

О ФУНКЦИОНАЛЬНОМ СОСТОЯНИИ РАСТЕНИЙ
ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЗАТОП-
ЛЕНИЯ КОРНЕЙ

Исследованию роста, вопросам метаболизма, водообмена и продуктивности растений при затоплении их корневых систем посвящено много работ [1-7].

Более подробно исследовано влияние почвенной гипоксии, возникающей при избыточном увлажнении, обильных дождях и орошении, когда затрудняется диффузия газов и доступность кислорода [8-10], содержание которого уже в течение нескольких часов после затопления становится минимальным и исчезает с одновременным увеличением содержания углекислоты.

Затопление, даже краткосрочное, не проходит бесследно для развития растений; в таких почвах меньше подвижных форм фосфатов [11], резко подавляется способность растений к усвоению азота [12], усиливается токсическое действие продуктов разложения растительных остатков [13], ухудшение аэрации сопровождается усилением активности анаэробной микрофлоры [12].

В зависимости от видов растений, способа их выращивания и продолжительности затопления корневых систем, угнетающее действие недостаточности кислорода проявляется по-разному.

Менее устойчивы к недостатку кислорода фруктовые деревья и хвойные, хотя некоторые виды последних выдерживают длительное затопление [4]. Высокую чувствительность к недостатку кислорода проявляют табак, томаты, ряд злаковых, салат.

Приспособленные к увлажненным местообитаниям гигрофиты и болотные растения, наиболее устойчивые к недостатку кислорода [14-16], вырабатывают приспособления морфологического характера, связанные с развитием аэренхимных тканей и газовых полостей, образованием новых стебельных или придаточных корней, которые позволяют растениям в отдельных случаях переносить продолжительный период затопления. Аналогичные морфологические изменения наблюдаются при уменьшении аэрации питательного раствора и недостатке кислорода в корневой зоне; происходит ослабление роста корней в длину и усиление разви-

тия боковых корней [5]. Способности и скорость образования этих корней у растений различны: у табака эта зависимость выражена слабо [17], у сахарного тростника придаточные корни образуются настолько быстро, что растение почти не страдает при затоплении, у томатов, после 12-14-дневного затопления происходит отмирание главных корней, но образуется мощная корневая система из придаточных корней и растение продолжает нормально развиваться [5].

Исследования физиолого-биохимических особенностей растений при недостатке кислорода [5-7] достаточно полно осветили вопросы метаболизма, энергетики, водообмена, адаптации и устойчивости растений к условиям кислородной недостаточности в зоне корней и общего анаэробизма, преимущественно у почвенных растений.

Вместе с тем, мало изучена взаимосвязь надземных органов и работы корня при волной культуре, аэропонике и других способах беспочвенной культуры.

Очевидно, что интенсивное развитие гидропоники, применение различных способов подачи питательных растворов и аэрирования в зоне корней, ставит в ряд актуальных подобные исследования.

Задачей наших исследований явилось сравнительное изучение физиологических функций, роста и развития надземных органов и корней гидропонических растений при различной продолжительности подачи питательного раствора в зону корней.

Материал и методика. Объектами исследования служили молодые растения табака сорта "Самсун-935" и паслена дольчатого. Исходные данные по изучаемым параметрам определялись в возрасте 60 дней с момента всходов. Затем гидропонические растения, выращиваемые в 5-литровых вегетационных сосудах (наполнитель: гравий + вулканический шлак, соотношение 1 : 3), были разделены на две группы, по 16 растений в каждой группе.

Растения первой группы получали в течение 10 мин. дважды в 10 и 14 ч одинарный питательный раствор [18], корневая система растений второй группы полностью затоплялась таким же питательным раствором на 15 или 30 дней.

Уровень питательного раствора в специальном сосуде [19], понижающийся в результате транспирации листьев, поддерживался добавлением раствора, предварительно барботированного азотом.

Растения выращивались в камере искусственного климата при температуре воздуха $28 \pm 1^\circ\text{C}$ днем и $18 \pm 1^\circ\text{C}$ — ночью, относительной влажности воздуха 40–50%, облученности 45 Вт/м^2 . Продолжительность фотопериода — 16 ч/сутки.

