

УДК 633.844:581.14.035

## КИНЕТИКА РАЗВИТИЯ ДВУХ ЭКОТИПОВ ГОРЧИЦЫ САРЕПТСКОЙ ПРИ РАЗНЫХ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИХ РЕЖИМАХ

И. Г. ТАРАКАНОВ, Е. Е. КРАСТИНА

(Кафедра физиологии растений)

Метод ступенчатого переноса растений с одной длины дня на другую в течение вегетационного периода является эффективным при изучении кинетики фотопериодического процесса и определении индуктивного периода [4]. С помощью этого метода удается установить относительную эффективность длины дня на разных этапах развития. На основании исследований большого числа видов выделены группы растений с разной фазностью фотопериодической реакции [1, 2, 4, 5]. Под фазностью реакции здесь понимается чередование нейтральных (когда скорость развития одинакова на длинном и коротком днях) и фотопериодически эффективных этапов, слагающих вегетативный период.

Однако в разных по фазности фотопериодической реакции группах существуют и отклонения, и переходные типы [1]. Их выявление, вероятно, связано со специфическими условиями опытов, использованием конкретных благоприятных или неблагоприятных фотопериодов. Так, крайне неблагоприятный фотопериод у ряда растений вызывает увеличение фазности реакции. Наоборот, в благоприятных условиях у растений с трехфазной реакцией иногда исчезает один нейтральный период [1]. Выказано предположение, что многие растения с двухфазной фотопериодической реакцией, исследованные лишь в благоприятных условиях, в действительности обладают трехфазной реакцией [5].

В связи с этим представляет интерес изучить с помощью ступенчатых переносов фотопериодическую реакцию внутри мелких таксонов у растений с разной экологической пластичностью в отношении фотопериодического режима, а также исследовать кинетику процесса на возможно большем числе фотопериодов, в частности субкритических, особенно у экотипов с большим размахом нормы реакции. Этим вопросам и посвящена наша работа.

### Методика

Опыты проводились в Лаборатории искусственного климата Тимирязевской академии в близких к факторостатным условиям. Температура воздуха в световой период 22—23, в темновой — 20°. Источник освеще-

ния — люминесцентные лампы ЛД-30 и лампы накаливания (соотношение мощностей 7:1), облученность на уровне верхушек растений составляла 24—26 Вт/м<sup>2</sup>, ежесуточная продолжительность облучения будет указана ниже для каждого опыта отдельно. Растения выращивались в песчаной культуре на смеси Кнопа, методика приведена в работе [7].

В опытах были использованы 2 сорта горчицы сарептской *Brassica juncea* (L.) Coss., фотопериодическая реакция которых была изучена нами ранее [7, 8]. Сорт Винь фу обладает количественной длиннодневной реакцией. Сорт Краснолистая представлен длиннодневными растениями с качественной фотопериодической реакцией (критическая длина дня около 13 ч). Семенной материал получен на Овощной опытной станции ТСХА.

Применяемый метод ступенчатых переносов растений (с благоприятного фотопериода на неблагоприятный или наоборот) с математической обработкой получаемой информации описан А. Ф. Клешининым и Н. Н. Богомоловой [4]. В данной статье показаны результаты лишь тех опытов, в которых предшествующий переносу фотопериод всегда являлся менее благоприятным, чем последующий (после переноса растения оставались на данном фотопериоде до конца вегетации). При переносах противоположного характера (с благоприятного фотопериода на неблагоприятный) во всех случаях характер реакции был идентичным. Перенос на более благоприятный фотопериод позволяет с большей разрешающей способностью запечатлеть кинетику процесса в условиях фотопериода, предшествующего переносу. Само же деление фотопериодов на благоприятные и неблагоприятные является в определенной степени относительным. Например, один и тот же фотопериод при сравнении с меньшей длиной дня является благоприятным, а с большей длиной дня — неблагоприятным.

В большинстве опытов переносы осуществлялись каждые 5 дней. Как показали предварительные исследования, этот интервал обеспечивает получение достаточно объективной информации. Но при изучении кинетики фотопериодической реакции у сравнительно скороспелого сорта Винь фу переносы проводили через день, так как

иначе было возможно «выпадение» отдельных фаз.

