

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Известия ТСХА, выпуск 2, 2007 год

УДК 633.853.483:551.521

РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ ГОРЧИЦЫ САРЕПТСКОЙ НА СООТНОШЕНИЕ КРАСНОГО И ДАЛЬНЕГО КРАСНОГО СВЕТА В СПЕКТРЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ РАДИАЦИИ

И.Г. ТАРАКАНОВ, к. б. н.; ВАН ЦЗЮНЬХУН, асп.

(Кафедра физиологии растений)

В контролируемых условиях фитотрона изучалась реакция растений листовой и корнеплодной форм горчицы сарептской на соотношение красного (К) и дальнего красного (ДК) света в спектре физиологической радиации. Снижение отношения К : ДК с 2,28 до 1,94 привело к усилению роста гипокотыля и листьев растений. У обоих генотипов наблюдалось увеличение удельной поверхностной плотности листьев. У растений корнеплодной горчицы также наблюдалось существенное увеличение площади листьев. Создание светового режима с пониженным отношением К : ДК имитировало раннее восприятие растениями сигналов о наличии окружающей растительности и запуск приспособительных реакций в рамках синдрома избегания затенения. Исследования свидетельствуют о необходимости учета особенностей фотоморфогенетических реакций растений на соотношение К : ДК при обеспечении определенного спектрального состава света источников облучения в светокультуре.

В растении функционирует сеть фоторецепторов, обеспечивающая фотоморфогенетическую регуляцию процессов роста и развития путем синхронизации онтогенеза с сезонными изменениями климатических условий, а также оптимизации фотосинтетической деятельности в ценозе [5]. Особое место в этих регуляциях занимают пигменты семейства фитохромов. Благодаря им растительный организм воспринимает уменьшение соотношения в спектре приходящей радиации красного (К, 660 нм) и дальнего красного (ДК, 730 нм) света вследствие преимущественного поглощения К пигментами фотосинтеза, а также отражения света от расположенных рядом растений [3]. В ответ на этот сигнал (уменьшение отношения К : ДК) в растении запускается целый каскад приспособительных ростовых реакций, в т. ч. в рамках синдрома избегания затенения [2, 4]. Изучение фитохромной регуляции ростовых процессов имеет как

фундаментальное, так и прикладное значение в биотехнологии в связи с обоснованием режимов светокультуры при клональном микроразмножении для повышения морфогенетического потенциала культуры, управления процессами морфогенеза у растений-регенерантов, синтеза вторичных соединений и т.д. [1].

В нашей работе мы изучали регуляцию ростовых процессов у растений двух форм горчицы сарептской в условиях светокультуры при разном соотношении К и ДК в спектре физиологической радиации.

Методика

В контролируемых условиях фитотрона лаборатории физиологии растений изучали реакцию на световые условия растений горчицы сарептской *Brassica juncea* (L.) Coss. В опытах использовали два генотипа: листовую салатную форму, линия *ros* из популяции Краснолистая и горчицу корне-

плодную *B. juncea* (L.) Coss. var. *napiiformis* Pall et Bals, местная сортовая популяция К-18 из Китая. Оба генотипа имеют длиннодневную фотопериодическую реакцию, критическая длина дня 13 ч. Растения выращивали в условиях вегетационного опыта в почвенной культуре. Температура воздуха 23°/18°С (день/ночь). Источник облучения — лампы ДРИ-2000-6, плотность потока квантов на уровне растений — 215 мкмоль/м²с, фотопериод (Ф) — 12 или 18 ч. Изменение соотношения К и ДК в спектре обеспечивали путем добавления к свету металлогалогенных ламп света от ламп накаливания. Для расчета К : ДК брали отношение радиационного потока в диапазоне 655-665 нм к потоку в диапазоне 725-735 нм [3]; соответственно отношение К : ДК в вариантах опыта составляло 1,94 и 2,28 (измерение спектрометрическим LI-1800, Li-Cor, США).

В динамике определяли накопление сухой биомассы по органам растений, нарастание площади листьев (фотопланиметр LI-3100, Li-Cor, США), удельную поверхностную плотность листьев (УПП, отношение сухой биомассы листа к его площади), содержание пигментов фотосинтеза (экстрагирование 100%-м ацетоном, определение на спектрофотометре СФ-16). В таблицах приведены средние и стандартные ошибки.