Интенсивность фотосинтеза и темнового дыхания листьев определялись инфракрасными газоанализаторами ГИП-9 [20] и ГИП-10 [21], с применением камер-прищепок и ассимиляционных камер с регулируемым температурным режимом [22].

По мере роста растений и истечения различных сроков затопления проводились биометрические наблюдения, определения интенсивности транспирации листьев [23], содержания фотосинтезирующих пигментов [24].

Определения роста корней по мере увеличения их объема проводили по методике [25], позволившей для различных по размерам корней применять разные по объему измерительные сосуды (от 50 до 2000 мл).

Результаты исследований. Опытами установлено, что по мере роста и развития растений, наблюдаемый нормальный ход физиологических функций у контрольных растений, выращиваемых при нормальном снабжении корней водой и при достаточной аэрации [26], резко нарушается при затоплении корней. В первые 15 дней затопления отмечаемое уменьшение площади и числа листьев (наблюдалось их частичное пожелтение, увядание и опадение), резкое уменьшение активности фотосинтетического аппарата очевидно сказывается на общем уровне обмена веществ. Опыты показали (табл. I), что интенсивность фотосинтеза и дыхания листьев при затоплении коррелятивно связаны с ростом корней; подавление их роста сопровождалось не только снижением фотосинтеза, но и уменьшением содержания хлорофилла. В аналогичных условиях установлено и уменьшение размера хлоропластов [27]. Более резкое, почти в четыре раза, снижение содержания хлорофилла отмечено у подсолнечника [28] на 14-й день затопления.

Наблюдаемые в наших опытах колебания в содержании хлорофилла в листьях, увеличения каротиноидов в первые 15 дней затопления и их уменьшение затем, видимо, связано с уменьшением поступления цитокининов и аминокислот из корней и листьев [29] и наблюдаемым хлорозом.

Резкое подавление фотосинтеза листьев паслена на 15 день затопления сопровождалось постепенным увяданием листьев и понижением интенсивности транспирации. Видимо нарушается здесь не только транспорт воды [30], но подавление фотосинтеза в свою очередь, снижая транспорт ассимилятов из листьев в корни [12], влияет на поглотительную и синтезирующие функции корней [31].

В опытах на кукурузе показано [5], что слабое передвижение ассимилятов из листьев в корни при 7-10-дневном затоплении корней полностью прекращается при более длительном затоплении.

При высоком увлажнении в зоне корней ухудшаются рост, снижается КДЛ ФАР и понижается продуктивность растений [32].

Интенсивность дыхания листьев контрольных растений паслена, находящихся в нормальных условиях увлажнения, в течение опыта возрастала. При затоплении наблюдалось понижение дыхания листьев, минимальное значение которого (1,1 мг CO_2) отмечено на 15-й день подтопления корней. Однако затем, несмотря на усиление анаэробноз корней, отмечается увеличение интенсивности дыхания листьев.

Увеличение времени затопления корней в опытах до 30 дней, сопровождавшееся нарастанием гипоксии, выявило интересные изменения; постепенное увеличение интенсивности фотосинтеза и количества фотосинтезирующих пигментов (хлорофилл "а" и "б"), увеличение интенсивности транспирации листьев и их фотосинтезирующей поверхности и, наконец, рост придаточных корней.

Последнее в условиях анаэробноз представляет особый интерес не только в оценке устойчивости и адаптации растений к стресс-факторам, но и познании регуляторных механизмов.

Известно, что при умеренной гипоксии, когда содержание кислорода в корнях не достигает еще минимальных величин, метаболическая активность корней не изменяется [10], существенных изменений не претерпевают и органеллы в клетках корней [33]. Однако углубление анаэробноз сопровождается затем существенными морфологическими и анатомическими изменениями корней и нижней части стебля. При 7-9-дневном затоплении основания стебля у кукурузы разрастается, увеличивается размер про-

физиологические и биометрические показатели
паслена дольчатого при затоплении корней
питательным раствором на 15 и 30 дней

