

Л. П. ВЕЛИКАНОВ, С. Л. ПУМНЯНСКАЯ

ДЕЙСТВИЕ НЕКОТОРЫХ СЛОЖНЫХ СВЕТОВЫХ РЕЖИМОВ НА СКОРОСТЬ ПЕРЕХОДА АРАБИДОПСИСА К РЕПРОДУКЦИИ

(Представлено академиком А. Л. Курсановым 10 VII 1970)

Из анализа модели фотопериодической реакции растений ⁽¹⁾ следует, что выключение света во время основного светового периода на 3 часа, с облучением растений непосредственно перед темнотой одним только дальним красным (д. к.) светом (10—15 мин.), может ускорить репродуктивное развитие длиннодневных растений. С целью проверки предсказания и выяснения механизма этого эффекта были поставлены опыты на факультативном длиннодневном растении *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh.

Объектом исследования был выбран скороспелый мутант арабидопсиса расы Estland, 2075/4 Vernum. Растения выращивались в стерильной культуре в 100-граммовых химических стаканах на агаровой среде с питательным раствором Кнопа половинной концентрации. Подробно методика выращивания описана ранее ⁽²⁾. Каждый отдельный вариант состоял примерно из 40 растений (два стакана). Источниками света служили как люминесцентные лампы ЛБ-40, так и лампы накаливания ЗН-7. Были использованы 4 варианта длительности освещения: 22, 18, 16, 14 час. света в сутки. Интенсивность света, создаваемая люминесцентными лампами на уровне розеток растений, 25 Вт/м², для ламп накаливания 150 Вт/м². Дальний красный свет, интенсивностью 17 Вт/м² на уровне розеток, получался путем фильтрования излучения 300-ваттных ламп накаливания ЗН-7 через 2-сантиметровый слой воды, синее стекло, 3 красных и одну коричневую целлофановые пленки. Максимум пропускания такого фильтра находился в области 730 мμ. Доля пропускания излучения с λ 665—695 мμ около 1%. Основной светло-темновой режим растений получали в описанной ранее установке ⁽²⁾, 3-часовую темноту и д.к. свет — вне установки. Перед 3-часовой темнотой стаканы с растениями помещались в круглые картонные коробки (до 8 стаканов в каждую), которые ставились на вращающиеся столики (2 об/мин) под д.к. свет. После 15-минутного облучения коробки накрывались крышками и в течение 3 час. выполняли функции темновых камер.

Растения выставлялись в опытные условия сразу после прорастания. В процессе опыта ежедневно фиксировалось число растений, давших бутоны. Поскольку в каждом варианте растения переходят к бутонизации не одновременно, то в конце опыта вычислялось среднее арифметическое из сроков бутонизации всех растений, составляющих данный вариант.

Предварительно, с целью обнаружения эффекта, был проведен опыт, в котором 16-часовой день прерывался на 6-м часу 3-часовой темнотой с д.к. перед ней или без д.к. Результаты опыта представлены в табл. 1. Условия опыта расположены в таблице в порядке убывания их благоприятствующего бутонизации действия. Из табл. 1 видно, что простая замена 3 час. основного светового периода (о.с.п.) темнотой (т.) приводит к задержке бутонизации и значительному уменьшению роста стрелки. Объяснить тормозящее действие темноты отсутствием фотосинтеза в это время нельзя, так как 15-минутное облучение растений д.к. светом перед ней делает эту темноту более выгодной для репродуктивного развития, чем свет, в варианте, когда основной световой период не прерывался. Темно-

та и темнота с д.к. перед ней, столь разные по физиологическому эффекту, видимо, отличаются уровнем активной формы фитохрома Ф730 в них. Дальний красный свет переводит Ф730 в Ф660, и, следовательно, в темноте после облучения д.к. светом должен быть низкий уровень Ф730, а в темноте без облучения — относительно более высокий. Отсюда можно сделать простой вывод: низкий уровень Ф730 в данных условиях благоприятствует репродуктивному развитию арабидопсиса. Свет по физиологическому эффекту занимает промежуточное положение. Логично

Таблица 1

Условия опыта	Число дней до бутонизации	Длина стрелки, см
3 часа т. с 15 мин. д.к. перед т.	23	22
Без прерывания о.с.п.	27	41
3 часа т.	31	5

Таблица 2

Длительность о.с.п., час.	Ускорение бутонизации, вызванное прерыванием о.с.п. 3 час. т. с д.к. перед т., дней *	Доля 3 часов в о.с.п. %
22	2 (14)	14
18	5 (27)	17
14	8 (31)	21

* В скобках — в процентах.