Результаты и их обсуждение

Изменение отношения К : ДК в спектре облучения оказало действие на ростовые процессы уже вскоре после появления всходов. Увеличение доли ДК способствовало более интенсивному росту гипокотилей в условиях Ф 12 ч (табл. 1). В еще большей степени реакция на рост доли ДК проявилась в увеличении темпов формирования листьев. В условиях Ф 18 ч с более высоким суточным приходом радиации реакция растений горчицы корнеплодной на увеличение доли ДК была выражена слабее. Рост корнеплода на Ф 12 ч был более интенсивным

при К : ДК = 1,94. При Ф 18 ч у растений горчицы корнеплодной индуцировался переход к цветению. Рост цветоносного побега был более интенсивным при повышенном содержании ДК; в этом случае, очевидно, происходило переключение основного потока фотоассимилятов с обеспечения формирующегося корнеплода на новый центр аттрагирования — цветоносный побег.

Увеличение доли ДК в спектре поступающего к растениям света в нашем опыте имитирует условия, складывающиеся в растительном сообществе при отражении естественного света от соседних растений и прохождении его через полог листьев. Реакция растений на этот сигнал связана с увеличением эффективности усвоения фотосинтетически активной радиации, что достигается за счет изменений в характере развития органов, и прежде всего — листьев (табл. 2). В условиях Ф 12 ч реакция на увеличение доли ДК в спектре у обоих генотипов была в первую очередь связана с увеличением удельной поверхностной плотности листьев (УПП), что характеризует возрастание толщины листовых пластинок. У горчицы корнеплодной также отмечалось существенное увеличение площади листьев через 42 дня от всходов. В условиях повышенного суточного прихода радиации при Ф 18 ч реакция растений горчицы корнеплодной на спектральный состав света была выражена несколько слабее. При этом следует иметь в виду, что у корнеплодной горчицы сильно рассеянные листовые пластинки, что также накладывает отпечаток на характер ответных ростовых реакций.

Для растений горчицы листовой характерно значительно более высокое содержание пигментов фотосинтеза, чем для горчицы корнеплодной (табл. 3). В варианте с низким отношением К : ДК у горчицы листовой наблюдалось относительное увеличение доли хлорофилла В, что свидетельствует об адаптации пигментного аппарата растений к ухудшающимся ус-

Т а б л и ц а 1

Динамика накопления сухой биомассы (г) растениями горчицы листовой и корнеплодной в зависимости от отношения К: ДК в спектре излучения

К : ДК	Орган растения	Число дней от всходов		
		14	28	42
<i>Горчица листовая, фотопериод 12 ч</i>				
1,94	Корень	0,014±0,002	0,083±0,004	0,508±0,082
	Гипокотиль	0,018±0,002	0,073±0,009	0,300±0,043
	Листья	0,670±0,056	1,970±0,080	6,080±0,550
2,28	Все растение	0,702±0,060	2,126±0,093	6,888±0,675
	Корень	0,017±0,003	0,078±0,008	0,365±0,050
	Гипокотиль	0,014±0,002	0,058±0,006	0,240±0,020
	Листья	0,610±0,053	1,850±0,090	5,610±0,290
	Все растение	0,641±0,058	1,986±0,104	6,215±0,360
	<i>Горчица корнеплодная, фотопериод 12 ч</i>			
1,94	Корень	0,009±0,002	0,037±0,012	0,160±0,320
	Гипокотиль/корнеплод	0,008±0,002	0,095±0,039	1,040±0,280
	Листья	0,357±0,034	1,230±0,200	3,980±0,250
2,28	Все растение	0,374±0,038	1,362±0,251	5,180±0,901
	Корень	0,006±0,001	0,026±0,008	0,110±0,010
	Гипокотиль/корнеплод	0,027±0,003	0,073±0,010	0,740±0,200
	Листья	0,246±0,022	0,840±0,110	2,730±0,230
	Все растение	0,279±0,026	0,939±0,128	3,580±0,440
	<i>Горчица корнеплодная, фотопериод 18 ч</i>			
1,94	Корень	0,010±0,002	0,150±0,040	0,440±0,190
	Гипокотиль/корнеплод	0,014±0,003	0,530±0,220	1,740±0,980
	Стебель цветоноса	-	-	2,040±0,910
2,28	Листья	0,380±0,086	3,750±0,660	5,150±0,870
	Все растение	0,404±0,091	4,430±0,920	9,370±2,950
	Корень	0,008±0,001	0,180±0,020	0,420±0,050
	Гипокотиль/корнеплод	0,012±0,001	0,520±0,020	2,290±0,070
	Стебель цветоноса	-	-	1,440±0,570
	Листья	0,267±0,041	4,020±0,460	5,400±0,490
	Все растение	0,287±0,043	4,720±0,500	9,550±1,180

