

УДК 633.853.494:581.143

**ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИЙ И ЯРОВИЗАЦИОННЫЙ КОНТРОЛЬ
РОСТА И РАЗВИТИЯ У ГЕНОТИПОВ РАПСА
РАЗНОГО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ**

И.Г. ТАРАКАНОВ, д.б.н.; М. РАДЖАБИАН, асп.

(Кафедра физиологии растений)

В полевых опытах при ступенчатых посевах и в контролируемых условиях фитотрона изучалась реакция на фотопериодические и температурные условия у генотипов рапса разного географического происхождения. В изученных сортовых популяциях выявлен высокий уровень изменчивости составляющих их биотипов по уровню фотопериодической чувствительности и потребности в яровизации. В низкоширотных популяциях из Ирана представлены как яровые формы, так и растения-двуручки. В гипокотильном биотесте показана более высокая чувствительность к экзогенным гиббереллинам яровых генотипов и двуручек по сравнению с озимыми.

Фотопериодическая и температурная (яровизация) регуляция роста и развития играют важную роль в приспособлении растений к сезонным изменениям климата, обеспечивая реализацию их репродуктивных стратегий. В отличие от фотопериодической индукции яровизация непосредственно не приводит к эвокации цветения, но подготавливает растение к нему, снимая репрессию флорального морфогенеза [5]. В растении функционирует сложная регуляторная сеть, включающая ряд путей перехода к цветению; эквивинальность развития обусловлена участием в этой сети генов-интеграторов [4]. Доминирование определенных путей регуляции перехода к цветению у конкретных генотипов связано с особенностями эколого-географических условий их произрастания.

Хорошо известна важная роль фитогормонов гиббереллинов в регуляции роста стебля и перехода растений к цветению. Показано, что они играют роль регуляторных интермедиатов при прохождении растениями рапса яро-

визации и последующем росте побега [8]. У другого представителя Brassicaceae — *Thlaspi arvense* — первичный эффект термоиндукции связан скорее не с возрастанием содержания гиббереллинов, а с повышением чувствительности к ним тканей-мишеней [2]. Важно подчеркнуть, что не только клетки апекса, но и другие активно делящиеся клетки способны воспринимать яровизирующее воздействие [6]. Такое «яровизированное» состояние может сохраняться длительное время и в конечном итоге способствовать переходу растений к цветению. Поддержание яровизированного состояния в череде поколений делящихся клеток представляет собой одно из проявлений эпигенетического контроля развития [3, 7].

В нашей работе мы исследовали особенности фотопериодического и яровизационного контроля развития у генотипов рапса разного географического происхождения и попытались оценить уровень их чувствительности к гиббереллинам, используя методику гипокотильного биотеста.

Методика

Изучали реакцию растений рапса *Brassica napus* L. на фотопериодические и температурные условия путем проведения ступенчатых посевов на Полевой опытной и Селекционной станциях РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева. В мелкоделяночном опыте проводили посевы с интервалом в 2–4 недели, после появления всходов проводили прореживание, площадь питания одного растения — 225 см². В работе использовали ряд сортообразцов российской и иранской селекции, выращиваемых в разных эколого-географических зонах. Яровые формы: Луговской и Викрос (Россия), Квантум (Канада), озимая: Северянин (Россия). Реакцию иранских сортообразцов Опшен 500 и Саригол предстояло уточнить.

После предварительной дифференциации сортов в полевом опыте изучали их фотопериодическую реакцию в контролируемых условиях фитотрона лаборатории физиологии растений РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева. Растения выращивали в почвенной культуре в сосудах объемом 1 л. В качестве субстрата использовали универсальный грунт «ЭКЗО» (Селигер-Агро) в смеси с речным песком (3:1), влажность субстрата при поливе поддерживали на уровне 80% ПВ. Температура воздуха — 22–23°C днем и 18–19°C ночью. Источник облучения — лампы ДРИ-2000-6, плотность потока квантов — 215 мкмоль/м²/с, продолжительность светового дня — 14, 16, 18 или 24 ч.

Чувствительность растений к гиббереллинам изучали в модифицированном гипокотильном биотесте. Семена проращивали в чашках Петри в темноте при 26°C. Через двое суток проростки помещали в стеклянные стаканчики с налитыми на дне водными растворами гибберелловой кислоты (ГА₃, Acros Organics, США) в концентрациях 10⁻¹⁰–10⁻³ М и контрольный вари-

ант на воду. Стаканчики с проростками размещали во влажных камерах при непрерывном освещении (люминесцентные лампы ЛБ-80, плотность потока фотонов 40–50 мкмоль/м²/с). В каждом варианте 10 растений. Всего проведено пять серий экспериментов, в работе приводятся данные по одной из них (результаты остальных серий отличались хорошей воспроизводимостью). В таблицах и на рисунках приведены средние и стандартные ошибки.

