вегетационного опыта с точки зрения формирования биомассы, можно заключить, что условия длинного дня являются наиболее благоприятными, и это, бесспорно, может быть преимуществом при продвижении данной культуры в более северные регионы (высокие широты). Проверкой данной гипотезы могут служить материалы, полученные в условиях полевого опыта. На рисунке 1 представлены данные по кущению растений мискантуса при выращивании в многолетнем географическом эксперименте.

Количество побегов, которые отрастают у растений в начале вегетации, зависит как от вида, так и от возраста растений. Наибольшее количество побегов в полевых условиях формировали растения *M. x hybrid*, в то время как наименьшие значения по данному показателю отмечены у растений *M. sinensis*.

Наращение числа побегов у растений мискантуса в 2014 г. прекратилось к третьей декаде июля и в дальнейшем вышло на плато. Подобная реакция связана, по-видимому, с наблюдавшейся именно в данный период почвенной засухой (рис. 2), которая и затормозила кущение несмотря на благоприятные фотопериодические условия (рис. 1).

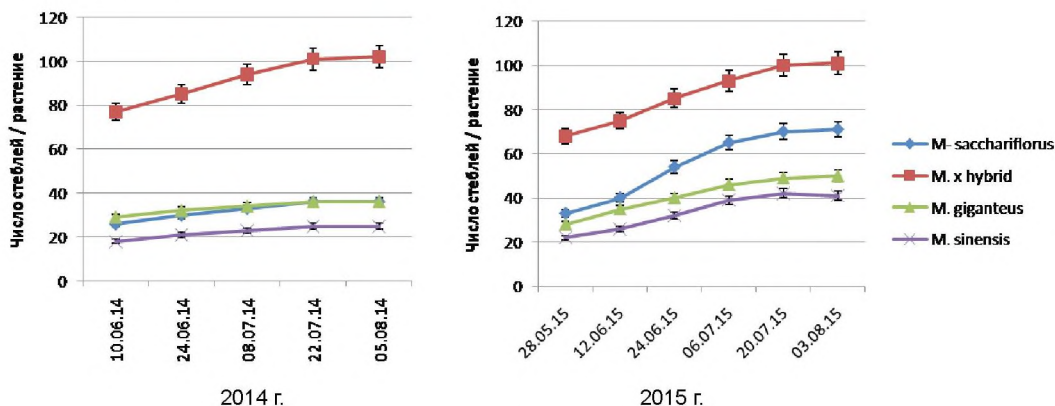


Рис. 1. Кущение растений мискантуса в условиях полевого опыта

В следующем, более благоприятном с метеорологической точки зрения 2015 г., процесс кущения продолжался вплоть до первой декады августа, при этом растения всех изученных видов сформировали большее по сравнению с 2014 г. число побегов (рис. 1). Процессы кущения затормозились только во второй половине августа, т.е. их максимальная интенсивность приходилась как раз на период, в который наблюдается максимальная продолжительность дня в средней полосе России: на июнь-июль.

Продуктивность мискантуса может быть лимитирована большим количеством неблагоприятных факторов окружающей среды (в средней полосе европейской части России таковыми могут являться низкий приход ФАР, низкие температуры в весенний и осенний периоды, а также недостаток воды) [1]. Однако у всех представителей рода *Miscanthus* имеется и ярко выраженный внутренний фактор, способный снизить продуктивность биомассы, – это переход растений

к генеративному развитию. При переходе к цветению у мискантуса наблюдается интенсивное удлинение побегов с образованием соцветий – метелок. Это влечёт за собой, с одной стороны, торможение формирования ассимиляционной поверхности, с другой стороны – снижение массы побегов и образование длинного полого цветоноса, малопригодного для получения биомассы. Кроме того, начинается отток ассимилятов для поддержания роста цветков и созревания семян (в наших опытах получение семян было невозможно, с одной стороны, из-за того, что часть растений была представлена триплоидными стерильными гибридами, с другой стороны – из-за ограниченного по времени вегетационного периода, о чём будет сказано ниже). Особенно нежелателен ранний переход растений мискантуса к генеративному развитию, ибо в этом случае он фактически приводит к остановке накопления биомассы.

