

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ  
КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА АН СССР

---

На правах рукописи

*СЫСОЕВА Марина Ивановна*

**ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ  
НА РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА  
НА РАННИХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА:  
МНОГОМЕРНЫЙ ПОДХОД**

**03.00.12 - физиология растений**

**А В Т О Р Е Ф Е Р А Т**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

**ПЕТРОЗАВОДСК 1991**

142974K

Работа выполнена в лаборатории экологической физиологии растений Института биологии Карельского научного центра АН СССР.

**Научные руководители:**  
доктор биологических наук,  
профессор С.Н. ДРОЗДОВ  
кандидат биологических наук  
**Е.Ф. МАРКОВСКАЯ**

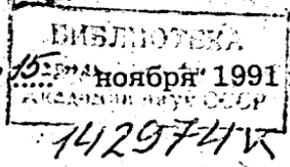
**Официальные оппоненты:**  
доктор биологических наук,  
профессор О.Д. БЫКОВ  
доктор биологических наук  
**Г.А. ОДУМАНОВА-ДУНАЕВА**

**Ведущая организация:** Институт почвоведения и фотосинтеза АН СССР (г.Пушино)

Защита состоится "~~12~~" декабря 1991 г. в 14. час. 15 мин. на заседании специализированного совета К 200.07.01 по присуждению ученой степени кандидата биологических наук при Институте биологии Карельского научного центра АН СССР по адресу: 185610, г.Петрозаводск, ул.Пушкинская, 11.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Карельского научного центра АН СССР.

Автореферат разослан "15" ноября 1991 г.



Ученый секретарь  
специализированного совета  
кандидат биологических наук

*Акимов*

Т.В.Акимова

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. В течение длительного времени наука о живом формировалась преимущественно аналитическим путем, накапливая данные об отдельных процессах, частях организма, и лишь сравнительно недавно в биологии обозначилось синтетическое направление, поставившее задачу исследовать организм как целое, как сложную систему взаимодействия его компонентов — органов, тканей, клеток (Шмальгаузен, 1932; Афанасьев, 1936). Для решения этой проблемы необходимо было разработать новый системный принцип исследования (Урманцев, 1979; Батыгин, 1986; Курец, 1990). Его появление обеспечило введение в биологию методов точных наук, которые позволили количественно оценивать многомерную систему связей внутри организма и между организмом и средой. Однако до настоящего времени применение математических методов и моделирования, в биологии, в частности — физиологии растений ограничено в связи со сложностью исследуемой системы и необходимостью постановки многофакторных экспериментов, методология которых находится в стадии разработки (Молдау, 1975; Курец, Попов, 1979; Торнли, 1982).

В современной литературе имеются многочисленные данные по исследованию влияния факторов среды на процессы роста и развития растений разных видов. Однако в целом они являются фрагментарными и не позволяют количественно описать зависимости в онтогенезе.

Большое разнообразие растительного мира, связанное с экологической адаптацией, проявляющейся в типах роста, способах перехода к цветению, сезонностью развития и другими важными биологическими особенностями, не позволяет экстраполировать данные, полученные на одном виде (сорте) на другие, что необходимо учитывать при моделировании.

Реализация моделей возможна прежде всего в защищенном грунте. Одной из ведущих культур защищенного грунта является огурец, возможности повышения урожайности которого как за счет селекции, так и оптимизации условий выращивания явно не исчерпаны. Наиболее энергоемким в пересчете на прирост массы и определяющим ранний урожай этой культуры является рассадный

период (Эдельштейн, 1962; Белик, 1967), в течение которого растения выращивают в регулируемых условиях. У огурца он совпадает с прегенеративным этапом онтогенеза, когда происходит становление внутренних структур растительного организма (Марковская и др., 1985а). В связи с этим исследование процессов роста и развития в данный период в зависимости от факторов среды на уровне целого организма представляет как теоретический, так и практический интерес.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы является изучение влияния факторов внешней среды на процессы роста и развития растений огурца на ранних этапах онтогенеза и разработка на основе их формализации динамической модели для управления и прогнозирования продуктивности применительно к условиям защищенного грунта.

При проведении исследований были поставлены следующие задачи:

- изучить и количественно описать зависимость скорости накопления сухой массы отдельными органами растения огурца от хода суточной температуры (термопериода) и интенсивности света на ранних этапах онтогенеза

- исследовать и формализовать (представить в виде модели) зависимость скорости развития растения огурца от суточной температуры и интенсивности света на ранних этапах онтогенеза

- изучить влияние термопериода и интенсивности света на характер распределения сухой массы по органам огурца в онтогенезе

- разработать методические подходы к исследованию феномена суточной термопериодичности растений

- разработать подход к управлению суточной температурой для оптимизации процессов роста и развития

- исследовать систему связей "растение-среда" с использованием методов многомерного статистического анализа

- построить динамическую модель роста и развития огурца для прегенеративного периода онтогенеза.