Результаты и их обсуждение

Выращивание растений рапса при разных сроках посева позволило выявить ряд интересных особенностей (табл. 1). Во-первых, в популяциях яровых сортов Луговской и Викрос обнаружили генотипы, нормально переносящие зимовку после осеннего посева и развивающиеся как озимые формы, что свидетельствует о неоднородности изучаемых популяций. Еще более пластичными в отношении ритмики развития оказались иранские генотипы. Растения сортообразца Опшен 500 развивались как двуручки, т.е. переходили к цветению не только при весеннем и летнем посеве, но и при позднелетнем посеве, после зимнего периода яровизации. Похожая реакция наблюдалась и у сорта Саригол, хотя процент перезимовавших растений августовского срока посева был существенно ниже. Необходимо отметить, что накопившие меньшую биомассу растения сентябрьского посева у этих двух сортообразцов зимой полностью погибли. С растений, развивающихся как озимые, в условиях изоляции были собраны семена для использования в последующих экспериментах. Аналогичным образом были отобраны единичные биотипы в популяции озимого сорта Северянин, способные переходить к цветению в отсутствие яровизации.

При ряде сроков посева в популяциях яровых сортов и двуручек ярко

Таблица 1

Характер развития растений разных сортов рапса в зависимости от сроков посева, полевые опыты 2005–2006 гг.

Сорт	Дата посева	Число дней от всходов до		Число листьев до соцветия	Число учетных растений*
		бутонизации	цветения		
Луговской	14.07.05	61,00±7,00	71,00±8,20	27,00±3,28	10/10
	16.08.05	267	278	10	1/10
	16.09.05	Все растения погибли при перезимовке			
	05.05.06	28,50±0,29	35,25±0,25	20,00±0,56	25/25
	24.05.06	32,75±0,48	40,75±0,48	29,00±0,39	25/25
	15.06.06	50,00±1,41	57,00±1,41	18,00±0,59	25/25
	19.07.06	56,50±0,50	67,75±1,03	12,00±0,30	25/25
Викрос	14.07.05	61,00±6,98	72,00±8,20	29,00±3,24	10/10
	16.08.05	260,0±46,7	271,0±47,60	5,00±1,00	3/10
	16.09.05	Все растения погибли при перезимовке			
	05.05.06	27,75±0,25	34,00±0,29	22,00±0,47	25/25
	24.05.06	31,50±0,50	38,50±0,50	25,00±0,42	25/25
	15.06.06	38,25±0,83	46,25±0,92	18,00±0,40	25/25
	19.07.06	54,50±1,13	66,50±1,28	15,00±0,30	25/25
Квантум	14.07.05	61,00±7,00	71,00±8,20	25,00±2,68	10/10
	16.08.05	Все растения погибли при перезимовке			
	16.09.05	Все растения погибли при перезимовке			
	05.05.06	27,00±0,41	34,00±0,41	23,00±0,52	25/25
	24.05.06	45,75±1,15	54,75±1,68	23,00±0,42	25/25
	15.06.06	35,75±1,01	42,75±1,31	20,00±0,86	25/25
	19.07.06	54,00±1,45	65,75±1,82	17,00±0,37	25/25
Опшен 500	14.07.05	61,00±7,00	70,00±8,10	25,00±2,90	10/10
	16.08.05	271,00±38,7	282,0±39,6	12,00±2,00	10/10
	16.09.05	Все растения погибли при перезимовке			
	05.05.06	27,50±0,29	34,50±0,29	21,00±0,47	25/25
	24.05.06	45,50±1,62	54,50±2,02	26,00±0,30	25/25
	15.06.06	37,33±1,24	45,50±1,50	22,00±0,30	25/25
	19.07.06	53,50±1,25	65,00±1,77	16,00±0,26	25/25
Саригол	14.07.05	63,00±7,20	73,00±8,30	25,00±2,50	10/10
	16.08.05	266,0±47,40	277,0±49,40	10,00±1,50	3/10
	16.09.05	Все растения погибли при перезимовке			
	05.05.06	29,00±0,20	36,00±0,24	23,00±0,33	25/25
	24.05.06	53,00±0,82	61,00±0,82	24,00±0,21	25/25
	15.06.06	40,75±1,83	48,75±2,02	21,00±0,56	25/25
	19.07.06	54,25±1,88	65,75±2,04	16,00±0,42	25/25
Северянин**	14.07.05	283,0±43,50	294,0±45,20	27,00±2,40	4/10
	16.08.05	259,0±36,20	270,0±39,20	9,00±1,60	3/10
	16.09.05	Все растения погибли при перезимовке			

