

Габриелян Г. Г. и Шахгулян Г. Т.

К ВОПРОСУ О ВЛИЯНИИ ТЕМПЕРАТУРЫ НА РОСТ РАСТЕНИЙ

До недавнего прошлого рост растений рассматривался как явление, вытекающее из автономной^x способности клеток меристемы, а проявление его связывалось только с действием внешних факторов. В настоящее время данный вопрос рассматривается с точки зрения целостности организма. В этом аспекте, не исключая возможности прямого действия внешних факторов на меристематические клетки, вопросы эндогенного фактора ростовых процессов (как один из ответственных звеньев системы, обеспечивающей целостность организма) выдвинуты на первый план.

При рассмотрении вопросов, связанных с механизмом действия внешних сигналов на морфогенез растений, можно допустить два возможных варианта – либо через возникновение (*de novo*) регуляторного взаимоотношения между структурными элементами организма, либо через внесение коррективы в ранее существующие системы: (эндогенной) регуляции. Некоторые изменения в ранее существующих регуляторных взаимоотношениях, связанные с действием внешних факторов, по всей вероятности, имеют место в процессе образования метамерных органов растений. Вместе с тем не исключается

^x Некоторые авторы в качестве синонимов этого термина употребляют "биологическая индивидуальность", "обособленность", "суммативность" и т. д.

возможность возникновения нового регуляторного взаимоотношения, в частности при переходе растений от вегетативного роста к генеративному состоянию (1).

Обычно корреляция в системе эндогенной регуляции полярного роста усложняется тем, что в растительный организм одновременно поступает несколько внешних сигналов, а ответная реакция различных частей растения по отношению к каждому из сигналов неоднотипна (2).

С другой стороны в растительном организме существует не вполне усовершенствованная координация в ответной реакции отдельных частей растений (в частности корней и побегов) на внешние сигналы, которая становится более отчетливой в течение онтогенеза, являясь основной причиной обострения корневой недостаточности, приводящей к старению растений (3).

Действие внешних сигналов на растение в основном осуществляется через соответствующие рецепторы, многие из которых, по всей вероятности, еще неизвестны. При влиянии же некоторых из внешних сигналов, в частности температурного фактора, наблюдается многостороннее их действие на растение, приводящее к изменению кинетики метаболической реакции. Между тем, регуляторная система растительного организма, реагируя на такие сложные изменения, вносит соответствующие коррективы в морфо-физиологические показатели, обеспечивая интеграцию (возможно не вполне совершенную) обменных процессов на различном структурном уровне. При этом "индивидуальность" структурных элементов растений на изменение температурного фактора проявляется лишь в начальный период их воздействия (2).

Усложнения этого процесса должны быть связаны с тем, что отдельные части растений проявляют различную чувствительность по отношению к температурному фактору (4), а их температурные оптимумы для роста не совпадают. Поэтому при нарушении целостности отдельных частей растений происходит значительный сдвиг (5) в оптимальной температуре. Это обстоятельство является ярким проявлением системности в ответной реакции интактных органов в отношении температурного фактора.

Системную природу этого явления некоторые авторы обнаружили сравнительным анализом суточного роста при дей-

ствии контролируемой температуры либо на целое растение, либо непосредственно на его полярно расположенные части (6). При этом в определенных температурных диапазонах ($2-8^{\circ}\text{C}$ для корней клена) выявлены противоположные эффекты влияния температуры на ростовые процессы: в одном случае положительное, в другом — отрицательное.

Системная природа ответной реакции отдельных частей интактных растений в отношении температурного фактора в настоящее время не вызывает сомнений. Конечно, при рассмотрении этого вопроса у растений с различной степенью организованности можно ожидать неоднотипные проявления системности в ростовых процессах.

Проведенные нами опыты показали, что в условиях различной степени интеративности (нарушение целостности организма) растений можно уловить не только системную природу ответной реакции, но и степень участия отдельных частей его в сложном процессе регуляции ростовых процессов.