Использованный нами метод математического анализа позволяет определить текущие значения скоростей и кинетику развития растений. Он состоит в следующем. На основе экспериментальных данных строятся кривые: 1-я — зависимости длины вегетативного периода от полученного числа неблагоприятных дней, 2-я — зависимости числа благоприятных дней до конца вегетативного периода от числа предшествующих неблагоприятных дней (за вегетативный период мы принимали время от всходов до бутонизации). Скорость развития в условиях относительно неблагоприятной длины дня рассчитывается по формуле  $V_a = 1 - \text{tg } \alpha_a$ , где  $\alpha_a$  — угол наклона к оси абсцисс 1-й кривой, или  $V_a = \text{tg } \beta_a$ , где  $\beta_a$  — угол наклона к оси абсцисс 2-й кривой. Величина  $V_a$  может рассматриваться и как показатель эффективности скорости развития за 1 день при неблагоприятных фотопериодических условиях (т. е. за 1 день неблагоприятного режима достигается такой же результат, как за число дней благоприятного режима, равное  $V_a$ ). Удобнее скорость развития выражать в процентах:  $V_a \% = V_a \cdot 100 \% / D_n$ , где  $D_n$  — продолжительность вегетативного периода в благоприятных условиях. Средняя скорость развития на протяжении всего вегетативного периода  $V_a$  определяется как отношение длины вегетативного периода при более благоприятной длине дня к его длине при неблагоприятной длине дня.

Кинетические кривые получают путем последовательного суммирования относительных скоростей развития за каждый день неблагоприятного периода. На них отражается степень продвинутости процесса развития на пути к постоянной скорости  $S_f$  (100%), которая характеризует одинаковое состояние растений в момент бутонизации, цветения или другого этапа при различной длине дня [4].

## Результаты

Кинетика фотопериодической реакции у сорта Винь фу отражена на рис. 1. Растения выращивались на фотопериодах 8, 12, 16 и 20 ч. Схемы переноса следующие: с фотопериода 8 ч на фотопериод 12 ч, с 12 на 16, с 16 ч на 20 ч. Полученные кривые отражают кинетику развития растений соответственно на 8, 12 и 16-часовой длине дня (на той длине дня, с которой осуществляется перенос).

Кривые зависимости времени начала бутонизации от предшествующего числа неблагоприятных дней (кривые 1 на рис. 1) складываются из нейтральных этапов, когда скорости развития примерно одинаковы на благоприятном и неблагоприятном фотопериоде, и из фотопериодически эффективных периодов, во время которых пребывание растений на неблагоприятной длине дня вызывает задержку развития. Реакция носит такой фазный характер во всех случаях переноса, однако число чередующихся нейтральных и эффективных этапов изменяет-

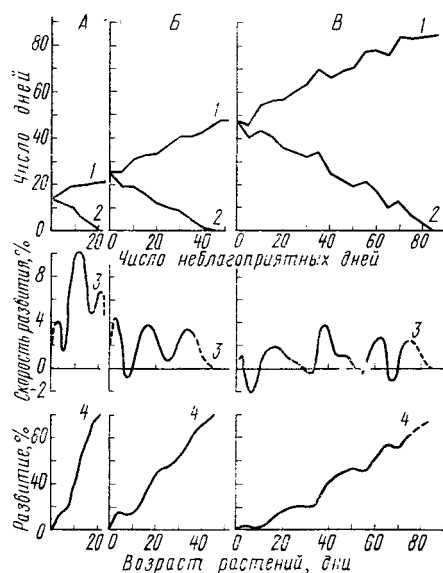


Рис. 1. Реакция горчицы Винь фу на перенос с неблагоприятного фотопериода на благоприятный.

1 — длина вегетативного периода; 2 — число последующих благоприятных дней в зависимости от числа начальных неблагоприятных дней; 3 и 4 — скорость и кинетика развития растений в зависимости от возраста: А — фотопериод 16 ч (перенос с 16 на 20 ч); Б — 12 ч (с 12 на 16 ч); В — 8 ч (с 8 на 12 ч).

ся в зависимости от продолжительности периода до начала бутонизации.

Ход кривой параллельно оси абсцисс означает равенство скоростей при благоприятной и неблагоприятной длине дня (максимальная скорость развития); наклон  $45^\circ$  отвечает полной остановке развития (скорость равна 0), наклон менее  $45^\circ$  свидетельствует о наличии некоторой положительной скорости [4]. Возможны случаи наклона кривой более  $45^\circ$ , когда скорость развития отрицательная, что свидетельствует о некоторой обратимости развития при неблагоприятном фотопериоде.

