

На правах рукописи

**ХАРЬКИНА Татьяна Геннадиевна**

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ И  
ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ РАСТЕНИЯ  
С ИНДЕТЕРМИНАНТНЫМ ТИПОМ РОСТА ПОБЕГА**

**03.00.12 - физиология растений**

**АВТОРЕФЕРАТ**

**диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук**

**Петрозаводск - 1997 г.**

Работа выполнена в лаборатории стресс-физиологии растений

Института биологии Карельского научного центра РАН

Научный руководитель доктор биологических наук  
Е.Ф.Марковская

Официальные оппоненты: профессор, д.б.н. В.Б.Иванов  
д.б.н. В.К.Курец

Ведущая организация: Московский государственный университет

Защита состоится 17 июня 1997 г. в 14 ч. 15 мин. на заседании диссертационного совета К 200.07.01 по присуждению ученой степени кандидата биологических наук при Институте биологии Карельского научного центра РАН по адресу:

185610, Петрозаводск, ул.Пушкинская, 11.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Карельского научного центра РАН.

Автореферат разослан "14" мая 1997 г.

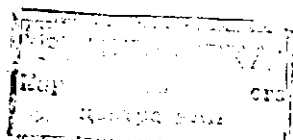
Ученый секретарь диссертационного совета

кандидат биологических наук

*Т.В.Акимова*

Т.В.Акимова

148420K



## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Особенностью растительного организма является наличие в течение всей жизни эмбриональных тканей - меристем. Особый интерес представляют апикальные меристемы побега и корня, которые являются не только образовательными тканями, но и центрами координации морфогенетических процессов в целом организме (Синнот, 1963; Батыгин, 1990; Полевой, Саламатова, 1991). Наименее изученными остаются вопросы механизмов пространственно-временной организации морфогенетических процессов. Большинство исследований выполнено на видах с детерминантным типом роста побега, а морфогенезу видов с индетерминантным типом роста побега уделяется значительно меньше внимания. Тем не менее к этой группе растений относятся и хозяйственно важные культуры - огурец, хлопчатник и др. Изучение механизмов регуляции продуктивности должно базироваться на представлениях об органогенном потенциале вегетативной и репродуктивной сфер растения и путях его реализации в онтогенезе. В связи с этим изучение закономерностей функционирования меристем и формирования побега с индетерминантным типом роста представляет как теоретический, так и практический интерес.

Цель и задачи исследования. Целью работы было изучение закономерностей формирования и функционирования растения с индетерминантным типом роста побега. При проведении исследований были поставлены следующие задачи:

- исследовать временную координацию процесса заложения листьев на апексе побега с последующими фазами роста и развития фитомеров;
- установить закономерности онтогенетической изменчивости фитомеров у побега с индетерминантным типом роста;
- исследовать динамику роста и соотношения надземных и подземных органов растения огурца;
- исследовать влияние плодоношения на функциональную активность вегетативных органов растений огурца;
- исследовать влияние ограничения объема корнеобитаемой среды на рост и развитие растений огурца.

Научная новизна. Построена модель роста листа *Cucumis sativus* L. по шкале пластохронных индексов на основе экспериментально установленных прямых корреляций между скоростью

появления листьев и относительной скоростью роста листа и между продолжительностью этапов роста листа и величиной пластохрона.

Показано, что онтогенетическая метамерная изменчивость побега *Cucumis sativus* L. выражается в формировании трех серий листьев, отражающих этапы онтогенеза индетерминантного вида.

Применение ранее разработанных критериев периодизации онтогенеза к виду *Cucumis sativus* L. ограничено в связи с одновременностью вегетативного и репродуктивного развития у этого вида. В связи с этим предложена периодизация онтогенеза растения с индетерминантным типом роста побега на основе морфогенетического состояния вегетативных органов.

Выявлено, что причиной, по которой органогенный потенциал растений огурца не реализуется в онтогенезе в полной мере является генетически и эволюционно обусловленная слабость развития корневой системы.

Предложена схема последовательности физиологических процессов в растении в ответ на ограничение объема корнеобитаемой среды, позволяющая глубже понять механизм этой реакции.

**Практическая значимость работы.** Полученные данные о закономерностях формирования ассимилирующей поверхности растений огурца могут быть использованы для построения математической имитационной модели морфогенеза побега с индетерминантным типом роста и в моделях продукционного процесса.

Знание закономерностей реакции растений на ограничение объема корнеобитаемой среды может быть использовано в экспериментах, проводимых в фитотропах и климатических камерах, где объем вегетационных сосудов часто ограничен, а также при выращивании рассады овощных культур в контейнерах, декоративных растений в вазонах малого объема.

Разработана проточная гидропонная система для изучения влияния ограничения объема корнеобитаемой среды на рост и развитие растений.

Разработана установка для изучения дыхания корней интактных растений, выращенных методом гидропонной культуры.

Работа выполнена по плану НИР Института биологии Карельского научного центра РАН.

**Диробация работы.** Материалы диссертации докладывались на республиканской конференции молодых ученых, специалистов и студентов (Петрозаводск, 1990), Всероссийской научной студенческой конференции (Сыктывкар, 1990), лабора-

торных семинарах Института биологии КНЦ РАН (1994, 1995, 1996, 1997), Всероссийской конференции "Управление продукционным процессом растений в регулируемых условиях" (Санкт-Петербург, 1996), семинаре в Датском институте растениеводства и почв (Арслев, Дания, 1996), заседании Всероссийского ботанического общества (Санкт-Петербург, 1997).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 14 научных работ, включая 5 статей.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, трех глав, обсуждения, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Работа изложена на 157 страницах, содержит 4 таблицы и 56 рисунков. Список цитируемой литературы включает 272 наименования, в том числе 191 на иностранных языках.

### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования были растения сем. Cucurbitaceae с индетерминантным типом роста побега: огурец посевной *Cucumis sativus* L. сорта Алма-Атинский 1, Зозуля, Athene F1; дыня *Cucumis melo* L. сорта Золотистая 2; тыква *Cucurbita pepo* L. сорта Мазалевская 58; патиссон *Cucurbita pepo* L. var. patisson L. сорта Белый 13; кабачок *Cucurbita pepo* L. var. giraumontia Duch.) сорта Роллик 300; эхиноцистис *Echinocystis lobata* L.

**Условия выращивания растений.** Опыты проводили в вегетационно-климатических шкафах (ВКШ) (Курец, 1986) при освещенности 100 Вт/м<sup>2</sup> (лампами ДРЛФ-400), влажности воздуха 60-70%, фотопериоде 14 ч, температуре в диапазоне от 15 до 35°C. Растения выращивали в керамических вегетационных сосудах методом песчаной проливной культуры при поливе модифицированным питательным раствором Кнопа (рН 6.2-6.4).

Часть опытов проводили в теплицах с регулируемым климатом. Растения выращивали методом гидропонной культуры в специально разработанной проточной гидропонной установке, обеспечивающей поддержание постоянного оптимального минерального питания, рН раствора и снабжения водой и кислородом. Температура воздуха дня и ночи была 27/22°, температура питательного раствора 26±1°. Растения выращивали при естественном освещении и фотопериоде. При потоке радиации выше 380 Дж·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup> растения автоматически затенялись защитными занавесками для предотвращения повышения температуры.