Таблица I

Показатели	Контрольные растения (полача раствора 2 раз/день)			Затопление корней раствором на	
	Исходные данные (контроль), воз- раст 60 дней	через 15 дней	через 30 дней	15 дней	30 дней
Фотосинтез, $\text{мгCO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$	$6,8 \pm 0,2$	$8,1 \pm 0,1$	$12,6 \pm 0,7$	$2,7 \pm 0,1$	$9,1 \pm 0,5$
Дыхание, $\text{мгCO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$	$1,3 \pm 0,1$	$1,8 \pm 0,2$	$3,5 \pm 0,2$	$1,1 \pm 0,1$	$3,8 \pm 0,3$
Хлорофилл ("а" + "б"), $\text{мг}/100\text{г}$ свежего вещества	$339,0 \pm 2,0$	$346,0 \pm 2,0$	$345,0 \pm 2,0$	$282,0 \pm 5,0$	$300,0 \pm 3,0$
Каротиноиды, $\text{мг}/100\text{г}$ све- жего вещества	$87,0 \pm 2,0$	$81,0 \pm 3,0$	$81,0 \pm 2,0$	$120,0 \pm 5,0$	$60,0 \pm 3,0$
Транспирация, $\text{г м}^2/\text{ч}$	$85,3 \pm 3,8$	$126,8 \pm 4,1$	$192,7 \pm 5,5$	$67,0 \pm 3,7$	$142,5 \pm 5,3$
Объем корней, мл	$1,8 \pm 0,1$	$4,8 \pm 1,0$	$11,0 \pm 0,3$	$2,4 \pm 0,1$	$16,6 \pm 0,4$
Число листьев, шт	$12,0 \pm 1,0$	$14,0 \pm 1,0$	$19,0 \pm 2,0$	$8,0 \pm 1,0$	$16,0 \pm 2,0$
Площадь листьев, см^2	$260,2 \pm 12,0$	$613,6 \pm 15,0$	$975,6 \pm 32,0$	$212,6 \pm 16,0$	$740,0 \pm 11,0$
Высота стебля, см	$11,0 \pm 0,1$	$12,0 \pm 0,1$	$16,0 \pm 0,2$	$11,0 \pm 0,1$	$12,0 \pm 0,1$
Сырой вес листьев, г	$6,4 \pm 0,1$	$16,1 \pm 1,2$	$35,0 \pm 3,1$	$5,2 \pm 1,1$	$24,4 \pm 1,2$
- " - стебля, г	$1,5 \pm 0,2$	$3,05 \pm 0,1$	$5,7 \pm 0,4$	$1,9 \pm 0,1$	$3,4 \pm 0,3$
- " - корня, г	$0,8 \pm 0,1$	$3,8 \pm 0,4$	$8,0 \pm 0,1$	$2,4 \pm 0,7$	$6,5 \pm 0,5$
Сухой вес листьев, г	$0,5 \pm 0,1$	$1,4 \pm 0,1$	$3,3 \pm 0,2$	$0,6 \pm 0,1$	$2,5 \pm 0,1$
- " - стебля, г	$0,1 \pm 0,01$	$0,2 \pm 0,02$	$0,4 \pm 0,01$	$0,2 \pm 0,03$	$0,3 \pm 0,01$
- " - корня, г	$0,1 \pm 0,01$	$0,3 \pm 0,03$	$0,8 \pm 0,01$	$0,2 \pm 0,01$	$0,5 \pm 0,01$
Общий сухой вес, г	$0,7 \pm 0,1$	$1,8 \pm 0,1$	$4,5 \pm 0,2$	$1,1 \pm 0,1$	$3,3 \pm 0,1$

волящей ткани и окружающей ее основной паренхимы. У главных и придаточных корней [33] возникают воздушные полости, в проводящих пучках увеличивается число и размер элементов ксилемы. Разрастание нижней части стебля происходит не только за счет высокой оводненности тканей, но и за счет прироста сухого вещества и белка [34,5], усиления притока к ним гормонов роста [35] .

Наблюдаемое в опытах понижение интенсивности транспирации листьев, видимо, связано с подавлением роста корней, их повреждениями при анаэробии [36] и уменьшением поглощающей поверхности, а также значительным увеличением при анаэробии корней абсцизовой кислоты, которая подавляет транспирацию листьев [37, 28] .