Первый нейтральный период, несомненно, связан с отсутствием компетентности у ювенильных растений. Значительно сложнее объяснить появление таких периодов на более поздних этапах онтогенеза. Второй нейтральный период, видимо, приходится на конец индуктивного периода и начало эвокации. Программа флорального морфогенеза в этом случае уже запущена, и сигналы из внешней среды не могут на нее повлиять.

Кривые зависимости числа благоприятных дней от числа предшествующих неблагоприятных имеют в основном нисходящий характер (кривые 2 на рис. 1), что свидетельствует о непрерывности процесса развития.

Скорость развития описывается кривыми с несколькими экстремумами (кривые 3 на рис. 1). Максимумы скоростей совпадают с нейтральными периодами, где скорость развития растений в условиях неблагопри-

ятного фотопериода приближалась к таковой в условиях благоприятного фотопериода (на который производился перенос). Минимумы скоростей приходятся на отрезки времени, где у растений наивысшая фотопериодическая чувствительность. Хорошо видно увеличение числа пиков на кривых 3 в связи с общим ухудшением фотопериодических условий, вызывающих задержку бутонизации растений. При переносе растений с фотопериода 16 на 20 ч обнаруживались 3 максимума, а с 8 на 12 ч — 5 максимумов. Средняя скорость развития  $V\%$  на протяжении всего вегетативного периода составила на 16-часовом дне 0,66; на 12-часовом — 0,52; на 8-часовом — 0,56 дней. Другими словами, 1 день неблагоприятного режима на 16, 12 и 8-часовом фотопериоде по скорости развития приравнивался соответственно 0,66; 0,52 и 0,56 более благоприятного фотопериода, который всегда был на 4 ч длиннее соответствующего неблагоприятного. Следовательно, наибольшая задержка развития была на фотопериоде 12 ч при сравнении с фотопериодом 16 ч, а наименьшая — на фотопериоде 16 ч при сравнении с фотопериодом 20 ч.

Кривые кинетики развития (4, рис. 1) носят меандриобразный (волнообразный) характер. Особенно сильно это выражено в условиях 8-часового дня, когда развитие чаще имеет некоторую обратимость в периоды отрицательной скорости. Весьма примечательным является и то, что кинетика развития горчицы Виль фу описывается меандриобразной кривой даже в условиях относительно благоприятного фотопериода, при котором обычно кривая имеет S-образную форму [4].

В приведенных выше опытах изучался сорт с количественной фотопериодической

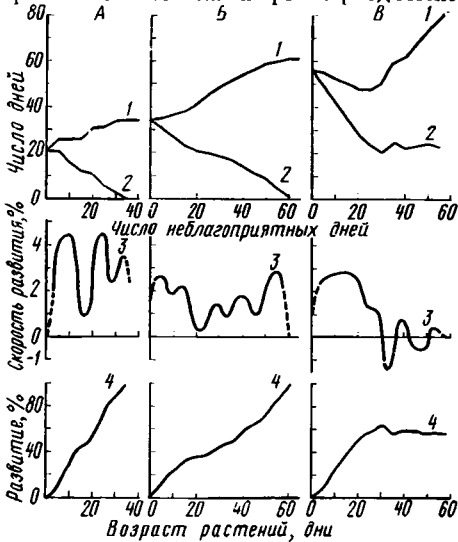


Рис. 2. Реакция горчицы Краснолистной на перенос с неблагоприятного фотопериода на благоприятный.

А — фотопериод 16 ч (перенос с 16 на 20 ч); Б — 14 ч (с 14 на 16 ч); В — 12 ч (с 12 на 16 ч). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

реакцией. Исследование кинетики фотопериодической реакции у сорта Краснолистная, обладающего качественной реакцией, проводилось в двух сериях экспериментов. В первой серии использовались фотопериоды 20, 16 и 14 ч, продолжительность которых больше критической длины дня, т. е. растения переходили к бутонизации во всех вариантах, даже при наименее благоприятном 14-часовом фотопериоде.

Во второй серии опытов фотопериоды 16 и 12 ч; длина дня в последнем случае была меньше критической и контрольные растения на ней вегетировали, не переходя к бутонизации (в течение 6 мес).