## Схемы проведения экспериментов

*Исследования возможности использования пластохронного индекса для описания роста и развития представителей семейства Cucurbitaceae* проводили на растениях огурца, дыни, тыквы, кабачка, патиссона и эхиноцистиса в ВКШ при температуре 25/20°. Растения выращивали до окончания роста 10-го листа и три раза в неделю проводили биометрические измерения с целью определить, отвечает ли характер роста листьев условиям использования пластохронного индекса (Erickson, Michelini, 1957).

*Изучение морфогенеза побега огурца и динамики роста надземных и подземных органов при модифицирующем влиянии температуры дня и ночи* проводили на огурце с. Алма-Атинский 1. Растения выращивали в ВКШ при 15 различных сочетаниях дневных и ночных температур от 13 до 35° (Дроздов и др., 1984). Боковые побеги удаляли по мере их появления, обеспечивая однотипность растений с одним побегом. Растения выращивали до окончания роста 10-го листа. Три раза в неделю проводили биометрические измерения и по окончании роста очередного листа - морфо-физиологический анализ.

*Влияние объема корнесобитаемой среды на морфогенез побега огурца* изучали на растениях огурца с. Алма-Атинский 1, выращенных методом песчаной проливной культуры в ВКШ при температуре дня и ночи 25/20°. Растения выращивали в сосудах 1.2 л в течение 13 недель и в сосудах 0.05 л в течение 7 недель с последующей пересадкой в сосуды 1.2 л. Три раза в неделю проводили биометрические измерения и один раз в неделю - морфо-физиологический анализ.

*Влияние объема корнесобитаемой среды и плодонагрузки на рост и функциональную активность побегов и корней растений огурца* изучали на растениях огурца с. Athene F1, выращенных методом гидропонной культуры в теплице с контролируемым климатом. Опытные растения выращивали в вегетационных сосудах объемом 0.40, 0.17 (опыт 1) и 0.04 л. (опыт 2). Корни контрольных растений свободно распределялись в питательном растворе в 65 л. контейнерах. В опыте 2 у части опытных и контрольных растений удаляли репродуктивные органы (цветки) по мере их появления. Таким образом, 4 варианта опыта включали: 1) опытные растения с плодами, 2) опытные растения без плодов, 3) контрольные растения с плодами, 4) контрольные растения без плодов. Растения выращи-

вали в течение 9 недель. За это время они достигали фазы активного плодоношения. Раз в неделю проводили морфо-физиологический анализ. Кроме того, измеряли скорость фотосинтеза, показатель водообмена, интенсивность дыхания корней, содержание пигментов, содержание азота, фосфора и калия в листьях и корнях.

*Морфо-физиологические измерения* включали определение количества, линейных размеров, площади листьев, сухой массы отдельных органов (листьев, стеблей, корней и плодов). Подсчет числа и размеров внутрипочечных листьев проводили под бинокулярной лупой МБС 6 или с помощью стереоскопического микроскопа Wild Heerbrugg M5-53700 (Switzerland).

Пластохронные индексы (PI) растений рассчитывали по формуле Эриксона (Erickson, Michelini, 1957):

$$PI = \frac{\ln L_n - \ln L_{n+1}}{\ln L_n - \ln R}, \text{ где}$$

n - количество листьев, длина которых превышает эталонную длину R;  $\ln R$ ,  $\ln L_n$ ,  $\ln L_{n+1}$  - натуральные логарифмы эталонной длины, длины индексного листа и длины, следующего, более короткого листа, соответственно.

Листовой пластохронный индекс рассчитывали по формуле (Maksymowych, Erickson, 1960):  $(LP1)_a = (PI) - a$

*Скорость фотосинтеза, скорость транспирации и устьичную проводимость* измеряли с помощью дифференциального CO<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>O инфра-красного газоанализатора с микропроцессором SIRAS 1 (Англия), соединенного с 2.5 см листовой камерой-прищепкой с прикрепленным к ней источником света. Максимальную скорость фотосинтеза (P<sub>max</sub>) измеряли полярографическим методом с помощью O<sub>2</sub>-электрода (Hansatech, UK).

Измерения суточной динамики устьичной проводимости проводили с помощью автоматического диффузионного порометра с микропроцессором AP4 (Delta-T Devices, Cambridge, UK).

*Дыхание корней* интактных растений, выращенных в гидропонной установке измеряли в термостатируемых условиях по интенсивности выделения CO<sub>2</sub> с помощью MI-720 CO<sub>2</sub>-микроэлектрода (Microelectrodes Inc, USA), соединенного с рН метром Orion-720A (Orion Research Inc, USA).

*Содержание пигментов* (хлорофиллы "a", "b" и "a+b") определяли спектрофотометрически, экстрагируя их 80 % ацетоном. Расчет содержания пигментов проводили по уравнениям Арнона (Arnon, 1949).

Содержание азота, фосфора и калия (%) определяли в пробах листьев среднего яруса и корней растений. Анализ проб проведен лабораторией DEG (Архус, Дания).

Обработка экспериментальных данных. Повторность внутри каждого варианта опыта была 10-кратной при проведении биометрического анализа и определении содержания пигментов, 5-кратной при проведении морфо-физиологического анализа и измерении фотосинтеза и показателей водообмена. Результаты экспериментов обработаны статистически и представлены в виде средней арифметической величины  $\pm$  стандартная ошибка ( $P < 0.05$ ). Обработку экспериментальных данных проводили методами регрессионного, дисперсионного и корреляционного анализа.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### 1. Морфогенез побега *Cucumis sativus* L. - побега с индетерминантным типом роста

Исследования роста и развития растений огурца в различных условиях выращивания показали, что между заложением листьев и фазами их последующего развития имеется временное согласование. Корреляционный анализ данных, полученных при выращивании растений при различных сочетаниях температуры дня и ночи (15 вариантов постоянных и переменных температурных режимов в диапазоне от 13 до 35°) показал, что существует положительная корреляция между максимальной относительной скоростью роста листьев (RGRmax) и скоростью появления листьев (RLA) ( $r = 0.81$ ). Регрессионный анализ выявил линейную зависимость RGRmax от RLA, описываемую уравнением:

$$RGR_{max} = 3.63 + 17.45 \cdot RLA \quad (R^2 = 0.84, P < 0.05).$$

Также отмечена положительная корреляция между продолжительностью экспоненциальной фазы роста листьев ( $T_p$ ) и пластохроном ( $P$ ) ( $r = 0.97$ ). Зависимость продолжительности роста листа от пластохрона описывается линейным уравнением:

$$T_p = 3.52 + 6.56 \cdot P \quad (R^2 = 0.95, P < 0.05).$$

Таким образом, скорость и продолжительность экспоненциального роста листьев значительно зависели от температуры, когда были выражены в единицах календарного времени, но оказались независимыми от температуры, когда были выражены на основе скорости заложения листьев или пластохрона. Эксперименты показали, что продолжительность внутрипочеч-

ного роста листа, выраженная в пластохронах также не зависит от условий среды. Полученные данные позволили описать рост листа огурца во времени с использованием шкалы пластохронных индексов. Так, возникновение листового примордия происходит при  $LPI = -13$  (рис.1); затем в течение  $18 \pm 2$  пластохронов происходит внутрипочечный рост листа; лист разворачивается и выходит из терминальной почки при  $LPI = 5 \pm 2$ ; затем в течение  $9 \pm 1$  пластохронов происходит быстрое 10-15 кратное увеличение длины листа и лист достигает 90% от своей максимальной длины. Дальнейшее увеличение листовой пластинки продолжается примерно в течение 4-5 пластохронов. Таким образом, весь рост листа от момента возникновения бугорка на конусе нарастания до достижения листом максимальной длины происходит в течение  $32 \pm 2$  пластохронов, что, например при температуре 30° соответствует 36-40 дням, причем активный рост листа происходит в течение 11 дней. При температуре 15° рост листа продолжается в течение 100-115 дней, из которых в течение 26 дней происходит экспоненциальный рост листа. Предложенная модель роста листа справедлива для листьев среднего яруса, рост которых полностью обеспечен продуктами метаболизма.