Научная новизна. Установлено, что процессы роста и развития огурца имеют различный характер температурной и световой зависимости с несовпадающими значениями точек оптимума. Показано, что характер температурной зависимости скорости

накопления биомассы меняется в онтогенезе от линейного к нелинейному. На основании количественного принципа распределения сухой массы по органам растения и описания зависимости скорости роста и скорости развития от суточной температуры и интенсивности света в прегенеративный период онтогенеза построена динамическая модель роста огурца с использованием регрессионных уравнений. Разработан подход и методика исследования термопериодичности растений. Предложен способ управления суточной температурой и продемонстрирована возможность использования положительных и отрицательных суточных температурных градиентов при оптимизации условий выращивания огурца в защищенном грунте.

Практическая значимость работы. Разработанная динамическая модель позволяет оптимизировать и прогнозировать продуктивность огурца на ранних этапах онтогенеза путем управления ходом суточной температуры и интенсивности света. Предложенные методы определения площади листовой поверхности и сухой массы интактных растений, оценки гетерогенности растительного материала и определения ведущих показателей роста и развития растения могут быть использованы при постановке эколого-физиологических исследований.

Работа выполнена по плану НИР Института биологии Карельского научного центра АН СССР (№ государственной регистрации 81057490) и заданиям НТЦ 0.51.01. (Т1.01.05.05) ГКНТ СССР.

Апробация работы. Результаты работы докладывались на Всесоюзной школе "Математическое моделирование в биогеоэкологии" (Петрозаводск, 1985), Всесоюзном семинаре "Математические и вычислительные методы в биологии" (Пушино, 1985), 111 Всесоюзной конференции молодых ученых по физиологии растительной клетки (Петрозаводск, 1988), на 7 и 8-й конференциях молодых ученых-биологов (Рига, 1987, 1989), республиканских конференциях молодых ученых и студентов (Петрозаводск, 1989, 1990), Всесоюзной конференции молодых ученых "Проблемы окружающей среды Севера" (Мурманск, 1990), II съезде Всесоюзного общества физиологов растений (Минск, 1990), семинаре отдела математического моделирования в экологии и медицине ВЦ АН СССР (Москва, 1990).

Публикации. По материалам диссертации опубликована 21 научная работа, включая 11 статей.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, трех глав, заключения, выводов и списка литературы. Работа изложена на 160 страницах машинописного текста, содержит 19 таблиц и 23 рисунка. Список цитируемой литературы включает 173 наименования, в том числе 65 на иностранных языках

#### ОБЪЕКТ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве объекта исследования выбран огурец (*Cucumis sativus* L.). Исследовали влияние суточной температуры воздуха и интенсивности света на рост и развитие растений огурца в прегенеративный период онтогенеза (терминология Т.А.Работнова (1950), А.А.Уранова (1975)), включающий для этой культуры 4 возрастных состояния: проросток с гетеротрофным и мезотрофным типами питания, ювенильное, имматурное и виргинильное (Лантратова и др., 1986). В качестве критериального признака начала и окончания возрастного состояния использовали появление определенного листа. Этап проростка с гетеротрофным питанием начинается с момента посадки семени и заканчивается выносом сложных семядолей над поверхностью субстрата, за ним следует этап проростка с мезотрофным питанием, завершающийся появлением 1-го настоящего листа. Ювенильное возрастное состояние включает период с момента появления 1-го листа до появления 2-го листа, имматурное - от появления 2-го до появления 4-го листа. Началом виргинильного возрастного состояния является образование 4-го листа, окончанием - появление 9-го листа.

Растения выращивали в вазонах с песком объемом 0,6 л в вегетационных климатических шкафах при поливе модифицированным питательным раствором Кнопа (рН 6,2-6,4). Относительная влажность воздуха составляла 60-70%, концентрация  $CO_2$  0,03 % об., фотопериод 12 ч, температура почвы соответствовала температуре воздуха, спектральный состав света - облучению лампами ДРЛФ-400. Дневные и ночные температуры были выбраны с учетом их зональной принадлежности (Дроздов и др., 1984) в диапазонах от 15 до 35°C. Биометрические измерения включали: линейные размеры листьев, высоту растения, длину гипокотыля и

стебля, сухую массу органов (листья, стебли, корни).

Эксперименты по влиянию суточной температуры и освещенности на различные показатели роста и развития проводили с растениями с.Гибрид Алма-Атинский 1. Семена проращивали в чашках Петри при температуре 27° в течение 18 ч, а затем высаживали в вазоны. До начала исследуемого возрастного состояния растения выращивали в оптимальных условиях (Марковская и др., 1989): 30° - на этапе проростка с гетеротрофным питанием (2 сут), 23° - на этапе проростка с мезотрофным питанием (2 сут), 20° - в ювенильном возрастном состоянии (6 сут), 25° - в зрелом возрастном состоянии (9 сут). В каждом возрастном состоянии исследовали влияние интенсивности света (4,10,25 клк) и суточной температуры. При постановке опытов был использован трехуровневый план двухфакторного эксперимента (Голиква и др., 1974), включающий следующие температуры день/ночь: 15/15, 15/25, 15/35, 25/15, 25/25, 25/35, 35/15, 35/25, 35/35, 20/20, 20/30, 30/20, 30/30°. Повторность внутри каждого варианта 15-20 растений, а повторность вариантов опыта по температурным режимам 2-3 кратная.