Таким образом, при выращивании мискантуса для целей биоэкономики – получения биомассы – раннее цветение является крайне нежелательным.

У большинства изученных видов цветение находится под контролем фотопериодической реакции (табл. 5).

Таблица 5

**Влияние фотопериодических условий на сроки начала цветения растений мискантуса в условиях вегетационного опыта**

Вид	Фотопериод, ч	Число дней от начала вегетации до начала цветения (появления флагового листа)
<i>Miscanthus sinensis</i>	10	31 ± 3
	18	69 ± 6
	24	77 ± 5
<i>Miscanthus x hybrid</i>	10	28 ± 2
	18	65 ± 4
	24	71 ± 5
<i>Miscanthus x giganteus</i>	10	79 ± 5
	18	120 ± 8
	24	-
<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	10	-
	18	-
	24	-

С точки зрения перехода к генеративному развитию растения мискантуса можно отнести к растениям короткого дня, причём с количественной фотопериодической реакцией. Исключение – растения *M. sacchariflorus*, цветение у которых не удалось вызвать ни на одном из использованных фотопериодов, даже при выращивании в течение 150 дней.

Остальные изученные виды мискантуса оказались типичными растениями с количественной фотопериодической реакцией, причём ярче всего она проявилась

у растений *M. x giganteus*, которые при круглосуточном освещении так и не зацвели. Что касается растений *M. sinensis* и *M.s x hybrid*, то они в условиях короткого дня зацвели в среднем уже через месяц после начала вегетации. Выращивание растений в условиях длинного дня приводило к задержке в цветении более чем в два раза по сравнению с условиями короткого дня. Отметим, что статистически достоверных отличий между 18-часовым и 24-часовым фотопериодами выявлено не было. Это позволяет говорить о том, что у растений *M. sinensis* и *M. x hybrid* имеется определённый порог длины дня, выше которого удлинение продолжительности светового периода не будет оказывать дополнительного ингибирующего действия.

Небезынтересным представляется проведение сравнения условий вегетационного опыта с полевыми исследованиями (табл. 6). В полевых условиях к генеративному развитию перешли только два вида мискантуса – *M. sinensis* и *M. x hybrid*.

Таблица 6

**Цветение растений мискантуса в зависимости от фотопериодических условий.  
«+» – цветение отмечается, «-» – отсутствие перехода к цветению**

Вид	Полевой опыт, изменение длины дня 12-18-12 ч	Вегетационный опыт в фитотроне, фотопериод, ч		
		10	18	24
<i>Miscanthus sinensis</i>	+	+	+	+
<i>Miscanthus x hybrid</i>	+	+	+	+
<i>Miscanthus x giganteus</i>	-	+	+	-
<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	-	-	-	-

Эти данные вполне согласуются с результатами вегетационных опытов. В начале весны (начало мая на широте Москвы) продолжительности периода с коротким световым днём явно оказывается недостаточно для индукции цветения (особенно с учётом того, что первые признаки отрастания побегов у мискантуса в средней полосе России проявляются только в первой декаде мая; в частности, в 2015 г. массовое отрастание началось 7 мая). Далее наступает отрезок времени с длинным световым днём, что, с одной стороны, отодвигает цветение, а с другой стороны – стимулирует процессы кушения и накопления биомассы. Переход к генеративному развитию у обсуждаемых видов мискантуса начинается только в третьей декаде августа – первой декаде сентября, т.е. на фоне снижения продолжительности светового дня.

Полученные данные также свидетельствуют о том, что у *M. sinensis* и *M. x hybrid* компетенция к короткодневной фотопериодической индукции появляется раньше, чем у остальных исследованных генотипов. Продолжительность индуктивного периода у них тоже, очевидно, меньше, благодаря чему удается зафиксировать переход к цветению в рамках относительно малопродолжительного периода вегетации на широте Москвы.