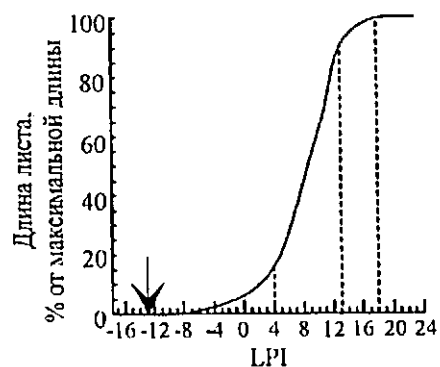


Рис.1. Рост листа *Cucumis sativus* L. в длину, описанный по шкале листовых пластохронных индексов (LPI)

↓ - время появления бугорка на конусе нарастания

Особенности растений огурца, связанные с индетерминантным типом роста побега прежде всего проявляются в характере морфогенеза побега. Одним из показателей его развития является скорость появления листьев (RLA). Исследования при постоянных условиях среды показали, что у растений с удаленными репродуктивными органами RLA сохранилась постоянной

в онтогенезе и составляла  $1.12 \pm 0.11$  лист/сут. У плодоносящих растений значение RLA было аналогичным растениям без плодов до 44-го дня, но затем во время активного плодоношения снизилось до  $0.75 \pm 0.14$  лист/сут. Это, соответственно, отразилось на количестве листьев на побеге, которое на 60-ый день составляло  $63.0 \pm 1.3$  у плодоносящих растений и  $69.0 \pm 1.6$  у растений без плодов (рис.2).

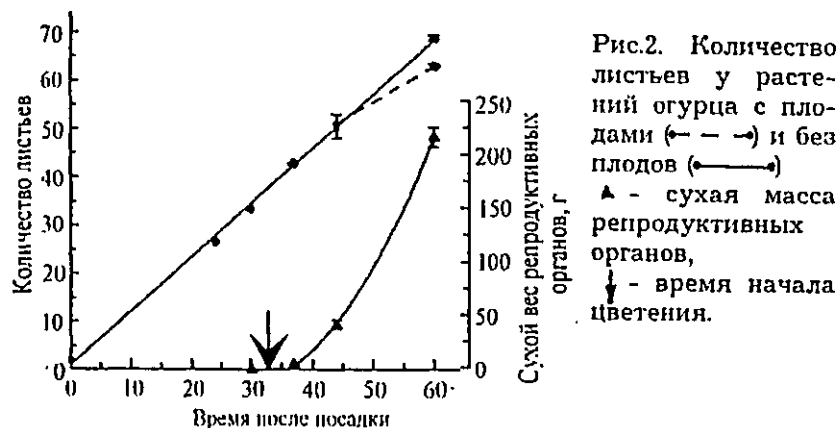


Рис.2. Количество листьев у растений огурца с плодами (— — —) и без плодов (—)   
 ▲ - сухая масса репродуктивных органов,   
 ↓ - время начала цветения.

Таким образом, скорость появления листьев сохраняется постоянной и достаточно высокой в онтогенезе огурца вплоть до периода активного плодоношения, когда она несколько снижается. Постоянство RLA в течение длительного времени в онтогенезе огурца, возможно, свидетельствует о трофической, а не гормональной регуляции RLA. Благодаря небольшой потребности в ассимилятах апекс побега испытывает дефицит ассимилятов позже, чем растущие фитомеры. Именно поэтому прирост площади листьев снижается раньше у плодоносящих растений по сравнению с растениями без плодов, чем снижалась скорость появления листьев.

Анализ собственных и литературных данных позволил сделать предположение о зависимости изменения скорости появления листьев в онтогенезе от типа роста побега. Однако, более подробный анализ групп индетерминантных видов показал, что среди них есть виды у которых скорость появления листьев изменяется при переходе к цветению (фасоль (Yourstone, Wallace, 1990), соя (Lacombe, Varthou, 1989), горох (Berry, Aitken, 1979 и др.). Отличительной особенностью донорно-акцепторных отношений у этих видов является то, что ас-

симильяты поступают в плоды из близлежащих "питающих" листьев. Другая группа индетерминантных видов характеризуется стабильностью скорости появления листьев в течение длительного периода. Они отличаются наличием общего мобильного пула ассимилятов. При таком типе донорно-акцепторных отношений распределение ассимилятов осуществляется из общего пула в соответствии с силой запроса (большинство видов сем. Cucurbitaceae, некоторые виды сем. Malvaceae и Solanaceae). Таким образом, изменение скорости появления листьев в онтогенезе, по-видимому, определяется типом роста побега, а также типом донорно-акцепторных отношений. У индетерминантных растений с общим пулом ассимилятов, несмотря на смену типов питания и фаз развития, скорость появления листьев сохраняется достаточно высокой в течение онтогенеза.

Исследование роста листьев позволило установить закономерности онтогенетической метамерной изменчивости побега огурца, отражающие ритмы роста и этапы онтогенетического развития индетерминантного побега. В зависимости от онтогенетических изменений функциональной активности побегов и корней на побеге формируются три серии листьев. В ранние периоды онтогенеза, когда фотосинтетическая функция, а также поглотительная и метаболическая функции корней постепенно нарастают, формируется первая серия листьев. Их окончательный размер, сухая масса и продолжительность роста увеличиваются с увеличением порядкового номера листа. Затем, по мере повышения фотосинтетической продуктивности растений и метаболической активности корней образуются листья второй серии, которые растут с одинаковой скоростью, имеют одинаковую продолжительность роста и достигают одинаковых размеров. Листья второй серии формируются в течение пререпродуктивного периода и до начала активного плодоношения. В более поздние периоды онтогенеза, когда растение находится в фазе активного плодоношения и основная масса корневых метаболитов и синтезируемых ассимилятов расходуется на образование плодов и семян, формируются листья третьей серии. Они имеют меньшую скорость роста и достигают меньших размеров.

Серии листьев различаются и по характеру кривых роста. Рост листьев, формирующихся в пререпродуктивный период описывается сигмовидными кривыми с более или менее симметрично развитыми логарифмической и экспоненциальной ветвями. Рост листьев, появляющихся на побеге во время плодоношения описывается кривыми с сильно развитыми логарифмическими ветвями и с соответственно укороченными экспоненциальными частями.

Для представления всего спектра листьев на побеге, включая находящиеся в фазе внутрипочечного роста, для всех вариантов опытов были построены логарифмические зависимости длины листа от его порядкового номера на побеге для растений разного возраста (рис.3). На рис.4 представлена схема связи длины листа с его порядковым номером для растения определенного пластохронного возраста I. Листья, образующие линейный участок С (с номером I, где  $U < I < P$ ), являются внутрипочечными, или примордиальными листьями. Листья, образующие линейный участок В (с номером I, где  $M < I < U$ ), находятся в фазе активного, экспоненциального роста. Листья с порядковым номером  $I < M$  (криволинейный участок А) являются либо закончившими рост ( $I < D$ ) (зрелые), либо листьями, у которых рост в длину продолжается, но уже не имеет экспоненциального характера ( $D < I < M$ ) (созревающие).