Эксперименты по определению начальных значений показателей роста и развития для модели проводили с семенами и проростками с гетеротрофным питанием на 4-х сортах огурца тепличного типа: Гибрид Алма-Атинский 1, Гибрид Грибовчанка, Гибрид Московский тепличный и Гибрид НИОХ-412. Семена взвешивали на аналитических весах и замачивали на 2-3 ч. С помощью препаровальной иглы отделяли зародыш от семенной кожуры и разделяли его на органы. На каждом сорте выполнено по 10 опытов, в которых анализировалось по 10 семян. При проведении исследования на проростках в каждом температурном варианте анализировали по 10 растений, а варианты повторяли 2-3 раза.

Эксперименты по верификации модели выполнены на огурце с.Гибрид Алма-Атинский 1. Растения выращивали при освещенности 10 клк, фотопериоде 12 ч и температурах 20/20° в течение 36 сут, 23/23° - 53 сут, 30/30° - 31 сут.

Обработка экспериментальных данных методами дисперсионного, дискриминантного, регрессионного анализа и методом главных компонент проводилась с использованием пакетов прикладных программ STATSC, BMDP, Statgrafics на ЭВМ ЕС-1052,

Искра-1256, IBM PC AT. Программа динамической модели роста и развития огурца разработана на языке ФОРТРАН для ЭЕМ Искра-226.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### 1. Накопление и распределение сухой массы по органам растения огурца

Одним из основных физиологических показателей продуктивности, используемых при оценке жизнедеятельности растительного организма, является скорость накопления сухой массы и ее распределение по органам растения, положенные в основу ряда моделей роста и развития (Молдау, 1975; Milford et al., 1938 и др). В связи с этим нами было изучено влияние факторов внешней среды на данные показатели у огурца в процессе его развития.

Проведенные исследования показали, что в онтогенезе изменяются не только абсолютные значения скорости накопления сухой массы растением (от 2 мг/сут на этапе проростков до 200 мг/сут у виргинильных растений), но и характер температурной зависимости: от линейного на этапе гетеротрофного проростка к нелинейному в последующем развитии. При гетеротрофном типе питания с увеличением температуры возрастает скорость оттока метаболитов из семян. При подключении автотрофного типа питания, когда наряду с распадом начинают идти процессы синтеза, температурная зависимость изменения массы целого растения становится нелинейной и описывается квадратичными уравнениями для мезотрофных, ювенильных и иматурных растений. Для виргинильных растений уже требуется уравнение 4-й степени (рис. 1). Полученные нами данные согласуются с предположением Л.В.Белоусова (1937) о том, что одним из критериев становления самоорганизации системы является изменение характера связей с факторами среды: от пассивного пропорционального реагирования с линейным типом связей к активному взаимодействию с усилением нелинейности. Увеличение степени нелинейности в онтогенезе связано, на наш взгляд, не только с усложнением структурно-функционального состояния организма, но и с более дифференцированным восприятием факторов среды, в частности, с появлением эффекта суточного термопериодизма и увеличением

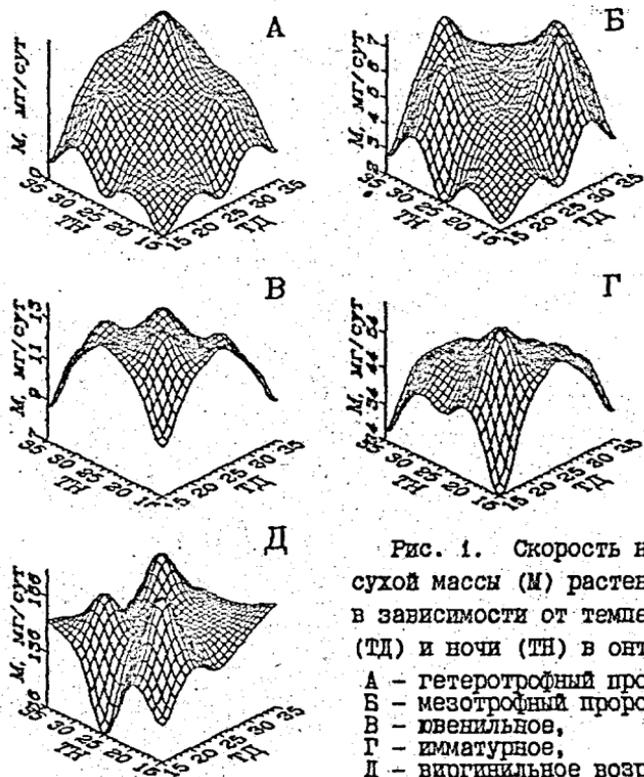


Рис. 1. Скорость накопления сухой массы (M) растением огурца в зависимости от температур дня (ТД) и ночи (ТН) в онтогенезе:

- А - гетеротрофный проросток,
- Б - мезотрофный проросток,
- В - ювенильное,
- Г - имматурное,
- Д - виргинильное возрастное состояние.