Что касается *M. x giganteus*, то в полевых условиях средней полосы России растения данного вида не переходят к генеративному развитию вообще. Этот факт весьма благоприятно сказывается на продуктивности данного генотипа (по итогам

2015 г. нам удалось получить урожайность на уровне 16-17 т сухой биомассы с га). Отсутствие цветения приводит к тому, что в течение всей вегетации, вплоть до первых заморозков, повреждающих надземную часть растения, *M. x giganteus* накапливает биомассу.

Причину, по которой *M. x giganteus* не зацветает на широте Москвы, раскрывают результаты вегетационного опыта. Чтобы зацвести, *M. x giganteus* нужно как минимум два месяца благоприятного короткого дня, не говоря уже о длинном 18-часовом дне, которого необходимо почти четыре месяца), поэтому для успешного перехода к генеративному развитию данному виду мискантуса на широте Москвы не хватает длины вегетационного периода.

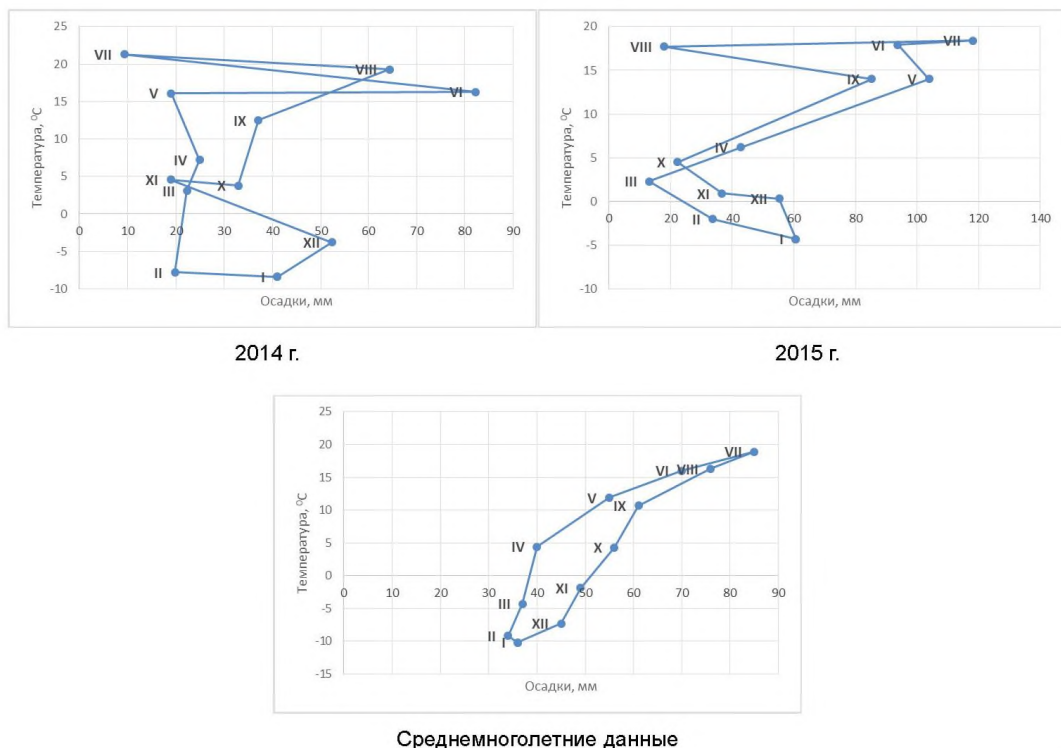
Самые неоднозначные данные получены для *M. sacchariflorus*. Растения этого генотипа не зацвели ни в условиях вегетационного опыта, ни в полевых условиях на широте Москвы. Это может быть связано с тем, что растения данного генотипа происходят из района гораздо более низких широт, где вегетация растений продолжается существенно более продолжительное время на фоне малой длины дня.