Остановимся на опытах первой серии (рис. 2, А и Б). Характер зависимости срока начала бутонизации от предшествующего числа неблагоприятных дней (кривые 1) и кинетика фотопериодического процесса (кривые 4) у сорта Краснолистная мало отличаются от таковых у растений сорта с количественной фотопериодической реакцией Виль фу. Выраженность фаз особенно хорошо проявилась при переносе растений с фотопериода 16 ч на фотопериод 20 ч. Как и в предыдущих опытах, с ухудшением условий (фотопериод 14 ч) обнаруживается тенденция к росту числа чередующихся фотопериодически чувствительных и нейтральных периодов в онтогенезе растения. Это подтверждается и анализом кривых скоростей развития. В варианте с фотопериодом 16 ч видны три хорошо выраженных экстремума, тогда как в варианте с менее благоприятным 14-часовым фотопериодом число их достигает уже пяти (кривые 3). При этом важно отметить, что такое увеличение экстремумов связано не только с удлинением периода до бутонизации растений: здесь имеют место более сложные изменения качественного характера.

Средняя скорость развития  $V\%$  на протяжении всего вегетативного периода составила в условиях 16-часового дня 0,61, а 14-часового дня — 0,55. Задержка развития была более существенной на последнем фотопериоде, который близок к критическому, несмотря на то, что разница в длине дня со сравниваемым фотопериодом здесь была вдвое меньшей, чем на 16-часовом дне.

Кинетические кривые (4) на обоих фотопериодах носят меандриобразный характер и различаются по крутизне.

Во второй серии опытов при выращивании растений с качественной фотопериодической реакцией в условиях индуктивного 16-часового фотопериода с последующим перенесением их на 12-часовой фотопериод (длина дня меньше критической) определена продолжительность индуктивного периода, которая на 16-часовом дне составляла 30—35 дней. На фоне хорошо выраженной полярности в заложении цветочных органов по побегу здесь имела место частичная индукция. Правда, правильнее говорить не о частичной индукции (fractional induction) во времени, как это обычно делается, а о частичной индукции в пространстве, имея в виду топологию растения.

**Число дней от всходов до бутонизации у горчицы сорта Краснолистая  
в зависимости от количества индуктивных  
и последующих неиндуктивных фотопериодов**

Число длинных дней (16 ч) в начале вегетации	Число коротких дней (12 ч) после первого переноса	Число дней до бутонизации	
		после второго переноса	от всходов
0	105	16,7	121,7±5,2
5	100	15,8	120,8±2,9
10	95	15,5	120,5±4,3
15	90	16,5	121,5±3,0
20	85	18,0	123,0±3,5
25	80	17,3	122,3±2,2
30	75	18,0	123,0±3,2

**Примечания:** 1. Второй перенос во всех вариантах производится через 105 дней от всходов. 2. Стандартная ошибка указана на 5 %, уровне значимости.

Сначала индуцируется цветение терминального соцветия на цветоносе. Образование же цветоносных побегов второго и последующих порядков в пазухах листьев на основном цветоносе сверху вниз сильно задерживается, а в пазухах листьев нижних ярусов они вообще не формируются.

Здесь уместно также привести результаты опыта с двойным ступенчатым переносом (таблица). Горчица Краснолистая выращивалась определенное время (меньше продолжительности индуктивного периода) при благоприятной 16-часовой длине дня, затем растения с пятидневными интервалами переносились на неиндуктивный 12-часовой фотопериод. Через 105 дней от всходов все растения были перенесены на благоприятный 16-часовой фотопериод. Число дней до бутонизации во всех вариантах этого опыта вне зависимости от числа ранее полученных индуктивных фотопериодов не отличалось от контрольного, когда растения в течение первых 105 дней постоянно выращивались на 12-часовом фотопериоде.

Результаты экспериментов по переносу растений с неиндуктивного 12-часового фотопериода на благоприятный 16-часовой приведены на рис. 2, В. На графике зависимости длины вегетационного периода от предшествующего числа неблагоприятных дней (кривая 1) видно, что в начале в условиях неиндуктивного фотопериода процессы, ведущие к индукции цветения, все-таки протекают. Однако уже на 20—30-й день картина резко меняется, и далее кривая идет под углом 45° к оси абсцисс, что свидетельствует о полной остановке развития. В течение первых 2—3 нед от всходов преобладает возрастной контроль развития, о чем можно судить по тому факту, что число последующих благоприятных дней, необходимых для перехода к бутонизации (кривая 2), снижается с возрастом растений. В последствии кривая выходит на стационарный уровень, т. е. растениям необходимо одно и то же число благоприятных дней до бутонизации независимо от предшествующего числа неблагоприятных фотопериодов.