лимитирующего влияния других факторов. Для построения модели изменение характера температурной зависимости имеет принципиальное значение.

Изучение распределения сухой массы по органам растения огурца, начиная с семени, позволило выявить определенные закономерности. Установлено, что при значительном варьировании массы сухих семян у 4-х сортов огурца (Гибрид Алма-Атинский 1, Гибрид Грибовчанка, Гибрид Московский тепличный, Гибрид НИИОХ-412) доля массы зародыша семени, представленного семядолями, зачаточным гипокотилем и корешком, составила в среднем 75% от общей массы семени. Эта величина оказалась постоянной у разных сортов (табл.). При этом доля массы семядолей составила в среднем 94% от общей массы зародыша или 72% от массы сухого семени и оказалась также одинаковой у разных сортов. На остальные органы приходилось лишь 6% массы зародыша или 4% массы сухого семени (табл.).

Таблица  
Величина биомассы отдельных органов семян огурца  
и их соотношение у различных сортов

Сорт	Масса семени, мг М	Масса зародыша, мг			Мз/М %	Мс/Мз %
		общая Мз	семядоли Мс	гипокотиль корешок Мгк		
Алма-Атинский 1	30,2	22,6	21,3	1,3	75	94
Грибовчанка	26,0	19,9	18,7	1,2	76	94
Московский теп- личный	39,6	30,5	29,1	1,4	76	95
НИИОХ-412	27,7	20,5	19,3	1,2	74	94
среднее	30,9	23,4	22,1	1,3	75	94
НСР <sub>0,05</sub>	8,4	10,8	10,7	0,3		

Таким образом, в семенах огурца распределение сухой массы по органам не зависит от сорта. Поэтому, зная массу сухого семени, можно рассчитать начальные значения биомасс органов - исходные величины для построения динамической модели роста того или иного сорта.

Изучение распределения сухой массы по органам в зависимости от суточной температуры проводилось на растениях с. Гибрид Алма-Атинский 1. Дискриминантный анализ данных показал, что для исследованных возрастных состояний огурца значимые различия в основном наблюдались у стебля и корня, а долевого количества сухой массы, остающейся в семядолях и настоящих листьях, было величиной постоянной, независимой от суточной температуры. Выявленные количественные закономерности в распределении сухой массы между органами огурца получены нами на одном сорте, что сужает возможности экстраполяции результатов. В связи с этим были рассчитаны процентные соотношения биомасс органов у огурца по данным других авторов для различных сортов (Губарь и др., 1978; Challa, 1976; Liebig, 1978; Ильиных, 1982; Палкин, 1986 и др.). Этот анализ показал, что независимо от сорта в широком диапазоне факторов внешней среды (освещенность, температура воздуха и почвы) в листьях огурца отмечается определенный стабильный метаболический пул порядка 70% от общей массы растения. Однако, как факторы среды, так и сорт влияют на соотношение массы стеблей и корней. По-видимому, это свидетельствует о приоритете в распределении сухой массы в ассимилирующие органы, что может быть связано с индетерминантным типом роста главного побега огурца. Выявленные закономерности важны для разработки способов управления ростом растения при выращивании культуры огурца в условиях защищенного грунта.

## 2. Термопериодизм и подходы к управлению ростом растений

Растения, у которых скорость роста больше при переменных температурах, чем при постоянных называются термопериодичными (Went, 1944). В литературе имеются многочисленные данные о влиянии суточной температуры на рост различных растений (Friend, Nelson, 1976; Кляка, 1978; Krug, Liebig, 1980; Koning, 1988 и др.), однако, полученные авторами выводы весьма противоречивы. Анализ методической части этих работ показал, что разногласия связаны, в основном, с выбором показателей роста, с отсутствием обоснования в выборе абсолютных значений температур и величин градиентов, а также с отсутствием моделирования при обработке данных. Так, в зависимости от используемого

показателя вывод об отношении к термопериодизму одного и того же растения может быть сделан различный (Went, 1944; Heij, 1980 и др.). В частности, высота растения, является термопериодичной для большинства видов, что, вероятно, связано прежде всего с суточной ритмичностью роста стебля. Поэтому для характеристики целого растения, по-видимому, следует выбирать интегральные показатели (сухая масса,  $\text{CO}_2$ -газообмен интактно-го растения). В исследование должен быть включен достаточно широкий диапазон суточных температур с учетом зонального аспекта (Дроздов и др., 1984) и использован метод планирования эксперимента (Попов, 1986). В.Лархером (1978) была высказана идея об оценке термопериодичности растений по расположению области оптимума в пространстве суточных температур, которая и положена в основу нашей разработки. Экспериментальные данные представляются в виде модели - уравнения зависимости исследуемого показателя от суточного хода температуры. По модели определяется область температурного оптимума, в качестве которой рассматривают диапазон суточных температур, обеспечивающий уровень исследуемого процесса (процессов) на 90-100% уровне от максимума (Лархер, 1978).