Данный вопрос изучен нами в системе связей следующих трех частей — корня, побега и эндосперма. При этом линейный рост полярных органов кукурузы (ВИР — 42) в различных условиях температуры изучен в шести различных комбинациях связей вышеуказанных частей (рис. 1). Первая группа — это растения с неповрежденными проростками (контрольные); у растений второй группы удален только побег, в третьей — только корневая система. В четвертую группу входили изолированные корни, а в пятую — изолированные побеги. У проростков шестой группы удалялся эндосперм, не нарушая при этом связь между их полярными частями. Удаление частей проведено у четырехдневных проростков кукурузы, в пределах мезокотилия. Учитывая, что ростовые процессы у кукурузы осуществляются в сравнительно узком диапазоне температур: во всех нами изученных вариантах скорость роста ниже 10° становится почти незаметной, а выше 25° она значительно падает, исследования проведены в условиях $10, 15, 20$ и 25° .

Результаты опытов показали, что корневая система и побег проявляют различную чувствительность к температуре. Вместе с тем при нарушении целостности проростков реакция корней и надземных частей кукурузы в отношении указанного фактора значительно изменяется. При этом система,

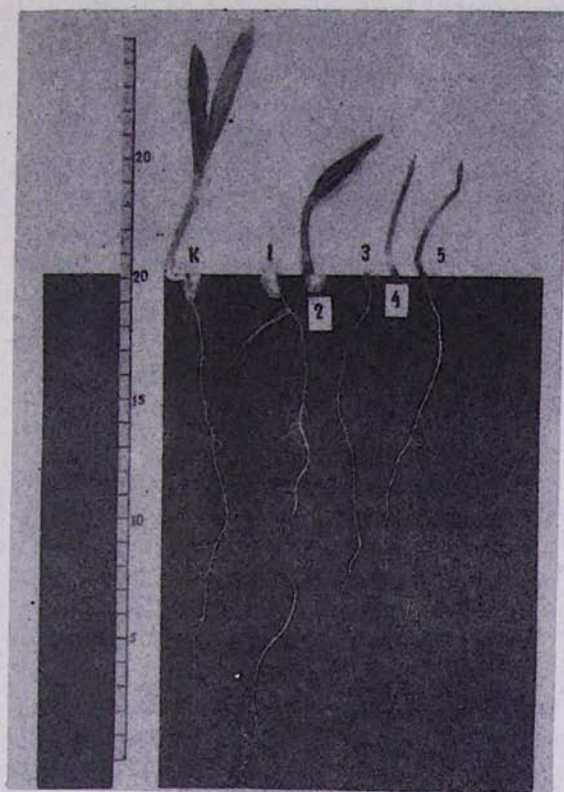


Рис. 1. Варианты опыта при изучении линейного роста корней и побегов кукурузы в условиях различной температуры. К - неповрежденные проростки; 1 - удален только побег, 2 - удалена корневая система, 3 - изолированы корни, 4 - изолированный побег, 5 - удален только эндосперм.

состоящая из различных частей проростков, приобретает неравноценное физиологическое значение. Корневая система кукурузы проявляет сравнительно повышенную чувствительность к температуре, что сохраняется на довольно высоком уровне при нарушении связи ее с надземными частями (рис. 2, 1 и II). Иная картина наблюдается при удалении только эндосперма: в этом варианте темп роста корней заметно увеличивается

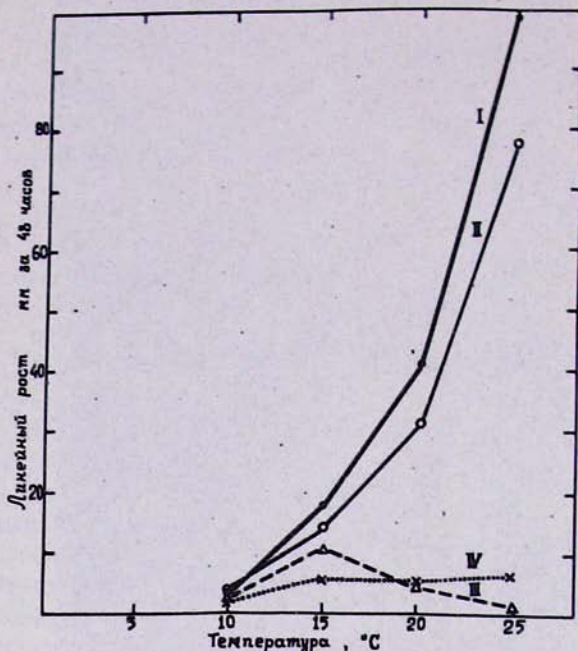


Рис. 2. Влияние температуры на рост корней кукурузы при нарушении их связи с различными частями проростков. I — контрольные проростки, II — при удалении побегов, III — при удалении эндосперма, IV — при удалении побега и эндосперма.