Таблица 7

**Сроки начала цветения растений мискантуса в условиях полевого опыта**

Вид	Число дней от начала вегетации до начала цветения				
	2013 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.	В среднем за 4 года
<i>Miscanthus sinensis</i>	66±5	118±7	90±6	100±4	93±17
<i>Miscanthus x hybrid</i>	106±7	112±8	74±4	88±9	95±19
<i>Miscanthus x giganteus</i>	-	-	-	-	
<i>Miscanthus sacchariflorus</i>	-	-	-	-	

Данные по абсолютным срокам цветения представлены в таблице 7. При расчёте средних значений по итогам четырёх лет выращивания существенных различий между цветущими на нашей широте видами выявить не удалось. Как растения *M. sinensis*, так и растения *M. x hybrid* переходят к генеративному развитию в среднем через три месяца после начала вегетации, в период августа-сентября, т.е. ко времени снижения продолжительности светового дня до уровней, благоприятных для фотопериодической индукции. Кроме того, можно отметить наличие существенных колебаний в сроках перехода к генеративному развитию у растений в различные годы. На рисунке 2 представлены климатограммы двух выращивания мискантуса в 2014 и 2015 гг., а также среднесуточные значения. Так, в условиях недостаточной влагообеспеченности, наблюдавшейся в июле 2014 г., отмечена задержка начала цветения растений. Особенно сильная реакция отмечается у *M. sinensis*, растения которого более чем на 20 дней задержали переход к генеративному развитию. Несколько более слабая, но тем не менее выраженная задержка цветения в условиях засухи наблюдалась и у растений *M. x hybrid*. В более благоприятных условиях с точки зрения влагообеспеченности (таких, как в 2015 г.) цветение растений наступало в более ранние сроки, причём *M. x hybrid* переходил к генеративному развитию почти на две недели раньше, чем *M. sinensis*.



**Рис. 2.** Климатограммы (температура, осадки) 2014, 2015 гг. и среднеголетние значения

Таким образом, на процесс перехода к генеративному развитию у мискантуса могут оказывать влияние и неблагоприятные факторы внешней среды.

### Выводы

1. Все изученные виды мискантуса являются короткодневными растениями с количественной фотопериодической реакцией (фотопериодическая чувствительность у растений *M. sacchariflorus* нуждается в уточнении продолжительности ювенильного и индуктивного периодов).

2. У растений мискантуса под фотопериодическим контролем находится не только переход к генеративному развитию, но и процессы кушения, причём образование новых побегов стимулируется условиями длинного дня.

3. У растений *M. sinensis* и *M. x hybrid* компетенция к фотопериодической индукции появляется раньше, чем у остальных исследованных генотипов. Продолжительность индуктивного периода у них тоже, очевидно, меньше, благодаря чему возможен переход к цветению в течение вегетационного сезона на широте Москвы.

4. Отсутствие цветения у растений *M. x giganteus* в средней полосе России благоприятствует интенсивному накоплению биомассы.

5. Условия длинного дня являются наиболее благоприятными с точки зрения накопления биомассы растениями мискантуса, что становится преимуществом при продвижении данной культуры в более северные регионы (высокие широты).