Положение области оптимума рассматривается относительно линии нулевого градиента (линия Н на рис. 2). Если область оптимума пересекается линией нулевого градиента, то вид можно считать нетермопериодичным (область А на рис. 2). Если область оптимума расположена за пределами линии нулевого суточного градиента (области Б, В на рис. 2), то вид следует отнести к термопериодичному и градиентные режимы в пределах области оптимума будут обеспечивать преимущество по сравнению с любыми постоянными температурами в течение суток.

Предложенный выше подход был применен нами для исследования термопериодичности растений огурца (с. Гибрид Алма-Атинский 1) в прегенеративный период онтогенеза. Анализ расположения областей оптимума в пространстве суточных температур показал (рис. 3), что все они пересекаются с линией нулевого градиента, и, следовательно, по рассмотренному показателю - накоплению сухой массы растением за сутки - данный сорт огурца является нетермопериодичным на всех исследованных этапах онтогенеза. Увеличение интенсивности света привело

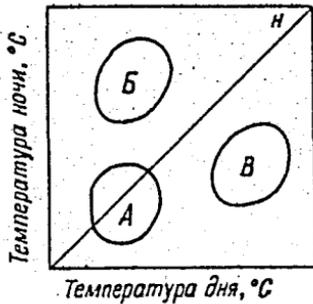


Рис. 2. Схема расположения области оптимума в пространстве суточных температур:

А - у нетермопериодичных, Б, В - у термопериодичных растений

Н - линия нулевого градиента.

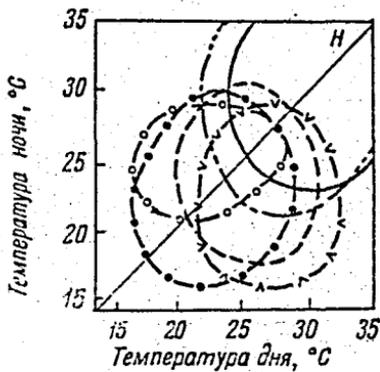


Рис. 3. Области температурного оптимума скорости накопления сухой массы растением огурца в прегенеративный период онтогенеза:

- мезотрофный проросток,
- зygотное, 10 клк,
- зygотное, 25 клк,
- зygотное, 10 клк,
- v- зygотное, 25 клк,
- o- виргинальное, 10 клк

Н - линия нулевого градиента.

к сдвигу областей, не изменив отношения к термопериоду.

Таким образом, предлагаемый метод исследования термопериодичности может быть использован при оценке новых видов и сортов растений.

Анализ положения области оптимума использован нами также при разработке выбора способов управления различными показателями роста и развития растений. Выбор конкретной стратегии управления зависит от ориентации области оптимума в пространстве суточных температур, реальных возможностей управления температурой в сутках, а так же экономических расчетов.

Рассмотрим область оптимума для нетермопериодичного вида (рис. 4). Практически используются три основных подхода к управлению суточной температурой: 1) поддержание постоянной дневной температуры (линия К на рис. 4) и соответствующего ей диапазона ночных температур  $ТН_1$  -  $ТН_2$ ; 2) поддержание постоянной ночной температуры (линия L на рис. 4) и соответствующего ей диапазона дневных температур  $ТД_1$  -  $ТД_2$ ; 3) поддержание постоянной среднесуточной температуры (линии  $E_0, E_1, E_2$  на рис. 4) в интервале  $\alpha$ - $\beta$  на линии нулевого суточного градиента Н. Через точку максимума О проходит линия  $E_0$ , которая в области оптимума имеет диапазон Д-Е, причем на отрезке СД располагаются режимы с положительным градиентом ( $ТД > ТН$ ), а на отрезке СЕ - с отрицательным ( $ТД < ТН$ ). Интерес представляют две крайние точки области оптимума М, N, соответствующие среднесуточным температурам  $T_1, T_2$ , которые являются единственными точками, попадающими в область оптимума при данном значении среднесуточной температуры.

Все три указанных подхода к управлению требуют строгого контроля за температурой. С целью упрощения контроля, а также минимизации энергозатрат, связанных с ночным обогревом теплиц, нами предлагается новый способ регулирования температуры. В основе его лежит положение, что в пределах области оптимума все сочетания суточных температур приводят к отклонению от максимума исследуемого процесса в пределах 10%. Поэтому предлагается не контролировать заданное значение температуры, а поддерживать ее в определенном оптимальном диапазоне. Для этого в зависимости от уровня освещенности допускается варьирование температуры в пределах области опти-

мума. Выбирается максимально возможный диапазон дневной температуры (линия PS на рис. 4) и соответствующие ему минимальные значения ночных температур таким образом, чтобы не выходить за пределы заштрихованной области (рис. 4).