Скорость развития растений (кривая 3)

в условиях неиндуктивного фотопериода также выражается экстремальной кривой. Однако величина максимумов по мере торможения развития снижается, впоследствии кривая выходит на стационарный уровень (полная остановка развития). Важно отметить, что блокирующее действие неиндуктивного фотопериода проявляется лишь через некоторое время после начала роста.

Кривая кинетики 4 также свидетельствует о довольно интенсивном ходе процессов развития в начале онтогенеза. Затем кривая становится меандрообразной и выходит на плато.

#### Обсуждение

Кинетика развития горчицы двух разных экотипов изучалась в довольно широком диапазоне фотопериодических условий, как благоприятных, так и неблагоприятных. В соответствии с этим менялась и фазность реакции. В условиях неблагоприятного фотопериодического режима (8 ч для Винь фу, 14 ч для Краснолистой), когда вегетативный период сильно растянут, получается довольно детальная «развертка» фотопериодического процесса (графики скорости развития и кинетики). Можно было предположить, что уменьшение числа фаз на оптимальном фотопериоде связано с быстрым завершением вегетирования: трудно становится различить границу между соседними пиками вследствие их наложения. Однако уменьшение интервала между переносами до одного дня и увеличение объема выборки при каждом переносе позволило установить, что различия в фазности реакции обусловлены не методической погрешностью, но имеют принципиальный характер.

В условиях неблагоприятной длины дня у растений Винь фу наблюдаются периоды, когда скорость развития отрицательна. На фотопериоде 12 ч существует один такой интервал (первый локальный минимум), а на фотопериоде 8 ч их число уже возрастает до 4. Отрицательная скорость свидетельствует о возвратном движении процессов, лежащих в основе развития — здесь происходит «снятие» некоторых результа-

тов предшествующего процесса. Такое явление имеет место у многих растений на раннем этапе развития [4].

В связи с этим заметим, что неблагоприятные фотопериодические условия могут быть активно ингибиторными, а не просто неактивными. Об этом свидетельствуют и результаты эксперимента по двойному переносу растений с качественной реакцией с индуктивного фотопериода на неиндуктивный и снова на индуктивный (таблица). Независимо от разного числа полученных индуктивных фотопериодов (а у крайних вариантов оно различалось на месяц) после длительного пребывания на неиндуктивной длине дня растениям для перехода к бутонизации было необходимо одно и то же время. Происходило полное снятие результатов частичной индукции, полученной в начале онтогенеза. В этом случае (как впрочем и в опыте, результаты которого представлены на рис. 2, В) вследствие длительного пребывания на неиндуктивной длине дня растения переходили в некоторое стационарное состояние (steady state). Ряд растений, например *Xanthium*, *Perilla*, *Plantago*, наоборот, обладают свойством сохранять информацию о полученной частичной индукции («помнить» воздействие) в течение многих неиндуктивных фотопериодов и впоследствии быстро реагировать на благоприятные фотопериоды [10]. Здесь неиндуктивные фотопериоды не являются активными антагонистами индуктивных. В то же время у сои частично индуцированное состояние может сохраняться лишь очень недолго [10].

Существование фотопериодически нейтральных и фотопериодически эффективных периодов в развитии растений может объясняться рядом причин. Вероятно, во время фотопериодически активных периодов последовательно совершаются разные переходные процессы от вегетативного состояния к генеративному [4]. Многовариантность и расчлененность на отдельные этапы являются важнейшими характеристиками развития [6]. На пути создания общей теории онтогенеза уже сейчас формируются представления о жизненном цикле как о главной программе, состоящей, в свою очередь, из ряда подпрограмм. Согласно им сопровождаемая транскрипцией ранее репрессированных генов индукция (как вступление на определенный путь развития) состоит в том, что приводится в действие некоторая программа, которая содержит все последовательные изменения и реакции выбора для достижения конечного результата [3]. Во время переходных процессов, приходящихся на фотопериодически эффективные периоды, вероятно, и вступают в действие генетические «переключатели». Как уже было сказано выше, первый эффективный интервал (точнее, его конец) связан с фотопериодической индукцией. Существует мнение, что вся оставшаяся цепь генетических «переключателей» приводится в действие одной лишь индукцией [3]. Очевидно, появление последующих фотопериодически эффективных периодов связано с включением соответствующих механизмов, корректирующих процессы, лежащие уже в ос-