предположить, что и для Ф730 на свету характерен промежуточный уровень. Но из этого предположения с необходимостью следует, что с исключением света Ф730 должен скачкообразно возрасти, а не плавно падать со светового уровня, как принято считать. В противном случае, 3-часовая темнота была бы даже выгоднее, чем свет, или мало от него отличалась по своему действию на репродуктивное развитие. Нам кажется возможным следующий вариант объяснения этого явления. Так называемое стационарное состояние фитохрома на свету, определяемое спектральным составом света в источнике, представляет собой фотодинамическое равновесие между обеими формами фитохрома. На смешанном свету переходы Ф730 в Ф660 и обратно должны совершаться непрерывно, так что какая-то часть молекул Ф730, находясь в переходных состояниях, физиологически не активна. Соответственно, число молекул Ф730, не участвующих в данный момент в этом круговороте, т. е. молекул, продолжительность жизни которых достаточна для выполнения ими регулирующих функций, будет меньше, чем это можно было бы определить спектрофотометрически, исключив свет и прекратив фотопревращение. Очевидно, что этот процесс должен зависеть от спектрального состава, интенсивности света и абсолютного количества фитохрома в данный момент.

Далее, представляло интерес выяснить, как зависит эффект прерывания дня 3-часовой темнотой с д.к. перед ней от продолжительности дня и времени, в которое это воздействие производится. Из рис. 1 видно, что для растений, выращиваемых на люминесцентных лампах, 3-часовая темнота с д.к. перед ней во всех вариантах оказывает стимулирующее действие на репродуктивное развитие. Эффект тем более выражен, чем короче день. Контрольным был вариант, в котором основной световой период не прерывался темнотой. Усиление эффекта на 18- и 14-часовом дне можно было бы связать с увеличением доли этих 3 час. в длине дня. В табл. 2 представлено для каждого режима максимальное ускорение бутонизации по сравнению с контролем, а также указана доля 3 час. в длительности ежедневного освещения.

Как видно из табл. 2, доля 3 час. в о.с.п. растет медленнее, чем производимое ими ускорение бутонизации. Это можно объяснить разнокачественностью контролей, а именно различным средним уровнем Ф730 в течение дня на разных режимах. В пользу этого говорят следующие соображения. Из рис. 1 видно, что чем длиннее день, тем меньше меняются сроки бутонизации в зависимости от момента, когда вставляется

3-часовая темнота. При 22-часовом дне кривая сроков бутонизации не имеет выраженного угла с осью абсцисс. Можно предположить, что на этом режиме 2-часовой основной темновой период не вносит каких-либо существенных изменений в суточную динамику фитохрома, и уровень Ф730 в течение дня остается приблизительно постоянно. С укорочением дня в цикле за ночь происходит восстановление Ф660 за счет темновой реверсии и новообразования, так что с включением света фотостаби-