## Библиографический список

1. Анисимов А.А., Хохлов Н.Ф., Тараканов И.Г. Факторы, лимитирующие продуктивность мискантуса – перспективной биоэнергетической культуры – в условиях средней полосы европейской части России // Биологические аспекты распространения, адаптации и устойчивости: Материалы Всерос. (с междунар. участием) науч. конф. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2016. С. 23-26.
2. Мошков Б.С. Актиноритмическая регуляция жизнедеятельности растений // В сб. «Фоторегуляция метаболизма и морфогенеза растений». М.: Наука, 1975. С. 171-185.
3. Bernier G. The control of floral evocation and morphogenesis // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. // 1988. Vol. 39. P. 175-219.
4. Bernier G., Kinet J-M., Sachs R.M. The Physiology of flowering. Vol. 2. Boca Raton: CRC Press, 1981.
5. Deuter M. Breeding approaches to improvement of yield and quality in *Miscanthus* grown in Europe. 2000. EMI Project, Final report. Pp. 28-52.
6. Evans L.T. Induction of Flowering. Ithaca: Cornell University Press, 1969. P. 457-480.
7. Greef J.M., Deuter M., 1993. Syntaxonomy of *Miscanthus x giganteus* Greef et Deu. Angewandte Botanik. P. 67, 87-90.
8. Franklin K.A., Lerner V.S., Whitelam G.C. The signals transducing photoreceptors of plants // Int. J. Dev. Biol. 2005. Vol. 30. P. 653-664.
9. Grime J.P. Plant Strategies and Vegetation Process. Chichester e.a.: John Wiley and Sons, 1979.
10. Haupt W. The Induction of Flowering. Ithaca: Cornell University Press, 1969. P. 393-408.
11. Hayama R. Coupland G. Shedding light on the circadian clock and the photoperiodic control of flowering // Trends in Plant Science. 2003. Vol. 6. P. 13-19.
12. Hsu P.Y., Harmer S. Wheels within wheels: The plant circadian system // Trends in Plant Science. 2014. Vol. 19. P. 240-249.
13. Jensen E., Robson P., Norris J., Cookson A., Farrar K., Donnison L., Clifton-Brown, J. Flowering induction in the bioenergy grass *Miscanthus sacchariflorus* is a quantitative short-day response, whilst delayed flowering under long days increases biomass accumulation // Journal of Experimental Botany. 2012. Vol. 64. № 2. P. 541-552.
14. Jensen E., Squance M., Hastings A., Jones S., Farrar K., Huang L., King R., Clifton-Brown J., Donnison I. Understanding the value of hydrothermal time on flowering in *Miscanthus* species. 2011. Aspects of Applied Biology. Vol. 112. P. 181-189.
15. Jensen E., Farrar K., Thomas-Jones S., Hastings A., Donnison I., Clifton-Brown J. Characterization of flowering time diversity in *Miscanthus* species. 2011. GCB Bioenergy. Vol. 3. P. 387-400.
16. Jurekova Z., Kotrla M., Paukova Z. Life cycle of *Miscanthus x giganteus* (Greef et Deu) grown in southwestern Slovakia conditions // Acta regionalia et environmentalica. 2013. Vol. 2. P. 38-41.
17. Lewandowski I., Clifton-Brown J., Trindade L., Van der Linden G., Schwarz K., Muller-Samann K. et al. Progress on Optimizing *Miscanthus* Biomass Production for the European Bioeconomy: Results of the EU FP7 Project OPTIMISC. 2016. Front. Plant Sci. 7:1620. doi: 10.3389/fpls.2016.01620.
18. Lewandowski I., Scirlock J.M.O., Lindvall E., Christou M. The development and current status of perennial rhizomatous grasses as energy crops in the US and Europe // Biomass & Bioenergy. 2003. Vol. 23. P. 335-361.
19. Mouradov A., Cremer F., Coupland G. Control of flowering time: Interacting pathways as a basis for diversity // Plant Cell. 2002. Vol. 14. P. 111-130.
20. Roberts E.H., Summerfield R.J. Manipulation of Flowering. London.e.a.: Butterworth, 1987. P. 187-202.
21. Ryle G.J.A. Effect of photoperiod in growth cabinets on the growth of leaves and tillers in three perennial grasses // Ann. Appl. Biol. 1966. Vol. 57. P. 269-279.

22. *Suarez-Lopez P.* Long-range signaling in plant reproductive development // *Int. J. Dev. Biol.* 2005. Vol. 49. P. 761-771.
23. *Tarakanov I.G.* Photoperiodism in Crops. // *Izvestiya TAA.* 2014. Vol. 6. P. 38-58.
24. *Thomas B.* *The Molecular Biology of Flowering* Wallingford: CAB International, 1993. P. 1-19.
25. *Thomas B., Vince-Prue D.* *Photoperiodism in Plants.* 2-nd ed. London: Academic Press, 1997.
26. *Watkins J.M.* The growth habit and chemical composition of brome grass, *Bromus inermis* Leyss, as affected by different environmental conditions // *J. Am. Soc. Agron.* 1940. Vol. 32. P. 527-538.