Примечания: * в знаменателе — число растений в начале опыта, в числителе — число перезимовавших растений; ** растения весеннего и летнего сроков посева в 2006 г. не перешли к цветению до конца опыта (начало октября).

проявилась генетическая изменчивость по уровню фотопериодической чувствительности составляющих их генотипов, о чем свидетельствовали растянутые сроки перехода к цветению отдельных растений. Анализирующее действие фоновых условий в этих ва-

риантах было обусловлено естественными изменениями длины дня и ее приближением к критическим значениям для отдельных биотипов. Особенно эффективным разлагающее действие условий выращивания растений проявилось при посеве 24 мая и чуть мень-

ше — 13 июня. Разница в сроках начала цветения отдельных растений в выборке при этом достигала 50 дней (данные не приводятся).

В вариантах со ступенчатými посевами в весенне-летний период 2006 г. наблюдалось снижение скорости развития растений при посеве в более поздние сроки, если оценивать ее по времени перехода к цветению. Вместе с тем другой часто используемый показатель скорости развития — число листьев на главном побеге до соцветия — уменьшался от ранних сроков посева к более поздним. Это свидетельствует о существенном увеличении пластохрона при летних сроках посева.

Эксперимент в факторостатных условиях фитотрона позволил оценить различия в фотопериодической реакции генотипов в «чистом виде» (рис. 1). Видно, что выращивание растений на субкритическом фотопериоде 14 ч позволяет достаточно четко дифферен-

цировать сортообразцы (об эффективном «разлагающем» действии данного фона свидетельствует высокий коэффициент вариации). Наибольшая задержка развития в этих условиях была отмечена у сорта Квантум, наименьшая — у Саригол. Остальные сорта по уровню фотопериодической чувствительности занимали промежуточное положение.

Выращивание в условиях анализирующего фона при длине дня 14 ч растений исходных популяций и отобранных из них вышеупомянутых презимовавших биотипов показало, что у ряда растений-двуручек развитие в этих условиях протекает быстрее, чем в среднем по популяции (табл. 2). Отсутствие потребности в яровизирующем воздействии у них сопровождалось и меньшей зависимостью от фотопериодических условий. В то же время у ряда генотипов развитие на фотопериоде 14 ч было замедлено; на

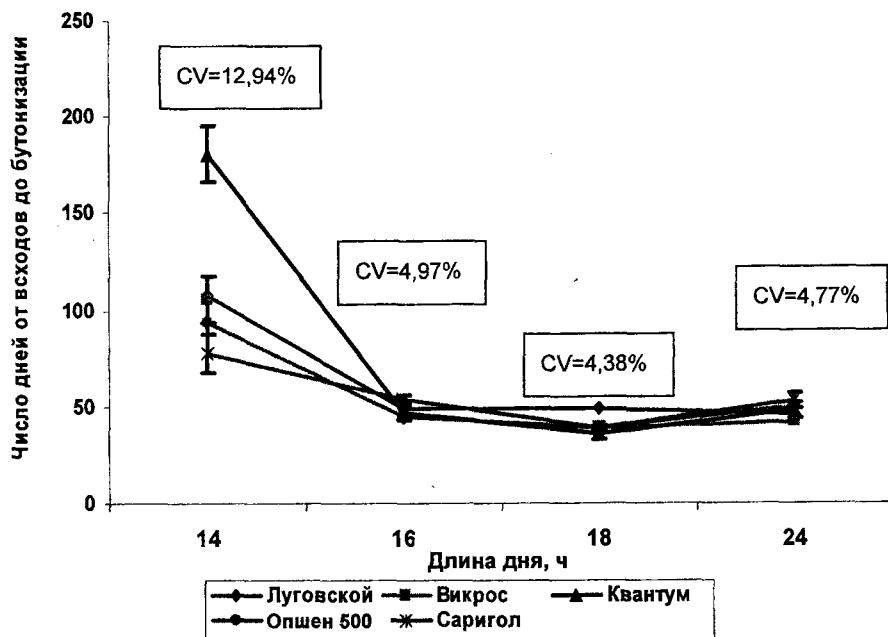


Рис 1. Число дней от всходов до бутонизации при выращивании растений рапса в условиях разной длины дня (опыт в фитотроне)