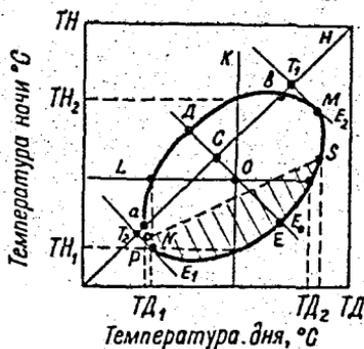


Рис. 4. Схема анализа области оптимума для нетермопериодичного вида

На рис. 5 приведены области температурного оптимума по накоплению сухой массы растением огурца в виргинильном возрастном состоянии при интенсивности света 10 клк. Исходя из анализа расположения этой области, можно выращивать растения огурца, обеспечивая 90-100% уровень накопления биомассы, следующим образом: 1) поддерживать постоянную дневную температуру 20° и ночную от 20 до 29°; 2) поддерживать постоянную ночную температуру 24° и варьировать дневную в диапазоне 16-28°; 3) поддерживать постоянную среднесуточную температуру 22° с переменными день/ночь температурами, имеющими градиенты от -6 до +2°. Согласно предложенному нами способу можно выбрать любой температурный режим из заштрихованной области (рис. 5).

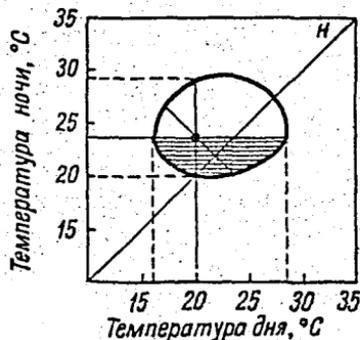


Рис. 5. Область оптимальных температур дня и ночи скорости накопления сухой массы растения огурца в виргинильном возрастном состоянии

### 3. Влияние температуры и интенсивности света на продолжительность возрастных состояний прегенеративного периода развития огурца

Одним из показателей скорости развития организма является продолжительность отдельных этапов онтогенеза (Медников, 1977).

Проведенные исследования показали, что температурная зависимость продолжительности возрастных состояний прегенеративного периода онтогенеза огурца имеет гиперболический характер (рис. 6) и описывается уравнением:  $D\Phi = A + B / (T - C)$  (1), где  $D\Phi$  - длительность возрастного состояния (сут),  $T$  - среднесуточная температура, °С,  $A$ ,  $B$ ,  $C$  - коэффициенты. Предложенная модель имеет три интерпретируемых коэффициента. Коэффициент  $A$  соответствует минимальной продолжительности, которая требуется для осуществления всего комплекса процессов в каждом возрастном состоянии. Коэффициент  $B$  характеризует минимальное число градусодней, необходимых для прохождения данной фазы, а коэффициент  $C$  является нижним температурным порогом развития (физиологическим нулем).

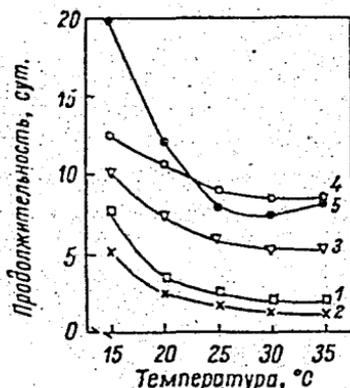


Рис. 6. Зависимость продолжительности возрастных состояний прегенеративного периода развития огурца:

- 1 - гетеротрофный проросток,
- 2 - мезотрофный проросток,
- 3 - ювенильное возрастное состояние,
- 4 - иматурное возрастное состояние,
- 5 - виргинильное возрастное состояние.

Сопоставление постоянных и переменных суточных режимов при одном и том же значении среднесуточной температуры показало, что различия в продолжительности возрастных состояний незначительны за исключением данных по взрослым, виргинильным

растениям, когда с возрастанием градиента по сравнению с постоянными суточными режимами длительность увеличивалась.

Наряду с температурой значительное влияние на скорость развития растительного организма оказывает интенсивность света.

Температурные кривые развития для различных уровней освещенности имели однотипный гиперболический, а световые — различный характер (на рис. 7 приведены данные для иматурного возрастного состояния). Так при 15–20° световые кривые имели вид вогнутой параболы, а при 35° — линейный.