в пределах довольно узкого диапазона температур (10–15°). При высокой же температуре скорость роста корней значительно сокращается (рис. 2, III). Интересно, что при одновременном удалении эндосперма и побега чувствительность корней в отношении температуры становится почти незаметной (рис. 2, IV).

Таким образом, в начальный период онтогенеза кукурузы реакция корней в отношении температурного фактора определяется, в основном, системой структур эндосперм ↔ корень

Надземные части кукурузы менее чувствительны к температурному фактору. Причем, для указанных частей растений системная природа этого явления выражается на значи-

тельно низком уровне целостности, т.е. "индивидуальность" данного органа проявляется в большей степени, чем в случае корней. Казалось бы, связь побега с эндоспермом в начальный период онтогенеза кукурузы должна являться необходимым внутренним условием для поддержания высокого темпа роста и повышенной его чувствительности к изменениям условий температуры. Однако, в отличие от корней, достаточно высокий темп роста надземных частей кукурузы обеспечивается в случае, если связь их с корневой системой не нарушена (рис. 3, III). Видимо, в этом случае уровень падения темпа

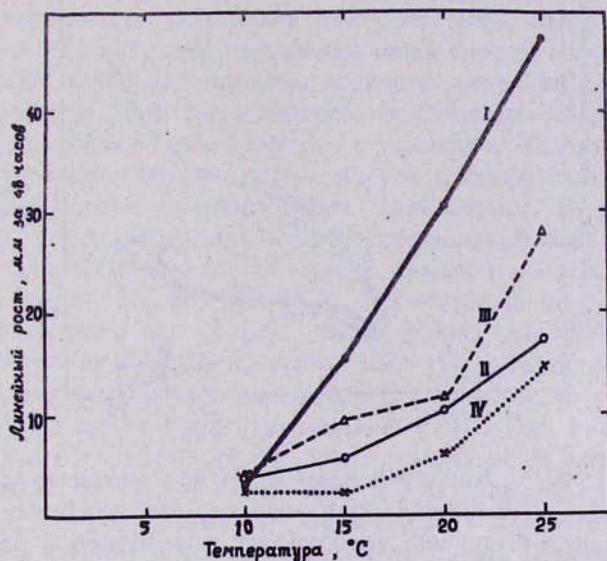


Рис. 3. Влияние температуры на рост побегов кукурузы при нарушении их связи с различными частями проростков. I — контрольные проростки, II — при удалении корней, III — при удалении эндосперма, IV — при удалении корней и эндосперма.

роста в результате удаления корней (рис. 3, II) не может полностью компенсироваться деятельностью эндосперма.

Таким образом, система, обеспечивающая высокий темп роста побегов и его повышенную чувствительность в отно-

шении температурного фактора, в основном, проявляется во взаимосвязи двух морфологических элементов побег ↔ корень. При нарушении целостности проростков кукурузы меняется аллометрический коэффициент (рост корней/рост побегов) их полярных частей. При этом наиболее высокое значение этого отношения обнаруживается в вариантах, где связь между полярными частями и эндоспермом не нарушена (рис. 4, II)