Таблица 2

Скорость развития растений рапса (исходные популяции и отборы из них)
в условиях субкритического фотопериода 14 ч (опыт в фитотроне)

Фотопериод, ч	Число дней от всходов до		Число листьев на главном побеге до соцветия
	бутонизации	цветения	
	<i>Луговской</i>		
14	107,13±10,53	128,00±9,30	23,00±1,39
16	48,75±1,95	61,88±3,08	20,63±0,78
	<i>Викрос</i>		
14	105,88±12,04	121,75±12,12	22,88±0,79
	<i>Квантум</i>		
14	180,75±1,78	193,00±1,57	21,02±0,38
16	46,88±4,38	57,25±4,11	19,00±0,57
	<i>Опшен 500</i>		
14	93,13±14,64	111,25±14,97	21,63±0,73
16	44,75±2,40	54,63±3,14	16,63±0,56
	<i>Отбор 2-4/1 из Опшен 500</i>		
14	70,50±1,44	84,50±2,12	21,00±0,91
16	49,50±1,71	59,00±1,96	21,50±0,65
	<i>Отбор 2-4/2 из Опшен 500</i>		
14	75,38±1,55	85,13±1,20	19,75±0,41
16	48,75±1,60	58,50±2,02	21,25±0,48
	<i>Отбор 2-4/3 из Опшен 500</i>		
14	128,25±16,68	141,13±16,77	24,00±1,03
16	57,00±3,24	69,25±5,09	20,75±1,11
	<i>Отбор 2-4/4 из Опшен 500</i>		
14	80,25±0,75	93,00±2,48	19,25±0,94
16	48,75±0,75	57,75±1,60	20,75±0,75
	<i>Саригол</i>		
14	77,38±10,04	99,88±13,67	19,25±0,94
16	54,00±1,49	63,00±0,82	20,00±0,93
	<i>Отбор 2-5 из Саригол</i>		
14	84,88±2,89	105,88±5,73	20,25±0,53
16	49,50±1,19	60,25±1,03	16,75±0,63
	<i>Отбор 1/6-4 из Северянин</i>		
14	195,25±2,21	210,75±2,14	16,00±0,27

более благоприятном фотопериоде 16 ч эти генотипы развивались значительно быстрее. Интересно отметить, что в популяции озимого сорта Северянин были обнаружены единичные растения с отсутствием облигатной потребности в яровизации; в условиях фотопериода 14 ч скорость их развития была сопоставима с растениями сорта Квантум.

При анализе реакции растяжения гипокотилей проростков рапса под действием ГА₃ обнаружались существен-

ные различия в чувствительности отдельных генотипов (рис. 2). Прежде всего следует отметить более низкую чувствительность гипокотилей озимого сорта Северянин — достоверное увеличение длины гипокотила в опытных вариантах по сравнению с контролем (вода) наблюдалось при концентрации ГА₃ на два порядка большей, чем у других генотипов (яровых и двуручек). Самая высокая чувствительность к ГА₃ среди изучаемых генотипов отмечалась у проростков Опшен 500. В диапазоне