Т а б л и ц а 2

Динамика изменения площади листьев (S_n , см²), удельной поверхностной плотности (УПП, г/м²) и индекса листовой поверхности посева (ИЛП) растений горчицы листовой и корнеплодной в зависимости от отношения К: ДК в спектре облучения

К : ДК	Число дней от всходов								
	14			28			42		
	S_n	УПП	ИЛП	S_n	УПП	ИЛП	S_n	УПП	ИЛП
<i>Горчица листовая, фотопериод 12 ч</i>									
1,94	243±17	17,4	1,44	493±20	23,4	2,92	1091±21	29,4	6,46
2,28	267±21	10,6	1,58	535±34	18,2	3,17	1181±76	23,8	6,99
<i>Горчица корнеплодная, фотопериод 12 ч</i>									
1,94	91±9	39,2	0,54	184±22	66,8	1,09	517±27	77,0	3,06
2,28	81±8	30,1	0,48	163±28	57,6	0,96	373±20	73,2	2,21
<i>Горчица корнеплодная, фотопериод 18 ч</i>									
1,94	102±8	37,3	0,60	525±73	71,4	3,11	504±127	102,2	2,98
2,28	84±7	31,8	0,49	529±44	76,0	3,13	590±32	91,5	3,49

Таблица 3

Содержание пигментов фотосинтеза в листьях растений горчицы листовой и корнеплодной в зависимости от соотношения К: ДК в спектре излучения, % от сухой массы

К : ДК	Пигмент	Число дней от всходов	
		28	42
<i>Горчица листовая, фотопериод 12ч</i>			
1,94	Хлорофилл а	0,43±0,02	0,40±0,01
	Хлорофилл b	0,17±0,01	0,16±0,02
	Хл.а +Хл.б	0,60±0,03	0,56±0,03
	Каротиноиды	0,16±0,01	0,14±0,02
	Хл.а / Хл.б	2,53	2,50
2,28	Хлорофилл а	0,51±0,05	0,38±0,02
	Хлорофилл b	0,20±0,01	0,10±0,01
	Хл.а +Хл.б	0,71±0,06	0,48±0,03
	Каротиноиды	0,20±0,02	0,23±0,02
	Хл.а / Хл.б	2,55	3,80
<i>Горчица корнеплодная, фотопериод 12 ч</i>			
1,94	Хлорофилл а	0,14±0,01	0,11±0,01
	Хлорофилл b	0,06±0,01	0,04±0,00
	Хл.а +Хл.б	0,20±0,02	0,15±0,01
	Каротиноиды	0,05±0,01	0,06±0,01
	Хл.а / Хл.б	2,33	2,75
2,28	Хлорофилл а	0,14±0,01	0,12±0,01
	Хлорофилл b	0,06±0,01	0,05±0,01
	Хл.а +Хл.б	0,20±0,02	0,17±0,02
	Каротиноиды	0,05±0,01	0,09±0,01
	Хл.а / Хл.б	2,33	2,40
<i>Горчица корнеплодная, фотопериод 18 ч</i>			
1,94	Хлорофилл а	0,10±0,01	0,10±0,01
	Хлорофилл b	0,05±0,01	0,03±0,00
	Хл.а +Хл.б	0,15±0,02	0,13±0,01
	Каротиноиды	0,03±0,00	0,03±0,00
	Хл.а / Хл.б	2,00	3,33
2,28	Хлорофилл а	0,07±0,01	0,12±0,01
	Хлорофилл b	0,04±0,00	0,05±0,01
	Хл.а +Хл.б	0,11±0,01	0,17±0,02
	Каротиноиды	0,02±0,00	0,04±0,00
	Хл.а / Хл.б	1,75	2,40