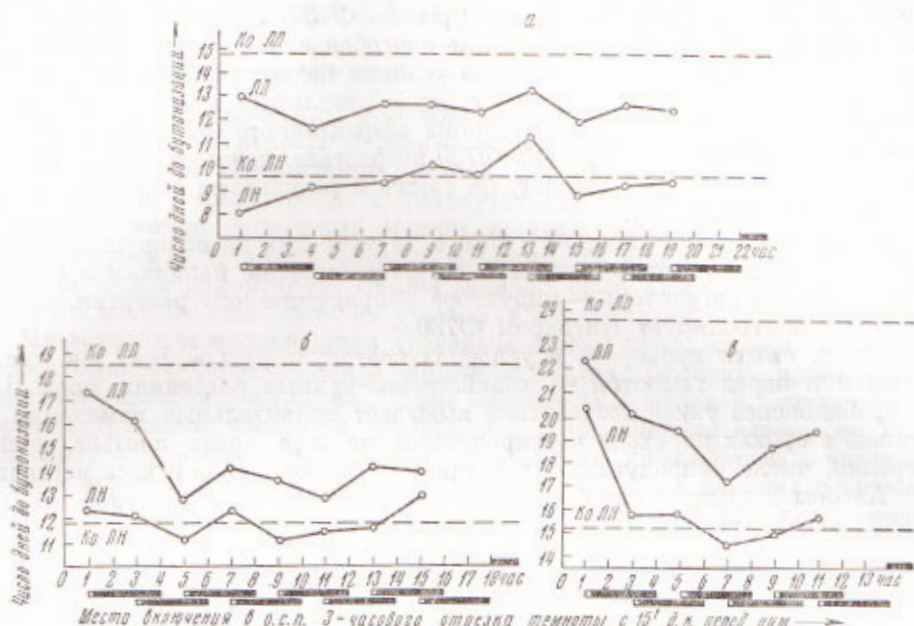


Рис. 1. Действие прерывания основного светового периода 3-часовой темнотой с 15-минутным облучением растений д.к. светом перед ней на скорость перехода арабидопсиса к репродукции: а, б, в — варианты длительности основного светового периода (о.с.п.), соответственно 22, 18 и 14 час. в сутки. Ко — контроль, о.с.п. не прерывался; ЛЛ — растения выращивались на люминесцентных лампах; ЛН — то же, на лампах накаливания

нарное состояние фитохрома оказывается на более высоком уровне, чем после очень короткой 2-часовой ночи. Поскольку наш источник д.к. света содержит около 1% излучения с длиной волны менее 695 мμ и спектры поглощения обеих форм фитохрома частично перекрываются, следует ожидать, что чем больше количество Ф730 в данный момент в системе, тем больше Ф730 останется не переведенным в Ф660 после облучения д.к. светом. Именно этим можно попытаться объяснить тот факт, что минимальное ускорение бутонизации мы получаем, действуя 3-часовой темнотой с д.к. перед ней в начале дня на 18- и 14-часовых фотопериодах.

Проведенный параллельно опыт с лампами накаливания показал, что воздействие 3-часовой темнотой с д.к. перед ней в этом случае дает результаты, мало отличающиеся от контроля. Надо иметь в виду, однако, что этот контроль получал ежедневно на 3 часа света больше, чем опытные растения. Таким образом, фактически речь идет здесь не об отсутствии стимуляции, а о стимуляции, компенсирующей неблагоприятное действие сокращения на 3 часа. Но так или иначе, стимулирующее действие в этом случае меньше, чем у растений, выращиваемых на люминесцентных лампах. Это можно объяснить тем, что уровень Ф730, устанавливающийся на лампах накаливания, значительно ниже, чем на люминесцентных лампах, и потому снижение его еще д.к. светом оказывается менее эффективным.

Таким образом, результаты проведенных экспериментов могут быть удовлетворительно объяснены действием фитохрома (Ф730). Степень торможения репродуктивного развития арабидопсиса возрастает с увеличением уровня Ф730. Если считать характерным и для других длиннодневных растений, что низкий уровень Ф730 способствует их репродуктивному развитию, то легко можно объяснить переход к цветению с одинаковой скоростью некоторых длиннодневных растений в условиях как непрерывного освещения, так и непрерывной темноты (3). В том и другом случае достигается низкий уровень Ф730. Предварительные опыты показали, что арабидопсис также способен в короткие сроки давать бутоны в непрерывной темноте при условии подкормки сахаром.

Предположение о том, что на свету в результате непрерывного взаимопревращения обеих форм фитохрома эффективного Ф730 мало, а в момент выключения света уровень Ф730 возрастает, позволяет объяснить не только данные по арабидопсису, но также и результаты опытов на мимозе (4) и на повилике (5).

Изменение знака действия Ф730 в течение дня не обнаружено. С позиции модели (1) это может быть интерпретировано наличием в системе только одного регулятора — индуктора репродуктивного развития, работу которого контролирует фитохром Ф730.

Имеет смысл проверить в условиях светокультуры эффект д.к. света, даваемого перед темнотой на хозяйственно-ценных растениях, поскольку у арабидопсиса такое воздействие вызывает значительные изменения не только в сроках перехода к репродукции, но и в числе листьев, длине стрелки, числе репродуктивных органов, а также в сыром весе растений.

Авторы выражают глубокую благодарность М. П. Ключковой за помощь, оказанную при выполнении работы.

Агрофизический научно-исследовательский институт
Ленинград

Поступило
7 VII 1970

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Б. С. Мошков, С. Л. Пумпянская, Л. Я. Фукшанский, ДАН, 173, № 4, 963 (1967). ² Л. П. Великанов, С. Л. Пумпянская, Сборн. тр. по агрономической физике, № 21, 1970, стр. 103. ³ G. Gentcheff, A. Gustafsson, Hereditas, 26, N. 1-2 (1940). ⁴ J. C. Fondeville, M. J. Schneider et al., Planta, 75, 228 (1967). ⁵ H. C. Lane, M. J. Kasperbauer, Plant Physiol., 40, № 1, 109 (1965).