Таблица 2

Некоторые физиологические функции и биометрические показатели табака сорта "Самсун-935" при затоплении корней питательным раствором на 15 дней

Показатели	Контрольные расте- ния (подача раствора 2 раз/день)	Затопление на 15 дней	
	Исходные дан- ные, возраст 60 дней	через 15 дней	
Фотосинтез, $\text{мгCO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$	$12,8 \pm 0,6$	$14,6 \pm 0,1$	$1,8 \pm 0,1$
Дыхание, $\text{мгCO}_2/\text{дм}^2\text{ч}$	$3,6 \pm 0,3$	$4,7 \pm 0,2$	$1,6 \pm 0,3$
Хлорофилл (а+б), $\text{мг}/100\text{г}$ свежего вещества	$192,0 \pm 6,0$	$292,0 \pm 0,3$	$97,0 \pm 5,0$
Каротиноиды, $\text{мг}/100\text{г}$ свежего вещества	$66,0 \pm 2,0$	$63,0 \pm 3,0$	$86,0 \pm 1,0$
Транспирация, $\text{г м}^2/\text{ч}$	$96,0 \pm 7,0$	$121,0 \pm 4,0$	$28,0 \pm 3,0$
Объем корней, мл	$7,8 \pm 0,1$	$14,3 \pm 7,0$	$4,6 \pm 0,3$
Число листьев, шт.	$19,0 \pm 1,0$	$28,0 \pm 2,0$	$14,0 \pm 1,0$
Площадь листьев, см^2	$148,2 \pm 3,2$	$1952,2 \pm 6,1$	$526,0 \pm 12,0$
Высота стебля, см	$24,0 \pm 1,0$	$34,0 \pm 1,0$	$27,0 \pm 1,0$

В серии опытов на растениях табака (табл.2), корни которых находились в условиях нарастания гипоксии, на 15-й день отмечены, как у паслена, резкое подавление интенсивности фотосинтеза и транспирации листьев, уменьшение в них содержания фотосинтезирующих пигментов и увеличение паротинчидов.

Растения опытного варианта остановились в росте, отмечалось вначале увядание листьев, их пожелтение и опадение. На 15-й день отмечено полное увядание всех растений и опыт был остановлен; подача свежего питательного раствора или его аэрирование не изменили состояния растений.

Видимо причины остановки роста корней растений табака в условиях анаэробоза надо искать не только в особенностях этого растения [17], но и в нарушении процесса роста и деления клеток [34], частичной и затем полной остановке передвижения ауксинов [36]. При затоплении корней нарушается также и отток гиббереллин из корня в стебель и побеги [39], что сопровождается в опытах остановкой роста надземных органов, а индуцированное затоплением усиленное накопление абсцизовой кислоты в листьях [37] объясняет резкое подавление интенсивности транспирации.

Почти одинаковая интенсивность фотосинтеза и дыхания листьев табака при затоплении свидетельствует о влиянии кислородного режима на фотосинтез листьев, подавление которого в свою очередь угнетает не только рост, но и поглотительную и синтезирующую функции корней [31].

Следовательно, можно отметить, что растения табака значительно чувствительны к недостатку кислорода и не обладают способностью к активному образованию придаточных корней при анаэробозе, как это наблюдалось у паслена дольчатого.

Проведенный эксперимент позволяет сделать следующие основные выводы:

1. Нормальный ход физиологических и ростовых процессов гидропонических растений паслена и табака резко нарушается при затоплении корней питательным раствором.

2. Из физиологических функций листьев наиболее чувствительными к корневому анаэробозу являются фотосинтез, затем транспирация листьев.

3. Угнетающее действие корневого анаэробоза зависит от

продолжительности затопления, однако, в отличие от табака, растения паслена дольчатого способны развивать в условиях нарастающей гипоксии придаточные корни и продолжать функционировать в условиях корневого анаэробноза.

4. В зависимости от вида растений установлены различные количественные показатели интенсивности физиологических функций и ростовых процессов, вместе с тем установлена общность качественных ответных реакций физиологических функций, а именно - их угнетение в ответ на анаэробноз в зоне корней.