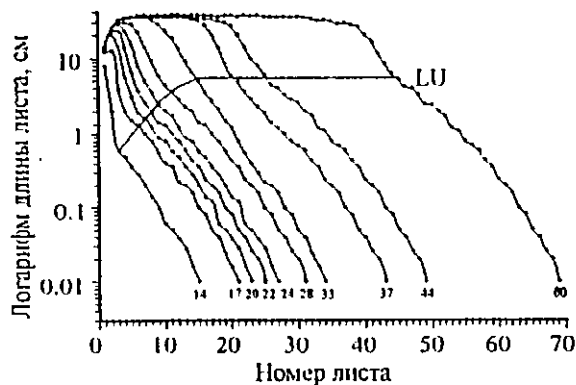


Рис.3. Зависимость длины листа от его порядкового номера на побеге растений огурца разного возраста.

Цифры соответствуют дню анализа после посадки.

LU - длина развертывающегося листа.

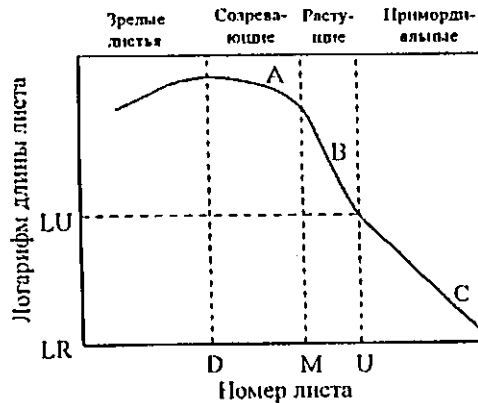


Рис.4. Схема кривой связи длины листа с его порядковым номером.

LR - эталонная длина 0.01 см,

LU - длина развертывающегося листа.

Пояснения в тексте.

Формирование побега можно представить в виде последовательной смены морфофаз, выраженных соотношением сформированных и формирующихся органов на этапах, соответствующих окончанию роста последовательных листьев. Нами построена общая схема, демонстрирующая изменение морфологического состояния главного побега огурца (рис.5).

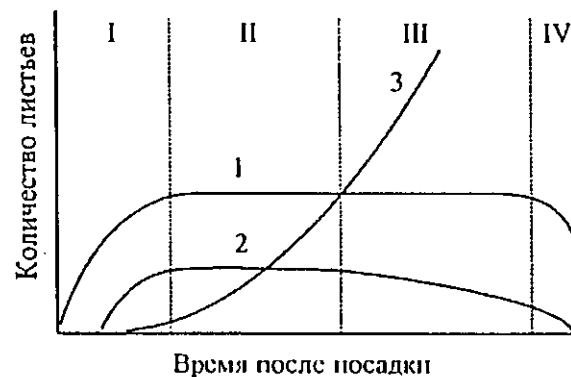


Рис.5. Схема динамики количества примордиальных (1), активно растущих (2) и сформированных (3) листьев на побеге растений *Cucumis sativus* L.

В онтогенезе огурца выделяется четыре периода, характеризующихся определенным соотношением количества листьев разного уровня развития. В течение первого периода происходит увеличение количества примордиальных, активно растущих и сформированных листьев. Это происходит вследствие того, что заложение листьев начинается раньше и скорость заложения превышает скорость их разворачивания на первых этапах развития побега. В результате, на апексе происходит накопление примордиальных листьев, образующих терминальную почку. Увеличение количества активно растущих листьев объясняется тем, что скорость разворачивания листьев первой серии превышает скорость, с которой последовательные листья заканчивают рост, так как продолжительность роста листьев увеличивается с увеличением их порядкового номера.

Второй период характеризуется стабильным числом внутрипочечных и активно растущих листьев, когда рост своевременно заложившихся органов полностью обеспечивается продуктами метаболизма. Стабилизация происходит в результате выравнивания скоростей заложения, разворачивания и окончания роста листьев, так как листья второй серии растут с одинаковой скоростью, имеют одинаковую продолжительность рос-

та и окончательный размер. Этот период включает пререпродуктивный период и начало репродуктивного периода, вплоть до активного плодоношения.

Третий период характеризуется уменьшением количества активно растущих листьев на побеге, что связано с отставанием ростовых процессов от развития. По времени это соответствует периоду активного плодоношения, когда сокращается приток метаболитов в листья.

Четвертый период характеризуется уменьшением количества активно растущих и внутрипочечных листьев. Апикальная меристема продолжает продуцировать листовые примордии, но они не проходят этапов дальнейшего развития. Это соответствует старению растения и завершению онтогенеза.

Описанная закономерность смены морфофаз побега сохраняется в широком диапазоне факторов среды. Однако, необходимо отметить, что такая периодизация онтогенеза возможна лишь у индетерминантных видов, характеризующихся наличием общего мобильного пула ассимилятов, что обеспечивает возможность одновременного вегетативного и репродуктивного развития в течение длительного времени в онтогенезе.

Длительность жизни вегетативных апикальных меристем зависит от вида растения, их расположения и генетически определенного функционального назначения в побеговой системе растения (Седова, 1994). У видов семейства Cucurbitaceae апикальная меристема побега в течение всей жизни растения находится в состоянии активного вегетативного органогенеза. Причем, органогенный потенциал меристем не исчерпывается растением полностью, о чем свидетельствует факт, что в течение онтогенеза 70-80% листьев от общего числа листьев на побеге, за исключением закончивших рост, являются внутрипочечными листьями. При этом в пазухе каждого листа имеется локус недифференцированной репродуктивной меристемы. Даже отмирающая почка в конце онтогенеза содержит более 10 зачатков метамеров.

## 2. Динамика роста и функциональной активности надземных и подземных органов растений *Cucumis sativus* L.

Исследования показали, что в онтогенезе растений огурца можно выделить несколько периодов, характеризующихся определенным соотношением биомасс побеги/корни. Во время прорастания рост корней опережает рост побега и поэтому отношение побеги/корни имеет низкие значения, после чего с началом интенсивного роста побегов это отношение увеличивается, достигает постоянного значения и сохраняется вплоть до

периода плодоношения (рис.6, см.контрольные растения с плодами и без плодов). Затем во время интенсивного роста плодов рост корней прекращается и отношение побеги/корни резко увеличивается. Постепенное увеличение отношения побеги/корни происходит вплоть до старения растения.

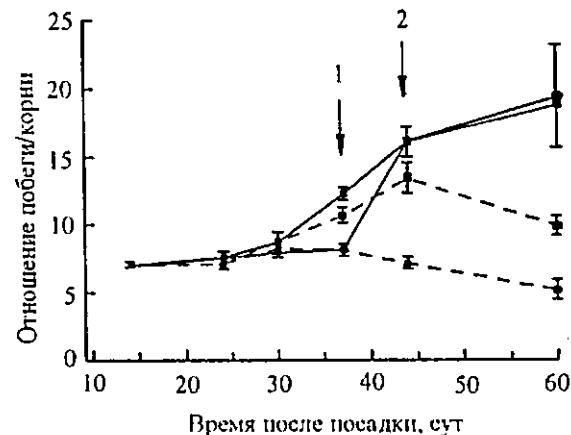


Рис.6. Изменение отношения побеги/корни в онтогенезе опытных (■) и контрольных (●) растений огурца с плодами (—) и без плодов (---). 1 ↓ - время начала цветения, 2 ↓ - время начала плодоношения.