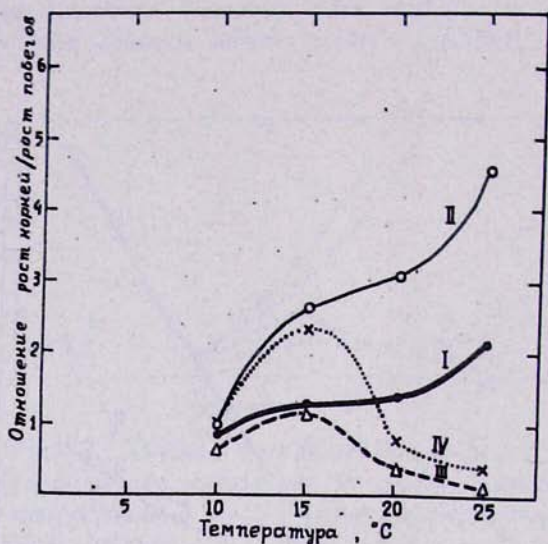


Рис. 4. Характер изменения аллометрического отношения $\frac{\text{рост корней}}{\text{рост побегов}}$, связанного с температурой и нарушением целостности проростков в различных вариантах. I — у контрольных проростков, II — при удалении полярных частей (не нарушая при этом их связи с эндоспермом) III — при удалении эндосперма, IV — при нарушении связи между полярными частями и эндоспермом.

Контрольные же проростки (рис. 4, I) занимают промежуточное положение, и скорость роста побегов в этом случае значительно выше, чем у предыдущего варианта (рис. 4, II). Однако в двух вышеуказанных вариантах опыта (в которых не удален эндосперм) изменения аллометрического коэффициента, в зависимости от условий температуры, осуществля-

ются в одинаковых направлениях. При удалении же эндосперма изменение аллометрического коэффициента в связи с повышением температуры представляется выпуклой кривой с минимальным проявлением его в условиях 10 и 25° (рис. 4).

Системный характер ответной реакции корней на изменения температурного фактора в данном случае проявляется в большей степени, чем в случае побегов.

Отсюда следует, что удалением различных частей проростков можно выявить системную природу ответной реакции растений на изменения температурного фактора. И несмотря на то, что вышеприведенные выводы вытекают из статистически обработанного материала (на достаточно высоком доверительном уровне), при нарушении целостности организма вряд ли можно правильно оценить истинное значение отдельных его частей и характер коррекции параметров полярных органов в различных температурных условиях. Учитывая это, нами проведена вторая серия опытов с поврежденными проростками яровой пшеницы (сорт Эринашеум). В этом случае семена, после набухания в дистиллированной воде, с первого же дня прорастания высеяны в четырех разных условиях температуры (15, 20, 25, 30°). Несмотря на то, что семена вначале обычно прорастают несинхронно, длительность опыта в условиях каждой из выбранных температур определялась (эмпирическим путем) таким образом, чтобы во всех случаях средняя длина корней достигала 40 мм. При такой постановке опыта в условиях 15° опыт завершен за шесть дней, в условиях же 20° — за четыре, а в остальных двух случаях (25 и 30°) — за три дня. После завершения опытов определялись величины полярных частей пшеницы, которые затем группировались по классовым интервалам (табл. 1).

Различная чувствительность корневой системы и надземных частей растений к температурному фактору, казалось бы, должна проявляться в неодинаковых соотношениях размеров полярных частей растения. Однако во всех нами выбранных классовых интервалах размеров побегов достоверных отклонений в величине корней, связанных с изменениями температуры, нами не получено (табл. 1, цифры по вертикали). Вместе с тем во всех нами взятых условиях температуры темп увеличения побегов положительно сказывается на росте корней (цифры по горизонтали). Это свидетельствует о том, что

Таблица 1

Средняя длина корней этиолированных проростков пшеницы в различных температурных условиях и классовых интервалах размеров побега

Температура	Длина побегов, мм			
	35±4	45±4	55±4	65±4
15°	31,6±2,16	39,1±1,16	47,2±0,76	52,8±1,87
20°	34,3±1,25	38,0±1,60	43,1±1,16	53,1±2,00
25°	33,0±1,50	39,0±1,91	42,6±0,84	53,0±3,53
30°	32,7±1,14	37,1±2,06	44,5±1,44	44,1±2,31

размеры корней в целостной системе растения пшеницы в конечном итоге определяются особенностями взаимоотношений полярных его частей. Причем, морфогенез корней в разных температурных условиях, видимо, корректируется таким образом, чтобы в каждом классовом интервале побегов обеспечить определенный сдвиг их аллометрического коэффициента (табл. 2).