Ս.Ա. Կարապետյան, Ա.Ա. Ղևոնդյան, Ս.Ա. Ահարոնյան

Բույսերի Ֆունկցիոնալ վիճակը արմատների տարբեր տեղումնային ողողման պայմաններում

Խառնուրդի են հիդրոլոգիական ֆունկցիաների՝ Ֆոտոսինթեզի, տոտալփրագիայի, շնչառության, Ֆոտոսինթետիկ պիզմենտների համեմատական ուսումնասիրությանը բույսեր ծխախոտի և պղպուղ մորմի հիդրոպոնիկ բույսերի արմատների նորմալ ջրամատակարարման և 15 ու 30 օր տեղումնային ողողման պայմաններում:

Տեղեկերի հիդրոլոգիական ֆունկցիաներից արմատների օդազրկման հանդեպ առավել զգայուն է Ֆոտոսինթեզը, ապա տրանսպիրացիան:

Ծխախոտի բույսերը ավելի զգայուն են թթվածնի անբավարարության նկատմամբ. վնասվում են խորն ու անդառնալի սասակացող թթվածնային սովից, քան պղպուղ մորմի բույսերը, որոնք 15 օրից ավել տեղ ողողման պայմաններում ունակ են առաջացնելու հավելյալ արմատներ և վերականգնելու մեջված ֆունկցիաների ինտենսիվությունը և աճման պրոցեսները:

ABOUT FUNCTIONAL STATE OF PLANTS UNDER DIFFERENT DURATION
OF ROOT SUBMERGENCE

Comparative studies were made on physiological functions of photosynthesis, respiration, leaves transpiration, content of photosynthesizing pigments under normal water supply regime of hydroponic plants of tobacco and nightshade in case of roots submergence during 15 and 30 days.

From all the physiological functions photosynthesis and leaves transpiration have shown the strongest sensitiveness towards anaerobiosis of roots. Tobacco plants are more sensitive to oxygen deficiency and increase of oxygen deficiency harm than nightshade. Nightshade after 15 days submergence formed roots and reveal the intensity of functions and growth processes.

Л и т е р а т у р а

1. Kramer P.J., Jackson W.T. Causes of injury of floated tobacco plants. - Plant Physiol., 1954, 29, 241.

2. Карпичев Р.В. Устойчивость яровой пшеницы к переувлажнению. - Физиол. растений, 5, 1958, с.5.

3. Сказкин Ф.Д. О причинах снижения продуктивности яровых хлебных злаков при недостаточном и избыточном увлажнении почвы в различные периоды их развития. - В кн.: Волный режим растений и их продуктивность. М.: Наука, 1968, с.135-144.

4. Веретенников В.В. Об устойчивости растений к избыточному увлажнению почвы. - журн. "Общая биология", 34, № 6, 1973, с.818-828.

5. Гринева Г.М. Регуляция метаболизма у растений при недостатке кислорода. Наука, 1975, 277 с.

6. Чиркова Т.В. Физиология устойчивости растений к недостатку кислорода. - Проблемы устойчивости сал. раст. в Сибири, Новосибирск, 1982, с.26-30.

7. Вартапетян Б.Б. Кислород и структурно-функциональная организация растительной клетки. Наука, 1986, 88 с.
8. Базырина Е.Н. К методике водных культур. Роль аэрации в жизнедеятельности корня. -Труды Ленингр. об-ва естествоисп. 70, 1950, с.3.
9. Barry M.A. Physical factors of the soil as they affect soil microorganisms. In: soil-borne plant pathogens.
10. Greenwood D.S. Effect of oxygen distribution in the soil on plant growth. In: root growth, 1969, p.27.
11. Гречин И.П. Влияние аэробных и анаэробных условий на изменение свойств дерново-подзолистой почвы. -Известия ТСХА, 6 (43), 1961, с.86.
12. Иванова Н.А. Влияние переувлажнения на микрофлору подзолисто-глеевых почв и использование ячменем азота и фосфора. -Автореф. канд. дис., Л, 1972.
13. Алиев А. Микробиологическое разложение корневых остатков люцерны и почвенного органического вещества в затопленной почве. -Автореф. канд. дис. Алма-Ата, 1971.
14. Потапов Н.Г., Саламатова Т.С. Влияние условий аэрации на окислительные свойства клеток и клеточных фракций зон роста корней липина. -Вестн. Московск. ун-та, серия 6, № II, 1965, с.33.
15. Чиркова Т.В., Солдатников С.В. Пути передвижения кислорода из листьев в корни, находящиеся в анаэробных условиях. -Физиол. раст., вып.2, 12, 1965, с.216-225.
16. Crawford K.M.M. Metabolic adaptation to anoxia. - In: Plant life in anaerobic environment /Ed.D.D.Hook, K.M.M. Crawford. Am. J. bot. (Mich), 1960, p.119-136.
17. Van Woudt B.D., Bagan A. Drainage of agricultural lands. -Agric. J., 7, 514, 1957.
18. Давтян Т.С. Проблема питательного раствора в производстве растений без почвы. -Сообщ. ИАПГ АН АрмССР, № 7, 1967, с.11-19.
19. Гевонлян А.А. К вопросу о методике определения газообмена растений. -Сообщ. ИАПГ АН АрмССР, № 24, 1984, с.88-92.
20. Беликов П.С., Карапетян С.А. Влияние температуры воздуха на временной ход фотосинтеза. -Известия ТСХА, вып.4, 1966, с.3-13.