ловиям освещенности. Причем, принимая во внимание относительно позднюю инициацию данной приспособительной реакции, можно прийти к выводу, что ведущая роль в ней принадлежала изменениям условий освещенности в связи с развитием и взаимным затенением листьев. У горчицы корнеплодной влияние спектрального состава света на соотношение разных форм хлорофилла было выражено сла-

бее, возможно, благодаря меньшему взаимному затенению листьев в ценозе (величины ИЛП были существенно меньше, чем в соответствующих вариантах у горчицы листовой, см. табл. 2). В условиях Ф 18 ч первоначально у растений при низком отношении К : ДК содержание хлорофилла было выше. Однако впоследствии, в связи с началом роста цветоносного побега, в листьях новой формации оно уменьшалось.

Последнее обстоятельство было связано со снижением абсолютного содержания хлорофилла *b*.

Содержание каротиноидов у растений обоих генотипов на коротком дне было выше при отношении К : ДК = 2,28.

Таким образом, проведенные исследования показали, что растения горчицы сарептской (листовая и корнеплодная формы) реагируют на уменьшение отношения К : ДК в спектре излучения (увеличение доли ДК) усилением роста гипокотыля и листьев. У горчицы листовой и корнеплодной в ответ на увеличение доли ДК наблюдается рост удельной поверхностной плотности листьев. Кроме того, у растений горчицы корнеплодной реакция также проявляется в возрастании площади листьев. В меньшей степени изменение спектрального состава света затрагивает пигментный аппарат (реакция проявляется значительно позже).

Важно подчеркнуть, что описанные выше ростовые реакции на изменение спектрального состава света проявились еще до взаимного перекрытия листьев, о чем свидетельствуют невысокие значения индекса листовой поверхности (ИЛП), особенно у растений горчицы корнеплодной (см. табл. 2). Поэтому изменение спектрального состава света в изучаемом диапазоне длин волн можно рассматривать как сигнал, обеспечивающий заблаговременную адаптацию растений к предстоящему ухудшению световых условий в связи с прогрессирующим ростом ИЛП. Особенности фотоморфогенетических реакций растений на соотношение К : ДК необходимо учитывать при обеспечении определенного

спектрального состава света источников облучения в светокультуре.

Выводы

1. Уменьшение отношения красного света к дальнему красному в спектре физиологической радиации при облучении растений горчицы сарептской листовой и корнеплодной форм способствовало усилению роста гипокотыля и листьев, обеспечивая приспособление растений к более эффективной фотосинтетической деятельности в условиях взаимного затенения листьев.

2. Развитие листового аппарата у обоих генотипов горчицы было связано с увеличением удельной поверхностной плотности листьев, а у горчицы корнеплодной — также с существенным возрастанием площади листьев.

3. В контролируемых условиях фитотрона установлено, что ранним сигналом к адапционным ростовым реакциям синдрома избегания затенения, осуществляющимся до взаимного перекрытия листьев в ценозе, является изменение спектрального состава улавливаемой радиации за счет увеличения относительной доли дальнего красного света.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бутенко Р.Г.* Биология клеток высших растений *in vitro* и биотехнологии на их основе. М.: ФБК Пресс, 1999. — 2. *Ballare C.L., Scopel A.L., Sanchez R.A.* // *Science*, 1990. V.247. P: 329-332. — 3. *Franklin K.A., Whitelam G.C.* // *Ann.Bot.*, 2005. V. 96. № 1. P. 169-175. — 4. *Schmitt J., Stinchcombe J., Heschel M.S., Huber H. J.* // *Integr. Comparat. Biol.*, 2003. V. 43. № 3. P. 459-469. — 5. *Weiler E.W.* // *Ang.Chem.*, 2003. V. 42. № 4. P. 392-411.

SUMMARY

Plant response to two levels of red: far-red ratio (1,94 and 2,28) was studied in two genotypes of Indian mustard. Decreased red: far-red ratio accelerated hypocotyl elongation and leaf dry matter accumulation. Both in leafy and root genotypes, specific leaf weight increased; in root genotype it was followed by significant leaf area increase. In controlled environment, decreased light red: far-red ratio simulated early neighbor sensing response and triggered plant shade-avoidance syndrome.