## PHOTOPERIODIC REGULATION OF ONTOGENESIS IN DIFFERENT MISCANTHUS SPECIES (*MISCANTHUS* SPP.)

A.A. ANISIMOV, N.F. KHOKHLOV, I.G. TARAKANOV

(Russian State Agrarian University – Moscow Agricultural Academy  
named after K.A. Timiryazev)

*Photoperiodic control of growth and development in Miscanthus – a promising bioenergy crop – was studied in the field and in controlled environment. Photoperiodic induction features are got for the transition to generative development in different Miscanthus species. The data obtained confirmed that Miscanthus species in the studies belong to the short-day plant group with quantitative photoperiodic response. The length of juvenile phase and photoperiodic induction duration were shorter in M. sinensis and M. x hybrid plants as compared to M. x giganteus and M. sacchariflorus, providing their earlier competence to photoperiodic signal and transition to flowering at the latitude of Moscow. In M. sacchariflorus, we did not observe flowering in any of the photoperiodic regimes in our experimental layout; further studies on the photoperiodic sensitivity in this species are required including determination of the juvenile phase and induction period length. The dependence of tillering processes on photoperiodic response was observed. The conditions of 18 h photoperiod favored plant tillering in comparison with 10 h photoperiod. Continuous lighting (photoperiod 24 h) was unfavorable for plant growth and development. Under field conditions, initiation of flowering resulted in the decrease of plant biomass productivity. Therefore, delayed flowering in the northern sites (higher latitudes) appears to be favorable for miscanthus biomass production. Thus, in M. x giganteus plants absence of flowering at latitude of Moscow resulted in higher biomass yield in comparison with the flowering species.*

**Key words:** *Miscanthus, bioeconomy, bioenergy, photoperiod, biomass formation, flowering, tillering, plant productivity.*

### References

1. *Anisimov A.A., Khokhlov N.F., Tarakanov I.G.* Factory, limitiruyushchie produktivnost' miscantusa – perspektivnoi bioenergeticheskoy kultury – v usloviyakh sredney polosy evropeiskoy chasty Rossii [Factors limiting the productivity of *Miscanthus* – a promising bioenergy crop – in the middle part of European region of Russia] // *Biological aspects of plant distribution, adaptation and resistance: proceedings All-Russia (with international participation) sci. Conf.*. Saransk: Mordov. Univers. Publ., 2016. Pp. 23-26.