21. Карапетян С.А., Гевондян А.А. Анализ временного хода видимого фотосинтеза при резких температурных перепадах как метод диагностики устойчивости растений. - Всесоюз. конф. Устойчивость к неблагоприятным факторам среды и продуктивность растений, Иркутск, 1984, с.131.

22. Карапетян С.А. Ассимиляционные камеры с регулируемым температурным режимом. Докл. ТСХА, вып.109, ч.1, 1965, с.173-180.

23. Иванов Л.А., Силина А.А., Цельникер Ю.Л. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях. - Ботанический ж., т.32, № 2, 1950, с.171.

24. Woffstein D. Chlorophyll leaf and der submicroptische formwische der plastiden. "Exp. cell research", №12, 1959, p.427.

25. Борисов Н.Б. Усовершенствованный прибор для измерения объема корневой системы растений. - Известия ТСХА, вып.2, 1974, с.209-211.

26. Давтян Г.С. Факторы высокой продуктивности в управляемых условиях. - Сообщ. ИАПГ АН АрмССР, № 13, 1974, с.3-14.

27. Кадисневич С.В., Липская Г.А., Антипова А.И. Влияние различного качества аэрации питательного раствора на изменение фотосинтезирующего аппарата листьев сахарной свеклы. - Докл. АН БССР, 12, 1968, с.155.

28. Kawasw M. Role of ethylene in induction of flooding damage in sunflower. - Physiol. plantarum, 1969, 21, 29.

29. Burrows W.D., Carr D.D. Effect of flooding the roots system of sunflower plants on the cytochrome content in the xylem sap. - Physiol. plantarum, 1969, 22, 1105.

30. Слейчер Р. Водный режим растений. М.: Мир, 1970, 365 с.

31. Poskuta J., Barankiewicz H., Antoszewski K. Gaseous exchange rates of strawberry plants as influenced by irradiance and oxygen concentration. - Photo synthetica, 1974, 4, 395.

32. Ничипорович А.А. Фотосинтетическая деятельность растений и пути повышения их продуктивности. - В сб. "Теоретические основы фотосинтетической продуктивности", М.: Наука, 1972, с.511.

33. Гричева Г.М., Андреева И.Н., Ступишина Е.А. Влияние затопления на рост, дыхание и концентрацию кислорода в тканях

зародышевых и стеблевых корней кукурузы. - Физиол. раст., 17, 1970, 655 с.

34. Обручева Н.В. Физиология растущих клеток корня. М.: Наука, 1965, 110 с.

35. Phillips J.D.J. Root-shoot hormone relations. Ann.Bot., 1969, 66, 17-34.

36. Palou J.M. Soil aeration as a factor in water absorption by roots of transpiring plants. - Plant Physiol., 1950, 25, 748.

37. Hiron K.W.P., Wright S.T.S. The role of endogenous abscisic acid in the response of plants to stress. - J. Exp. Bot., 1973, 24, 769.

38. Турецкая Р.Х., Кефели В.И. Передвижение ауксинов в растениях. - Успехи современной биологии, 66, 1968, с.102.

39. Doi D.M., Crozier A. Effect of waterlogging of gibberellin content and growth of tomato plants. - J. Exp. Bot., 1971, 22, 39.