Таблица 2

Изменение аллометрического коэффициента корень/побег в зависимости от размеров надземных частей пшеницы

Классовый интервал размеров побега, мм	35±4	45±4	55±4	65±4
Аллометрический коэффициент <u>корень</u> побег	0,94±0,08	0,85±0,05	0,80±0,05	0,76±0,04

Как видим, влияние температурного фактора на длину побегов по классовым интервалам размеров корней достаточно наглядно (табл. 3, цифры по горизонтали). Во всех нами

взятых классовых интервалах размеров корней наибольшее значение длины побегов можно обнаружить в условиях 25° , тогда как влияние корней на величину побегов в указанных условиях почти не проявляется. При более низкой и высокой температуре разница в размерах побегов по классовым интервалам корней становится значительно наглядней. Сглаживание разницы линейных размеров побегов в условиях 25° можно считать как бы выражением в наибольшей степени самостоятельности данного органа.

Таблица 3

Длина побегов этиолированных проростков
пшеницы в различных температурных условиях и классовых интервалах размеров корней

Температура	Средняя длина корней, мм			
	25 $\pm$ 4	35 $\pm$ 4	45 $\pm$ 4	55 $\pm$ 4
15 $^{\circ}$	44,2 $\pm$ 0,96	47,0 $\pm$ 1,02	51,0 $\pm$ 0,73	56,1 $\pm$ 1,00
20 $^{\circ}$	40,0 $\pm$ 1,00	45,9 $\pm$ 0,93	46,5 $\pm$ 1,08	48,6 $\pm$ 1,79
25 $^{\circ}$	50,3 $\pm$ 1,21	51,1 $\pm$ 0,63	53,5 $\pm$ 0,62	53,1 $\pm$ 0,79
30 $^{\circ}$	42,7 $\pm$ 1,31	46,6 $\pm$ 1,85	50,1 $\pm$ 1,11	53,2 $\pm$ 1,26

Особенности поведения целого растения при 25° , по-видимому, являются выражением влияния благоприятных внешних условий.

Несмотря на то, что надземные части растений менее чувствительны в отношении температурного фактора, морфогенез их претерпевает значительные колебания. В зависимости от температуры общая тенденция изменений линейного размера побегов сохраняется во всех нами взятых параметрах корней.

Таким образом, при изменении температурного фактора морфогенетические проявления системности побегов и корней не являются однозначными. Можно полагать, что такая разница возникает в результате неодинаковой чувствительности полярных частей растений в отношении температурного фактора и различий в корректирующем взаимоотношении систем побег $\longleftrightarrow$ корень (рис. 5), что связано с их формированием в филогенезе растений.

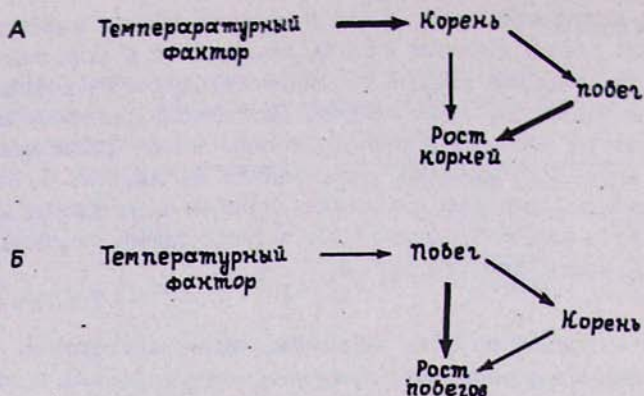


Рис. 5. Схематическое изображение особенностей роста регулирующих взаимоотношений полярных частей растений, связанных с температурным фактором. А — особенности взаимоотношения для морфогенеза корней и Б — для побегов. Жирные стрелки показывают повышенную чувствительность в отношении температурного фактора и корректирующее влияние органов на более высоком уровне.

ЛИТЕРАТУРА

1. Чайлахян М. Х. Факторы генеративного развития растений. Тимирязевские чтения XXV, Изд-во "Наука", 1964.
2. Радченко С. И. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. IV, вып. 4, 1940.
3. Казарян В. О. Старение высших растений. М., изд-во "Наука", 1969.
4. Bunning E. *Flora*, 29, 1935.
5. Went F. W. *Am. J. Botany*, 46, 1959.
6. Richardson S. D. *Studies of root growth in Acer. saccharinum L. IV. Proc. Koninkl. Wed. Akad. Wethenschap.*, 59, 1956.