В опытах с использованием растений с удаленными репродуктивными органами рост корней продолжался в течение более длительного периода в онтогенезе по сравнению с корнями плодоносящих растений (рис.7).

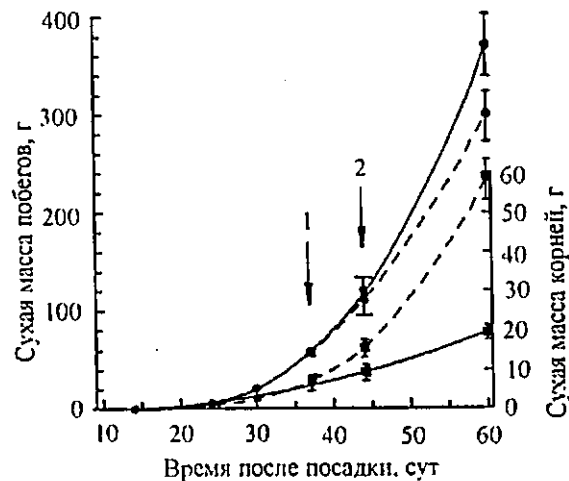


Рис.7. Динамика накопления сухой массы побегов (●) и корней (■) в онтогенезе растений огурца с плодами (—) и без плодов (---). 1 ↓ - время начала цветения, 2 ↓ - время начала плодоношения.



Эти наблюдения подтверждают, что рост плодов является непосредственной причиной остановки роста корней растений огурца. Индукция цветения не влияла на скорость роста корней, следовательно, если гормональная регуляция и имеет место, то с помощью гормонов, вырабатываемых в плодах.

Как правило, прекращение роста корней объясняется конкурентными отношениями между плодами и корнями, связанными с распределением ассимилятов (Eaton, Joham, 1944; Stigter, 1968; Maskell, Mason, 1983). Однако, конкурентные отношения корней и плодов - не единственное объяснение прекращения роста корней во время плодоношения. Так как для корней характерны два нелинейно связанных оценочных показателя: масса и функциональная активность, возможно, что отсутствие прироста массы корней в период плодоношения связано не только с конкуренцией за ассимиляты с плодами, но и с другим способом их использования. Известно, что процессы поддержания имеют энергетические приоритеты и лишь остатки пластических веществ идут на ростовые процессы (Головко, 1983; Семихатова, 1987; Голик, 1990). Во время плодоношения дыхание поглощения ионов также должно иметь высокие значения. Можно предположить, что в этот период в ткани корней поступает то количество ассимилятов, которого хватает только на поддержание корневого метаболизма, обеспечивающего потребности формирующихся надземных органов, но не на рост корней. Это предположение подтверждается данными более высокого дыхания прекративших рост корней плодоносящих растений в период плодоношения по сравнению с растущими корнями растений без плодов.

Результаты экспериментов показали, что во время плодоношения соотношение массы корней и массы вегетативной части побега сохраняется постоянным, в то время как отношение массы всего побега к массе корней значительно увеличивается. Это указывает на то, что плоды конкурируют с вегетативной частью растения в целом, не нарушая распределения ассимилятов по вегетативным органам растения.

Проведенные исследования и анализ литературных данных позволяют заключить, что ростовая функция огурца как растения с индетерминантным типом роста побега и реализация органогенного потенциала ограничиваются в онтогенезе относительно слабым развитием корневой системы.

### 3. Влияние ограничения объема корнеобитаемой среды на рост и развитие растений

Рост побегов и корней скоординирован в системе целого растения и, следовательно, воздействие на рост корней должно отразиться на росте побегов. В наших опытах мы использовали манипулирование объемом корнеобитаемой среды с целью изучить влияние физического ограничения роста корней на рост и развитие побегов. В зависимости от степени ограничения объема результаты были разными. Так, у растений, выращенных в сосудах объемом 0.17, 0.4 и 65 л отношение побеги/корни изменялось одинаково в онтогенезе, несмотря на различия по биомассе растений (рис.8).

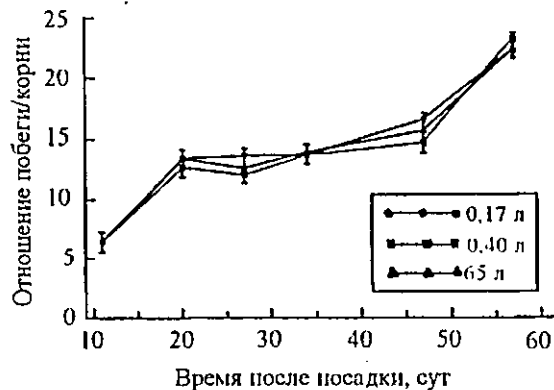
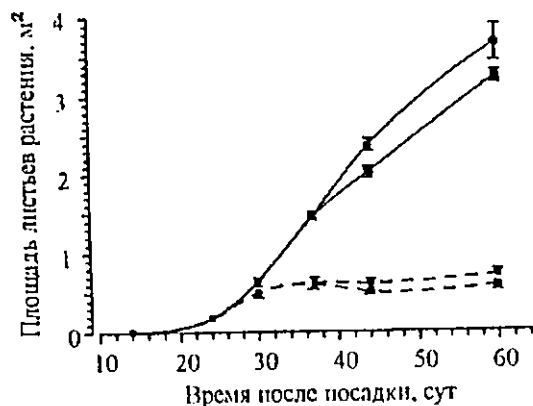


Рис.8. Влияние объема корнеобитаемой среды на отношение побеги/корни в онтогенезе растений огурца.

Однако, эксперименты с ограничением объема корнеобитаемой среды до 0.04 л показали значительное увеличение отношения побеги/корни после того как корни заполнили все имеющееся пространство и дальнейшего накопления биомассы корней не происходило (см. рис.6). Ограничение объема корнеобитаемой среды (0.04 л) в пять раз снизило накопление биомассы и площадь листьев растений (рис.9), повлияло на морфологию побегов и корней и сократило урожай на 75%, не оказав влияния на время начала цветения.

Литературные данные о механизмах торможения роста побегов в условиях ограничения объема корнеобитаемой среды весьма противоречивы. В большой степени это может быть связано с различиями в методике проведения опытов. Поэтому была разработана проточная гидропонная установка для изучения влияния физического лимитирования объема корнеобитаемой среды. Это позволило обеспечивать постоянное поддержа-

148420к



ние оптимального снабжения водой, минеральными веществами, оптимальной концентрации кислорода в растворе и pH раствора, а отсутствие субстрата дало возможность наблюдения за ростом корней и оценки функциональной активности корней без их повреждения.

Проведение опытов показало, что ограничение объема корнеобитаемой среды снижало скорость фотосинтеза на 70% только у опытных растений без плодов (рис.10а). Плодоносящие опытные растения не отличались достоверно по скорости фотосинтеза от контрольных. У опытных растений без плодов рост листьев и корней был подавлен и это привело к отсутствию активных аттрагирующих центров на растении. Низкий запрос на ассимилянты и накопление крахмала в листьях по принципу обратной связи вызвал снижение скорости фотосинтеза. То, что удаление плодов у контрольных растений не приводило к снижению фотосинтеза, возможно, объясняется активностью альтернативных акцепторов ассимилятов - растущих листьев и корней. Таким образом, ограничение объема корнеобитаемой среды приводит к некоррелятивным изменениям скорости роста и скорости фотосинтеза. Эффект зависит от наличия акцепторов ассимилятов.