2. *Moshkov B.S.* Aktinoritmicheskaya regulyatsiya jiznedeyatel'nosti rastenii [Photoperiodic regulation of plant livelihood] // Plant metabolism and morphogenesis actinorithmic regulation. Moscow: Nauka publ. 1975. Pp. 171-185.
3. *Bernier G.* The control of floral evocation and morphogenesis // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1988. Vol. 39. Pp. 175-219.
4. *Bernier G., Kinet J-M., Sachs R.M.* The Physiology of flowering. Vol. 2. Boca Raton: CRC Press, 1981.
5. *Deuter M.* Breeding approaches to improvement of yield and quality in *Miscanthus* grown in Europe. EMI Project, Final report. 2000. Pp. 28-52.
6. *Evans L.T.* Induction of Flowering. Ithaca: Cornell University Press, 1969. Pp. 457-480.
7. *Greef J.M., Deuter M.* Syntaxonomy of *Miscanthus x giganteus* Greef et Deu. Angewandte Botanik. 1993. P. 67., Pp. 87-90.
8. *Franklin K.A., Lerner V.S., Whitelam G.C.* The signals transducing photoreceptors of plants // Int. J. Dev. Biol. 2005. Vol. 30. Pp. 653-664.
9. *Grime J.P.* Plant Strategies and Vegetation Process. Chichester e.a. John Wiley and Sons, 1979.
10. *Haupt W.* The Induction of Flowering. Ithaca: Cornell University Press, 1969. Pp. 393-408.
11. *Hayama R., Coupland G.* Shedding light on the circadian clock and the photoperiodic control of flowering // Trends in Plant Science. 2003. Vol. 6. Pp. 13-19.
12. *Hsu P.Y., Harmer S.* Wheels within wheels: The plant circadian system // Trends in Plant Science. 2014. Vol. 19. Pp. 240-249.
13. *Jensen E., Robson P., Norris J., Cookson A., Farrar K., Donnison L., Clifton-Brown J.* Flowering induction in the bioenergy grass *Miscanthus sacchariflorus* is a quantitative short-day response, whilst delayed flowering under long days increases biomass accumulation // Journal of Experimental Botany. 2012. Vol. 64. Issue 2. Pp. 541-552.
14. *Jensen E., Squance M., Hastings A., Jones S., Farrar K., Huang L., King R., Clifton-Brown J., Donnison I.* Understanding the value of hydrothermal time on flowering in *Miscanthus* species. 2011. Aspects of Applied Biology. Vol. 112. Pp. 181-189.
15. *Jensen E., Farrar K., Thomas-Jones S., Hastings A., Donnison I., Clifton-Brown J.* Characterization of flowering time diversity in *Miscanthus* species. 2011. GCB Bioenergy. Vol. 3. Pp. 387-400.
16. *Jurekova Z., Kotrla M., Paukova Z.* Life cycle of *Miscanthus x giganteus* (Greef et Deu) grown in southwestern Slovakia conditions // Acta regionalia et environmentalica. 2013. Vol. 2. Pp. 38-41.
17. *Lewandowski I., Clifton-Brown J., Trindade L., Van der Linden G., Schwarz K., Muller-Samann K., et al.* Progress on Optimizing *Miscanthus* Biomass Production for the European Bioeconomy: Results of the EU FP7 Project OPTIMISC. 2016. Front. Plant Sci. 7:1620. doi: 10.3389/fpls.2016.01620.
18. *Lewandowski I., Scirlock J.M.O., Lindvall E., Christou M.* The development and current status of perennial rhizomatous grasses as energy crops in the US and Europe // Biomass & Bioenergy. 2003. Vol. 23. Pp. 335-361.
19. *Mouradov A., Cremer F., Coupland G.* Control of flowering time: Interacting pathways as a basis for diversity // Plant Cell. 2002. Vol. 14. Pp. 111-130.
20. *Roberts E.H., Summerfield R.J.* Manipulation of Flowering. London.e.a.: Butterworth, 1987. Pp. 187-202.
21. *Ryle G.J.A.* Effect of photoperiod in growth cabinets on the growth of leaves and tillers in three perennial grasses // Ann. Appl. Biol. 1966. Vol. 57. Pp. 269-279.
22. *Suarez-Lopez P.* Long-range signaling in plant reproductive development // Int. J. Dev. Biol. 2005. Vol. 49. Pp. 761-771.
23. *Tarakanov I.G.* Photoperiodism in Crops. // Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy. 2014. Vol. 6. Pp. 38-58.
24. *Thomas B.* The Molecular Biology of Flowering Wallingford: CAB International, 1993. Pp. 1-19.



25. *Thomas B., Vince-Prue D.* Photoperiodism in Plants. 2-nd ed. London: Academic Press, 1997.
26. *Watkins J.M.* The growth habit and chemical composition of brome grass, *Bromus inermis* Leyss, as affected by different environmental conditions // J. Am. Soc. Agron. 1940. Vol. 32. Pp. 527-538.

**Анисимов Александр Алексеевич** – асп. кафедры физиологии растений РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: alanis152@mail.ru).

**Хохлов Николай Фёдорович** – д.с.-х.н., проф. кафедры земледелия и методики опытного дела РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: doc-hohlov@timacad.ru).

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

**Anisimov Aleksandr Alekseevich** – PhD-student of the Department of Plant Physiology, Russian State Agrarian University – Moscow Agricultural Academy named after K.A. Timiryazev (127550, Moscow, Timiryazevskaya str., 49; e-mail: alanis152@mail.ru).

**Khokhlov Nikolay Fedorovich** – Doctor of Agricultural Sciences, Professor of the Department of Soil Tillage and the Research Methods, Russian State Agrarian University – Moscow Agricultural Academy named after K.A. Timiryazev (127550, Moscow, Timiryazevskaya str., 49; e-mail: doc-hohlov@timacad.ru).

**Tarakanov Ivan Germanovich** – Doctor of Biological Sciences, Professor, Head of the Department of Plant Physiology, Russian State Agrarian University – Moscow Agricultural Academy named after K.A. Timiryazev (127550, Moscow, Timiryazevskaya str., 49; e-mail: ivatar@yandex.ru).