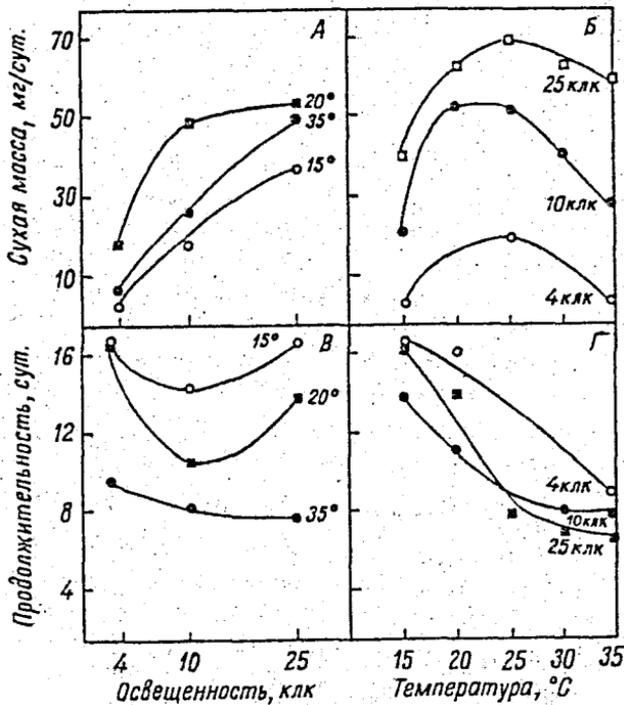


Рис. 7. Световые и температурные кривые зависимости роста (А,Б) и развития (В,Г) огурца в иматурном возрастном состоянии

Как увеличение, так и уменьшение освещенности привело к

значительному удлинению продолжительности возрастных состояний при низких температурах. Таким образом, сочетание высокой и низкой освещенности и низкой температуры привело к ингибированию и замедлению развития. При этом изменение интенсивности света не сказалось на величине продолжительности изученных возрастных состояний в области высоких температур, что подтверждает выводы Р.Ито (1965) о существовании в общей продолжительности онтогенеза неизменной части, независимой от факторов среды. Как считает Б.М.Медников (1977), наибольшая сложность при интерпретации полученных зависимостей связана с поиском точки или области оптимума. По нашему мнению для развития растений в качестве оптимальной температуры и оптимальной освещенности следует принять те наименьшие значения, при которых отмечается минимальная длительность этапа онтогенеза. Для растений в ювенильном и иматурном возрастных состояниях при всех температурах оптимальной для развития является освещенность 10 клк, а оптимальная температура различается: для ювенильных растений - 30°, иматурных - 25-30°. Если в качестве ростового показателя принять скорость накопления сухой массы, то, как следует из данных, приведенных на рис. 7, процессы роста и развития имеют разный характер температурной и световой зависимости. Оптимальными условиями для роста являются свет 25 клк и температура 20-25°. Данные результаты имеют особый теоретический интерес, так как позволяют подтвердить разнокачественность этих процессов (Чахлаян и др., 1973) по характеру связей с факторами среды.

#### 4. Построение динамической модели роста и развития огурца

Установленные количественные и качественные зависимости были использованы нами для построения динамической модели процессов роста и развития огурца. В основу модели положен принцип максимальной продуктивности, количественная оценка которого была сделана нами для огурца: накопленная за сутки сухая масса распределяется по органам огурца следующим образом - 70% остается в листьях, а оставшаяся часть должна распределиться в зависимости от условий между стеблями и корнями так, чтобы обеспечить максимальный прирост биомассы на следующие сутки. В качестве переменных в блоке роста модели ис-

пользованы скорость накопления сухой массы листьев, стеблей и корней, блока развития – продолжительность возрастных состояний. Начальные значения модели были определены, исходя из соотношения биомасс органов в семенах. Модель идентифицирована для сорта Гибрид Алма-Атинский 1. Каждый этап онтогенеза представляется отдельным блоком, и их количество может быть неограниченным. Основными факторами внешней среды в модели являются дневная и ночная температуры и интенсивность света. Отличительная особенность модели состоит в том, что зависимость процессов роста и развития от уровня напряженности факторов среды описывается с помощью статистических (регрессионных) моделей, которые включены в динамическую модель. Верификация модели показала хорошее совпадение модельных и опытных данных. Отклонение рассчитанных по модели и опытных значений биомассы целого растения составили 7% при 20°, 13% при 23°, 20% при 30°, что находится в пределах биологической ошибки эксперимента (рис. 8).

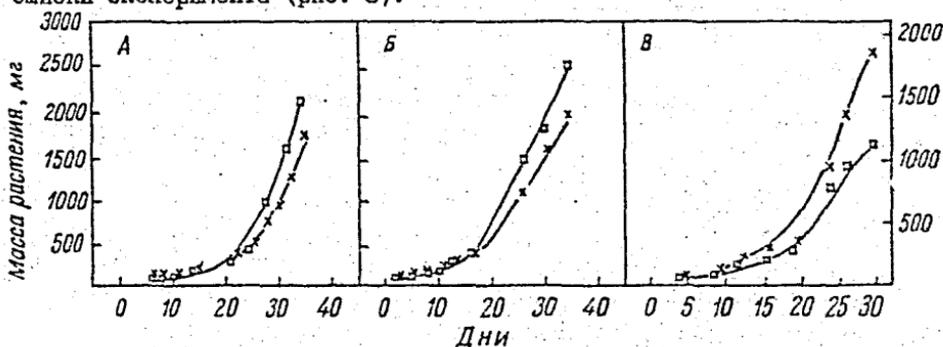


Рис. 8. Результаты верификации динамической модели роста и развития огурца при разных температурах выращивания:

А – при 20°, Б – при 23°, В – при 30°  
 —□— экспериментальные, —×— модельные.