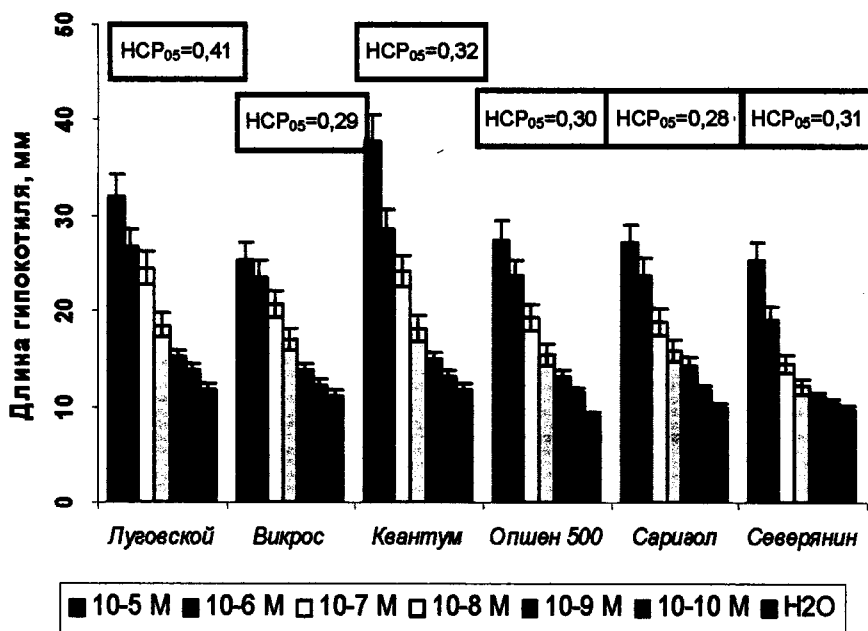


Рис 2. Реакция растений рапса на инкубирование на водных растворах гиббереллина A_3 (10^{-10} – 10^{-5} M, контроль — вода) в гипокотильном биотесте

высоких концентраций наибольший эффект наблюдался у растений сортообразца Квантум — стимуляция 324% по сравнению с контролем. Необходимо заметить, что растения последнего сорта характеризовались также наиболее высокой урожайностью биомассы в опыте со ступенчатыми посевами (данные не приводятся).

Интересно отметить, что генотипы отличались и разной скоростью растяжения гипокотилей в контроле. Длина гипокотилей у сортообразцов Опшен 500, Саригол и Северянин была достоверно меньше, чем у проростков яровых форм Луговской, Викрос и Квантум. Данная особенность озимых генотипов может быть обусловлена как пониженной активностью эндогенных гиббереллинов, так и сниженной чувствительностью к ним тканей гипокотыля. Слабая реакция гипокотилей озимых генотипов на GA_3 может быть обусловлена их пониженной чувствительностью к фитогормонам в отсутствие низ-

котемпературной термоиндукции. Поскольку в этом случае речь идет о ювенильных растениях, подтверждается тезис о растянутом во времени яровизационном контроле физиологической активности делящихся клеток еще до обретения апикальной меристемы растения компетенции к индуктивным воздействиям [6]. В то же время необходимо иметь в виду, что регуляция растяжения стебля и перехода к цветению может осуществляться разными гиббереллинами, как это, например, показано на растениях ярового рапса [1].

Выводы

1. Для изученных сортовых популяций растений рапса характерна высокая изменчивость по уровню фотопериодической чувствительности и потребности в яровизации составляющих их биотипов.
2. В низкоширотных популяциях рапса иранского происхождения значитель-

ную долю составляют растения-двуручки, характеризующиеся повышенной зимостойкостью благодаря выраженному яровизационному контролю прохождения этапов онтогенеза.

3. В условиях биотеста гипокотили проростков озимых генотипов характеризуются меньшей скоростью растяжения и меньшей чувствительностью к гиббереллину A_3 , чем гипокотили растений яровых форм.

4. Наиболее сильная реакция растяжения гипокотыля при насыщающих концентрациях GA_3 наблюдалась у сорта Квантум, характеризующегося повышенной фотопериодической чувствительностью.

Библиографический список

1. *Dahanayake S.R., Galwey N.W.* // *Ann. Bot.*, 1999. V. 84. P. 321-327. — 2. *Metzger J.D.* // *Plant Physiol.*, 1985. V. 78. P. 8-13. — 3. *Riggs A., Martienssen R., Russo V.* // *Epigenetic mechanisms of gene regulation.* Cold Spring Harbor Laboratory Press. Cold Spring Harbor, New York, 1996. P. 1-4. — 4. *Simpson G.G., Dean C.* // *Science*, 2002. V. 296. P. 285-289. — 4. — 5. *Sung S., Amasino R.M.* // *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2005. V. 56. P. 491-508. — 6. *Wellensiek S.J.* // *Plant Physiol.*, 1964. V. 39. P. 832-835. — 7. *Wolffe A., Matzke M.* // *Science*, 1999. V. 286. P. 481-486. — 8. *Zanewich K.P., Rood S.B.* // *Plant Physiol.*, 1995. V. 108. P. 615-621.

Рецензент — д. б. н. Е.А. Калашникова

SUMMARY

Plant response to photoperiodic conditions and thermoinduction were studied in the rapeseed varieties of various geographical origin in the field (step-wise sowing during the year) and in the controlled environment. High level of genetic variability in photoperiodic sensitivity and vernalization requirements were observed within varietal populations in the experiments. Thus, low latitude populations from Iran consist of both spring and spring-winter (double response) biotypes. In hypocotyl biotest, higher sensitivity to exogenous gibberellin A_3 was found in spring and double-response genotypes as compared to winter annuals.