Одним из противоречивых вопросов, обсуждаемых в литературе, остается вопрос о состоянии водного режима растения при действии ограничения объема корнеобитаемой среды. Существует мнение, что данный тип лимитирования не приводит к изменениям водного статуса растений (Carmi, Neueg, 1981; Krizek et al., 1985; Peterson et al., 1991). В наших опытах растения с ограниченным объемом корнеобитаемой среды испытыва-

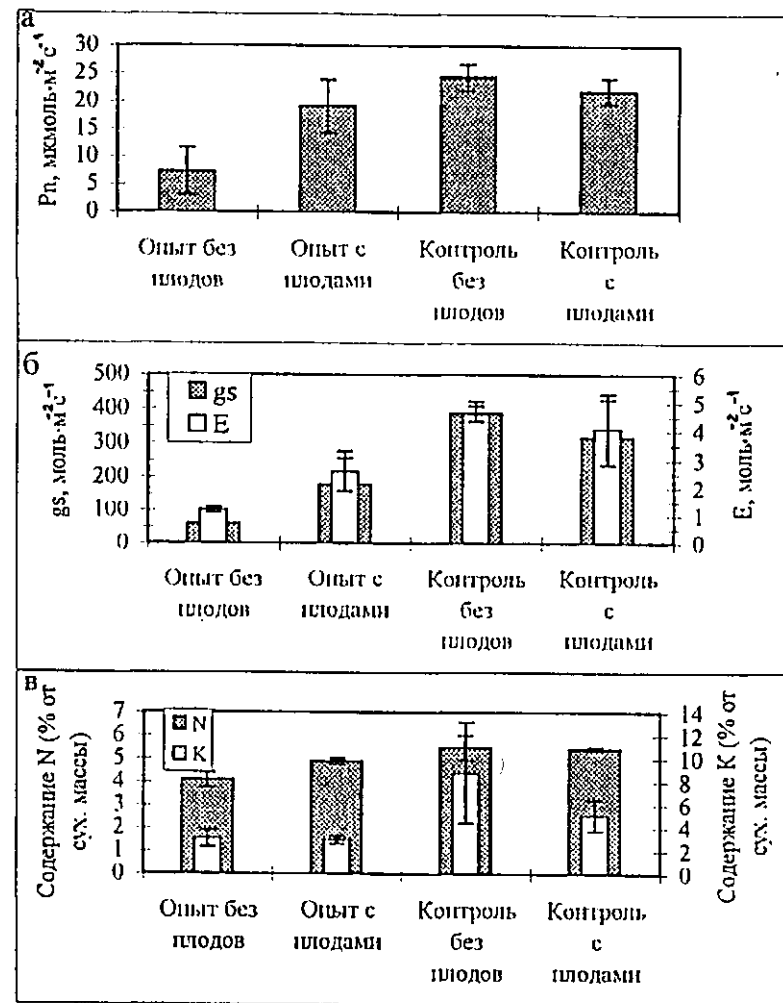


Рис.10. Влияние ограничения объема корнеобитаемой среды и плодонагрузки на скорость фотосинтеза (а), устьичную проводимость (gs), скорость транспирации (E) (б) и содержание азота и калия в листьях (в) растений *Cucumis sativus* L.

ли водный дефицит, о чем свидетельствовали потеря тургорного давления, снижение скорости транспирации и устьичной проводимости (рис.10б). Водный дефицит был, по-видимому, связан со снижением абсорбирующей поверхности и гидравлической проводимости корней, образовавших плотную массу, основная часть которой была представлена тонкими корнями, которые имеют низкую проводимость.

Сравнение опытных растений с плодами и без плодов показало, что плодоносящие растения имели значительно более высокую скорость транспирации и устьичную проводимость по сравнению с растениями без плодов (см. рис.10б). Эти результаты подтверждают гипотезу Г.В.Удовенко и З.А.Гончаровой (1982) о том, что при наличии органов плодоношения, в целях их сохранения и полного развития, полнее мобилизуются все потенциальные возможности организма и его резервы устойчивости в стрессовых условиях. В этом проявляется саморегулируемость организма на уровне взаимодействия органов.

Возможными причинами противоречивых представлений в отношении скорости фотосинтеза и водного режима в литературе могут быть продолжительность экспериментов и выбранный объем корнеобитаемой среды. В зависимости от наличия или отсутствия плодов на растении результаты также могут быть различными. Этот факт необходимо учитывать при проведении экспериментов с так называемыми 'модельными' растениями, у которых удаляют репродуктивные органы.

Раньше всего эффект ограничения объема корнеобитаемой среды проявлялся в изменении дыхания корней. Резкое падение удельного дыхания произошло после 24 дня, еще до того, как корни потеряли тургор и обесцветились (рис.11). Последующее образование придаточных корней было, по всей видимости, следствием неравномерной диффузии кислорода в плотной массе корней. Корни, растущие вдоль стенок цилиндра создавали диффузионный барьер для внутренних корней. Дефицит кислорода приводил к выделению этилена, стимулирующего рост придаточных корней. Образование придаточных корней привело к улучшению в некоторой степени водообмена растений и усилению дыхания (см. рис.11, после 44-го дня).

Плотная масса корней в ограничивающих сосудах привела к гипоксии в центральной части корневой системы, ограничив диффузию кислорода к клеткам корней и увеличила конкуренцию за кислород. Следствием этого явилось изменение энергетики тканей корней и корневого метаболизма.

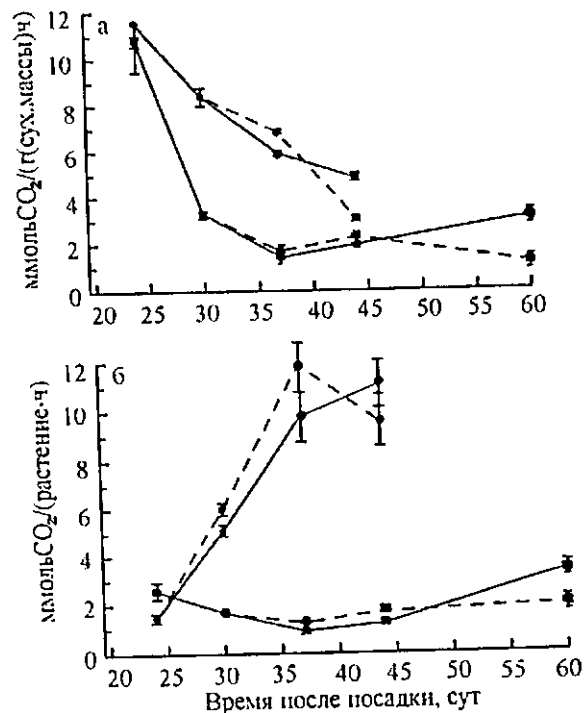


Рис.11. Влияние ограничения объема корнеобитаемой среды и плодонагрузки на удельное дыхание корней (а) и общую скорость дыхания корней (б) у опытных (■) и контрольных (●) растений огурца с плодами (—) и без плодов (---).

Корни контрольных растений образовали равномерную сеть, не препятствующую протеканию азрированного питательного раствора и поэтому резких изменений в дыхательной способности корней не наблюдалось (см. рис.11), а снижение объясняется увеличением доли старых корней, вносящих существенный вклад в сухой вес, но имеющих незначительную активность.