В целом построенная динамическая модель огурца является феноменологической и не претендует на полную модель, описывающую все процессы роста и развития. Вместе с тем при достаточной простоте она дает корректные результаты и может быть идентифицирована для других сортов огурца. Имеется возможность дальнейшего совершенствования модели путем включения фитоценологических связей и новых факторов среды. Подробное

изучение и количественное описание зависимости от условий среды формирования генеративных органов также позволит ввести их в модель.

### ВЫВОДЫ

1. Показано, что характер температурной зависимости скорости накопления сухой массы растением огурца меняется в онтогенезе от линейного на этапе проростка с гетеротрофным питанием к нелинейному.

2. Установлено, что распределение сухой массы в семенах по органам (семядоли, зачаточный гипокотиль и корешок) не зависит от сорта: 72% от массы сухого семени приходится на долю массы семядолей и 4% составляет масса зачаточного гипокотеля и корешка.

3. Установлен количественный принцип распределения сухой массы на уровне организма, обеспечивающий индетерминантный рост растений огурца: независимо от условий среды в листьях остается около 70% сухой массы, а оставшаяся часть распределяется в зависимости от условий между стеблем и корнями растения.

4. Выявлено, что рост и развитие имеют различный характер температурной и световой зависимости с несовпадающими значениями точек оптимума.

5. Получено количественное описание зависимости скорости накопления сухой массы отдельными органами и в целом растением огурца с. Гибрид Алма-Атинский 1 и скорости развития (по продолжительности возрастных состояний) от суточной температуры и интенсивности света на ранних этапах онтогенеза.

6. Разработан подход и методика исследования термопериодичности растений и управления суточной температурой на основе моделирования и анализа расположения области оптимума в пространстве суточных температур.

7. Показана возможность использования положительных и отрицательных суточных температурных градиентов при оптимизации условий выращивания огурца в защищенном грунте. Предложен способ управления суточной температурой.

8. Построена динамическая модель роста и развития огурца с использованием регрессионных уравнений в прегенеративный период роста. Ее верификация показала хорошее совпадение

экспериментальных и модельных данных. В результате оптимизации по модели получены оптимальные суточные температурные режимы выращивания огурца в прегенеративный период.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

1. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Харин В.Н., Курец В.К. Исследование гетерогенности растительного материала при помощи метода главных компонент (на примере огурца) // Сельскохозяйственная биология. -1985. -№ 7. -С.51-55.
2. Марковская Е.Ф., Курец В.К., Зайцева Н.В., Обшатко Л.А., Сысоева М.И. Онтогенетические аспекты становления связей растение-среда // Препринт доклада на заседании Ученого совета Института биологии Карельского филиала АН СССР. -Петрозаводск, 1985. -45 с.
3. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И. Определение площади и сухой массы листьев интактных растений // Влияние факторов среды и ФАВ на продуктивность и устойчивость растений. -Петрозаводск, 1988. -С.129-134.
4. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Сутулова В.И., Василевская Н.В. Ведущие процессы на ранних этапах онтогенеза огурца // Физиологические основы управления ростом и продуктивностью растений в регулируемых условиях. -АФИ. -1988. -С.124-129.
5. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Трофимова С.А., Курец В.К. Математические методы определения некоторых биометрических показателей у растений // Препринт доклада на заседании Ученого совета Института биологии Карельского филиала АН СССР. -Петрозаводск, 1988. -33 с.
6. Марковская Е.Ф., Безденежных В.А., Сысоева М.И., Василевская Н.В. Оптимизация процессов роста и развития растений огурца в онтогенезе (методические подходы) // Препринт доклада на заседании Ученого совета Института биологии Карельского филиала АН СССР. -Петрозаводск, 1989. -23 с.
7. Сысоева М.И. Изменение характера температурной зависимости процесса накопления сухой массы растениями огурца на ранних этапах онтогенеза // Эколого-физиологические аспекты устойчивости, роста и развития растений. -Петрозаводск, 1990. -С.88-92.
8. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Безденежных В.А. Зависимость продолжительности ранних этапов онтогенеза огурца от температуры // Эколого-физиологические аспекты устойчивости, роста и развития растений. -Петрозаводск, 1990. -С.83-88.
9. Василевская Н.В., Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Сутулова В.И., Безденежных В.А. Оптимизация процессов роста и развития огурца в иматурном возрастном состоянии // Эколого-физиологические аспекты устойчивости, роста и развития растений. -Петрозаводск, 1990. -С.69-77.
10. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И. Накопление массы сухого вещества в органах огурца в зависимости от суточной температуры // Физиология и биох. культ. растений. - 1991. -Т.23, № 3. -С.274-281.
11. Марковская Е.Ф., Василевская Н.В., Сысоева М.И. Изменение температурной зависимости дифференциации апикальной меристемы в онтогенезе индетерминантного вида // Онтогенез. -1991. -Т.22, № 4. -С.634-639.