нове эвокации цветения. Здесь напрашивается сравнение со схемой Уоддингтона [11], согласно которой пространство, в котором движется система, может быть представлено в виде «эпигенетического ландшафта», состоящего из долин и холмов; если представить шар, катящийся по дну долины, то эта аналогия будет соответствовать точке системы, движущейся в системном пространстве. Ширина долины и высота склонов — факторы, определяющие стабильность. Траектория движения точки по этому ландшафту и представляет путь развития. Включение соответствующего «переключателя» во время эффективного периода дает точке импульс для перемещения в соседнюю долину (выбор нового пути развития). Таким образом, периодическое включение механизмов коррекции скорости развития в зависимости от внешних условий позволяет обеспечить большую надежность адаптации организма к условиям окружающей среды через его гомеостатическую регуляцию.

Результаты исследований по кинетике фотопериодического процесса у растений длинного дня, приведенные в данной статье, могут быть использованы при анализе работы автономного и индуцированного механизмов контроля развития [9]. Особенно эффективен метод ступенчатого переноса при создании во время эксперимента широкого спектра экологических условий, как характерных, так и нехарактерных для ареалов изучаемых видов.

## Выводы

1. В опытах с двумя экотипами горчицы сарептской подтвержден фазный характер развития растений как с количественной, так и с качественной фотопериодической реакцией.

2. Число и продолжительность фотопериодически эффективных и нейтральных этапов (число фаз) не являются постоянными для каждого экотипа; ухудшение фотопериодических условий вызывает увеличение числа фаз.

3. Чередование нейтральных и фотопериодически эффективных этапов свидетельствует о постоянно происходящей в онтогенезе растения смене активности автономного и индуцированного механизмов контроля развития, что обеспечивает большую надежность в адаптации организма к условиям среды.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Богомоллова Н. Н. Кинетика развития растений различных фотопериодических групп. — Автореф. канд. дис. М., 1970. — 2. Богомоллова Н. Н., Клешнин А. Ф. Кинетика развития растений длинного и короткого дня с однофазной фотопериодической реакцией. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1970, т. 75, № 5, с. 92—98. — 3. Боннер Дж. Молекулярная биология развития. — М.: Мир, 1967. — 4. Клешнин А. Ф., Богомоллова

- ва Н. Н. К вопросу о кинетике фотопериодического процесса. — Физиол. растений, 1969, т. 16, вып. 5, с. 800—809. — 5. Клешнин А. Ф., Богомоллова Н. Н. Кинетика развития растений длинного и короткого дня с трехфазной фотопериодической реакцией. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1972, т. 77, № 5, с. 130—138. — 6. Сабинин Д. А. — Физиология развития растений. М.: Изд-во АН СССР, 1963. — 7. Тараканов И. Г. Влияние температуры на фотопериодическую реакцию горчицы сарептской *Brassica juncea* (L.) Coss. — Изв. ТСХА, 1982, вып. 2, с. 26—32. — 8. Тараканов И. Г., Крастина Е. Е. Особенности фотопериодической реакции разных экотипов огурца и горчицы сарептской. — Изв. ТСХА, 1982, вып. 3, с. 17—23. — 9. Чайлахян М. Х. Автономный и индуцированный механизмы регуляции цветения. — Физиол. растений, 1975, т. 22, вып. 6, с. 1265—1282. — 10. Hillman W. S. — In: *Physiol. of Plant Growth and Development*. /Ed. M. B. Wilkins, McGraw Hill. L., 1969, p. 557—601. — 11. Thornley J. H. M. — *Mathematical Models in Plant Physiology*. — Acad. Press. L. e. a., 1976.

*Статья поступила 6 сентября 1982 г.*

### Summary

In controlled conditions the method of step-like transfer of plants from unfavourable photoperiod to a favourable one or vice versa with sharply different photoperiodic regimes was used to study kinetics of development of the two ecotypes of Chinese mustard *Brassica juncea* (L.) Coss: Vin Fu (quantitative long-day plant) and Red-leaf (qualitative long-day plant).

Phase character of plants development was proved.

It was found that number and length of photoperiodically effective and neutral stages are not constant with every ecotype: worse photoperiodic conditions result in the increase in the number of phases. The alternation of neutral and photoperiodically effective stages provides more reliability in the adaptation of the plant to environmental conditions.