Химический анализ показал, что ограничение роста корней привело к уменьшению содержания N и K в листьях и корнях опытных растений (рис.10в). Снижение содержания N и K в листьях может быть связано со снижением интенсивности дыхания (Veen, 1981). Возможно, в наших экспериментах снижение уровня калия в листьях опытных растений привело к снижению устьичной проводимости и ингибированию процессов клеточного растяжения в листьях. Снижение содержания азота в листьях могло влиять на скорость фотосинтеза, о чем свидетельствуют данные о снижении  $P_{\text{max}}$  у опытных растений.

На основании совокупности имеющихся данных нами предложена схема последовательности изменений физиологических процессов, происходящих в растении при ограничении объема корнеобитаемой среды (рис.12).

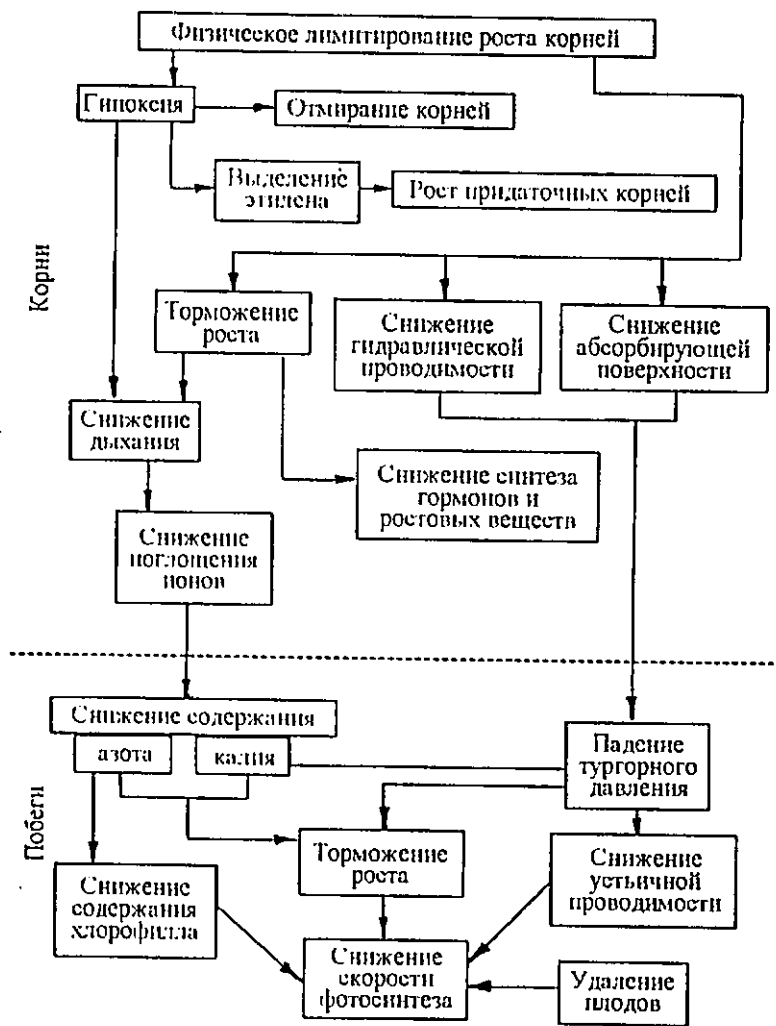


Рис.12. Схема изменений физиологических процессов, происходящих при ограничении объема корнеобитаемой среды.

В результате ограничения объема корней происходит остановка роста корневой системы, хотя отмирание корней отчасти компенсируется ростом придаточных корней. Образование плотной массы корней приводит к снижению абсорбирующей поверхности и гидравлической проводимости корней, а также гипоксии. Последняя приводит к снижению дыхания корней. Таким образом, при ограничении объема корнеобитаемой среды происходит изменение биомассы и метаболической активности корней. Эти изменения влияют на рост и физиологию побегов вследствие нарушения водного режима и недостаточного снабжения побегов минеральными веществами и ростовыми веществами, синтезируемыми в корнях. Торможение роста побегов означает снижение акцепторной активности, что является причиной снижения скорости фотосинтеза. Удаление плодов усугубляет влияние ограниченного роста корней на фотосинтез. Кроме того, снижение содержания хлорофилла и снижение устьичной проводимости также могут снижать фотосинтетическую активность.

Если применить закон лимитирующего фактора, то эффект ограничения роста корней является следствием лимитирования ресурса после того как корневая система заполняет все имеющееся пространство. Кислород, возможно, оказывается первым лимитированным ресурсом, а изменение дыхания корней - первой реакцией на воздействие.

Реакция растений на ограничение объема корнеобитаемой среды зависит от силы и продолжительности воздействия и этапа развития растения. В зависимости от этих факторов механизм влияния может быть различным.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования показали, что характер морфогенетических процессов у растений семейства Cucurbitaceae определяется индетерминантным типом роста побега и ранним началом флорального органогенеза, благодаря чему вегетативные и репродуктивные органы развиваются одновременно в онтогенезе с появлением первого настоящего листа. Кроме того, семейство Cucurbitaceae является уникальным в плане донорно-акцепторных отношений и распределения ассимилятов. В частности, существование общего мобильного пула ассимилятов обеспечивает относительно автономное развитие вегетативной и репродуктивной сфер растения. Это обеспечило возможность разработки периодизации онтогенеза на основе системы морфогенетических признаков формирования вегетативных орга-

нов. В онтогенезе выделяется четыре периода, характеризующихся определенным соотношением сформированных, активно растущих и примордиальных листьев. Предложенная периодизация онтогенеза применима для большинства видов семейства Cucurbitaceae и для некоторых видов семейств Solanaceae и Malvaceae.

Фитомер является не только единицей роста, но и органо-генной единицей, в которой отражается и закрепляется морфогенетическая стадия растения в онтогенезе и эволюционные изменения морфогенеза (Кренке, 1940; Ростовцева, 1984). Исследование роста последовательно появляющихся на побеге огурца листьев позволило выявить закономерности онтогенетической метамерной изменчивости и выделить три серии листьев, образующихся на побеге и отражающих ритмы и этапы онтогенетического развития, характерные для побега с индетерминантным типом роста.

Модели вегетативного морфогенеза, как правило, включают модели заложения зачатков фитомеров на апексе, роста фитомеров, кущения или ветвления (Кан, 1992). Существование корреляций между скоростью, продолжительностью роста листьев и величиной пластохрона позволило описать рост листа огурца во времени с использованием шкалы пластохронных индексов. Временная организация формирования ассимиляционного аппарата у растений огурца строго координирована и находится под контролем систем эндогенной регуляции. Рост листа, описанный по пластохронной шкале и формирование побега, формализованно выражено в виде шкалы морфофаз могут составлять основу имитационной модели вегетативного морфогенеза. Открытым остается вопрос временной организации ветвления. Известно, что у растений огурца боковой побег, в случае его развития, повторяет структуру главного побега (Ахундова и др., 1994). Однако, для включения в модель блока ветвления необходимы дополнительные уравнения согласования.

У растений семейства Cucurbitaceae органо-генные потенциалы значительно выше, чем наблюдаемый в норме конечный результат органобразования, в частности и репродуктивных органов. Это придает определенную значимость проблеме реализации указанных потенциалов. Рост надземных органов огурца ограничивается относительно слабым развитием корневой системы. Это является особенностью огурца как жизненной формы лианы. Рост корней огурца прекращается во время интенсивного роста плодов. Прекращение роста корней во время плодоношения на первых этапах связано с перераспределением компонент дыхания - возрастают затраты на дыхание в связи с

увеличением потребностей плодоносящего побега (в частности, на дыхание поглощения ионов). Это позволяет без изменения биомассы корней сохранять прирост биомассы подземных органов на высоком уровне, что является одной из особенностей стратегии развития лианы. Однако, период поддержания функционального баланса ограничен во времени и при отсутствии необходимого обновления происходит падение функциональной активности и старение корней, что приводит к замедлению и прекращению роста побегов.

В последнее десятилетие успехи селекции и введение новых методов выращивания значительно увеличили продуктивность растений огурца, но, по свидетельству голландских ученых (Zijlstra et al., 1994) продуктивность сортов, появляющихся на мировом рынке достигла определенного высокого уровня, повысить который пока не удается. Известно, что уровень реализации потенциалов определяется двумя основными факторами: эндогенными корреляциями и условиями внешней среды. По-видимому, фактором, ограничивающим дальнейшее повышение продуктивности огурца является существование корреляций, сложившихся в процессе экологической адаптации репродуктивного цикла, в частности, корреляции между массой корней и урожаем плодов. Ее существование отмечено в разных условиях, у многих сортов огурца, а также показано в опытах с прививками (Carlsson, 1963; Den Nijs, 1985; Zijlstra et al., 1994). В связи с этим изучение и усовершенствование корневой системы растений огурца является одним из важных путей повышения продуктивности. Однако, исследования особенностей динамики роста и функционирования корней огурца позволяют сделать вывод о неперспективности попыток управления в онтогенезе имеющимся потенциалом корневой системы, например, с целью увеличения ее аттрагирующей силы или продления периода накопления биомассы. Более перспективной представляется селекционная работа среди высокопродуктивных сортов, направленная на отбор сортов с более мощной и устойчивой корневой системой.

Несмотря на то, что в современных промышленных условиях выращивания огурцов и других культур создаются максимально благоприятные климатические условия для реализации репродуктивного потенциала, при использовании гидропонного метода выращивания на искусственных субстратах условия корнеобитаемой среды, приводя к снижению функциональной активности корней, могут быть ограничивающим фактором. Вопрос создания оптимальных условий корнеобитаемой среды актуален и при выращивании экспериментальных растений в

климатических камерах и фитотронах. Одним из наименее изученных факторов остается ограничение объема корнеобитаемой среды. При ограничении объема корнеобитаемой среды происходит остановка роста корней и изменяется их метаболическая активность. Эти изменения приводят к изменениям роста и развития побегов, однако, реакция растений зависит от силы, продолжительности воздействия и этапа развития на котором находится растение во время проявления эффекта ограничения. В зависимости от этих факторов механизм влияния может быть различным. В связи с этим необходимы системные исследования ограничения объема корнеобитаемой среды на рост и развитие растений с учетом действия и последствия фактора на разных этапах онтогенеза.

### ВЫВОДЫ

1. Показано существование временного согласования между заложением листьев на конусе нарастания и последующими фазами их роста. Рост листа огурца от момента образования листового примордия до окончания формирования листовой пластинки описан с использованием шкалы пластохронных индексов.

2. Установлено, что онтогенетическая метамерная изменчивость побега огурца выражается в образовании трех серий листьев, отражающих этапы онтогенетического развития, характерные для индетерминантного вида.

3. Предложена периодизация онтогенеза растения индетерминантного вида на основе морфогенетического состояния системы вегетативных органов.

4. Показано, что реализация органогенного потенциала растений огурца ограничивается относительно слабым развитием корневой системы. Прекращение роста корней во время плодотворения связано с увеличением субстратных затрат на поддержание корневого метаболизма, обеспечивающего потребности формирующихся надземных органов.

5. Предложена схема модели последовательности событий, происходящих в растении при ограничении объема корнеобитаемой среды. При влиянии ограничения корнеобитаемой среды кислород является первым лимитированным ресурсом, а снижение дыхания корней - первой реакцией на воздействие.

### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Харьковина Т.Г. Влияние объема корнеобитаемой среды на биомассу растения. Тез. докл. Республиканской конф. молодых ученых, специалистов и студентов "Актуальные проблемы биологии и рациональное природопользование". Петрозаводск, 1990. С.108-109.

2. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Харьковина Т.Г. Интегративные механизмы, обеспечивающие целостность растительного организма. Тез. докл. мол. конф. ботаников стран СНГ "Актуальные проблемы ботаники". Апатиты, 1993. С.89-90.

3. Харьковина Т.Г. Закономерности формирования ассимилирующей поверхности растений с индетерминантным типом роста побега. Тез. докл. конф. "Проблемы изучения, охраны и рационального использования природных ресурсов". Сыктывкар, 1995. С.64-65.

4. Марковская Е.Ф., Безденежных В.А., Харьковина Т.Г. Использование пластохронного индекса для описания роста представителей семейства Cucurbitaceae. Ботан. журн., 1995. Т.80, № 4. С.71-77.

5. Харьковина Т.Г. Соотношение между надземными и подземными органами в онтогенезе *Cucumis sativus* L. Контроль состояния и регуляция функций биосистем. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1995. С.30-35.

6. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Харьковина Т.Г. Участие дыхания корней в поддержании функциональных взаимосвязей в системе надземных и подземных органов у огурца. Тез. докл. Междунар. совещ. "Дыхание растений: физиологические и экологические аспекты". Сыктывкар, 1995. С.90-92.

7. Харьковина Т.Г., Дидериксен К.О. Влияние ограничения корнеобитаемой среды на развитие побегов. Докл. конф. "Управление процессами в экстремальных условиях". Санкт-Петербург, 1997. С.10-11.

8. Марковская Е.Ф., Сысоева М.И., Харьковина Т.Г. Влияние ограничения объема корнеобитаемой среды на развитие растительного организма (на примере *Cucumis sativus* L.). Тез. докл. Междунар. совещ. "Дыхание растений: физиологические и экологические аспекты". Петрозаводск, Карельский научный центр РАН, 1995. С.90-92.

9. Харьковина Т.Г., Марковская Е.Ф. Терминированным типом роста побегов у огурца. Тез. докл. Междунар. совещ. "Дыхание растений: физиологические и экологические аспекты". Сыктывкар, 1995. С.90-92.

10. Марковская Е.Ф., Харьковина Т.Г. Влияние листовой поверхности *Cucumis sativus* L. на развитие побегов. Докл. конф. "Управление процессами в экстремальных условиях". Санкт-Петербург, 1997. С.10-11.

11. Марковская Е.Ф., Харьковина Т.Г. Морфогенез побега *Cucumis sativus* L. Тез. докл. Междунар. совещ. "Дыхание растений: физиологические и экологические аспекты". Сыктывкар, 1995. С.90-92.

12. Харьковина Т.Г. Некоторые особенности терминального типа роста побегов у огурца. Тез. докл. Междунар. совещ. "Дыхание растений: физиологические и экологические аспекты". Сыктывкар, 1995. С.90-92.

13. Харьковина Т.Г., Марковская Е.Ф. Влияние ограничения объема корнеобитаемой среды на развитие растительного организма (на примере *Cucumis sativus* L.). Докл. конф. "Управление процессами в экстремальных условиях". Санкт-Петербург, 1997. С.10-11.

14. Khar'kina T.G., S.-O. Otto. Growth and physiology of cucumbers under limited root volume. Докл. Междунар. совещ. "Дыхание растений: физиологические и экологические аспекты". Сыктывкар, 1995. С.90-92.

148420K