

УДК 631.524.85:635.25

ПРОЯВЛЕНИЕ СИНДРОМА ИЗБЕГАНИЯ ЗАТЕНЕНИЯ У РАСТЕНИЙ ЛУКА РЕПЧАТОГО

И. Г. ТАРАКАНОВ, Т. Л. РЛХЕЛЬ, Р. И. СЛОВЦОВ

(Кафедры физиологии растений
и сельского хозяйства зарубежных стран)

В контролируемых условиях фитотрона изучалась реакция на длину дня и уровень загущения посева у двух сортов лука репчатого разного географического происхождения. Установлено, что синдром избегания затенения у растений в условиях ценоза связан с рядом морфофизиологических процессов и проявляется на двух этапах. У ювенильных растений адаптация к условиям ухудшающейся освещенности связана с удлинением ассимилирующих листьев и их влагалищ на фоне уменьшения удельной поверхностной плотности. С появлением компетенции к индуктивным воздействиям у растений в загущенном посеве рост листьев замедляется и наблюдаются ускоренное формирование луковицы и переход в состояние покоя, что характерно для жизненной стратегии стресс-толеранта.

Изучение реакции растений лука репчатого на густоту стояния в посеве свидетельствует о ее сильном влиянии на темпы формирования урожая, сроки созревания и размеры луковиц [2, 5, 19, 24]. Одним из преимуществ загущенных посевов лука является увеличение

урожайности культуры в связи с ростом кпд использования фотосинтетически активной радиации (ФАР). При малой площади питания луковицы вызревают быстрее, но при этом становятся мельче.

Снижение продуктивности единичного растения в загу-

шенном посеве связано в первую очередь с ухудшением световых условий вследствие возрастающего ценотического действия. Вместе с тем исследования двух последних десятилетий свидетельствуют о том, что реакция растений на условия ценоза связана не только с конкуренцией за жизненно необходимые ресурсы (прежде всего ФАР).

Действительно, наиболее ранней и очевидной ответной реакцией является снижение фотосинтетической деятельности в связи с ухудшением световых условий при взаимном затенении растений по мере их роста в посеве. Однако сюда также относится целый спектр морфогенетических реакций, связанных с оптимизацией растительным организмом условий освещенности листьев за счет вытягивания побегов к свету, изменения ориентации листьев и т. п. Весь этот комплекс приспособительных реакций растения на затенение в ценозе получил название «синдром избегания затенения» [11, 20]. Установлено, что реакции избегания затенения контролируются фоторецепторами из семейства фитохромов, которые воспринимают изменения спектрального состава света (соотношение красного и дальнего красного света, К:ДК). Под листо-

вым пологом в «отфильтрованной» вышерасположенным хлорофиллом солнечной радиации возрастает относительная доля ДК [16]. Влияние изменений в количестве отраженного или пропущенного листьями ДК на рост стебля и листьев было обнаружено также в опытах с разной ориентацией рядков в посеве [17].

Синдром избегания затенения в основном изучается у растений с жизненными стратегиями конкурентов [13]. Вместе с тем есть все основания полагать, что он характерен и для растений с отличной ритмикой роста и развития, в том числе таких стресс-толерантов, как лук репчатый [10]. Для растений лука, находящихся в условиях нарастающего стресса, характерна стратегия избегания (в широком смысле), реализующаяся в переходе в состояние покоя и формировании луковицы. Помимо длинного дня такой вариант морфогенеза может вызываться и соотношением К:КД в спектре попадающего к растениям света [18, 22]. Неудивительно поэтому, что и густота стояния растений, и ориентация рядков в посеве вследствие изменения соотношения К:ДК способны влиять на скорость формирования луковиц, продолжительность работы ассимиля-

ционного аппарата и в конечном итоге на урожайность культуры. Учет этих физиологических особенностей чрезвычайно необходим при разработке экологического и технологического паспорта сорта.

Целью настоящей работы было изучение ответных морфофизиологических реакций на уровень загущения ценоза у сортов лука репчатого разного географического происхождения, имеющих различия в фотопериодической чувствительности и ритмике процессов роста и развития.

Методика

Опыты проводились в факторостатных условиях фитотрона лаборатории физиологии растений Тимирязевской академии в 1998 г. Изучали 2 сорта лука репчатого: Одинцовец — выращивается в России, выведен ВНИИС-СОК, представляет интерес для однолетней культуры; Red Creole — выращивается в районах тропиков и субтропиков, в основном в озимой культуре.

Семена сорта Одинцовец получены из ВНИИССОК. Семена Red Creole произведены фирмой Asgrow (США), получены из Международного центра садоводства (Уэлсборн, Великобритания).

Растения выращивали в песчаной культуре на питательной смеси Кнопа, в со-

судах, вмещавших 1 кг песка. Влажность субстрата поддерживали на уровне 70—80% ПВ. Посев проводили пророщенными семенами. Густота стояния была 2, 4 и 8 растений на сосуд, что, примерно, соответствует 540, 950 и 1550 тыс. растений на 1 га. Источником облучения служили лампы ДРИ-2000-6. Освещенность на уровне растений составляла 17—18 клк, фотопериод (Ф) — 12 ч (короткий день, КД) и 18 ч (длинный день, ДД). Температура воздуха днем была 22—23° С и ночью 18—19° С. Биологическая повторность — 4—8-кратная (несопреженные выборки). Проводили биометрические наблюдения: каждые 2 нед учитывали число листьев (зеленых и отмерших), их длину, максимальный диаметр луковиц и диаметр шейки, высоту луковиц, площадь листьев с помощью фотопланиметра (LI-COR 3000A, США), число закрытых чешуй. Рассчитывали фотосинтетический потенциал (ФП) и коэффициент хозяйственной эффективности фотосинтеза, чистую продуктивность фотосинтеза (ЧПФ), показатель формирования луковиц (ПФЛ, отношение максимального диаметра луковицы к диаметру ее шейки). В таблицах указаны средние арифметические и стандартные ошибки.

Результаты

Фотопериодические условия в опыте оказали сильное влияние на ритмику роста и развития растений. Сначала рассмотрим реакцию на фотопериодические условия у растений из вариантов с незагушенным посевом (2 раст./сосуд).

Фотопериод 18 ч был благоприятным для формирования луковицы у обоих сортов (рис. 1 А, Б); быстрее оно происходило у низкоширотного сорта Red Creole, о чем можно судить по динамике изменения ПФЛ (рис. 1Б). Однако растения этого сорта быстро заканчивали вегетацию и переходили в состояние покоя. При этом в течение периода активного роста у них формировалось относительно небольшое количество ассимилирующих листьев. Результатом такого эфемероидного ритма роста и развития было образование луковиц небольшого размера. Подобная реакция на условия сверхдлинного дня характерна для большинства тропических и субтропических сортов [9].

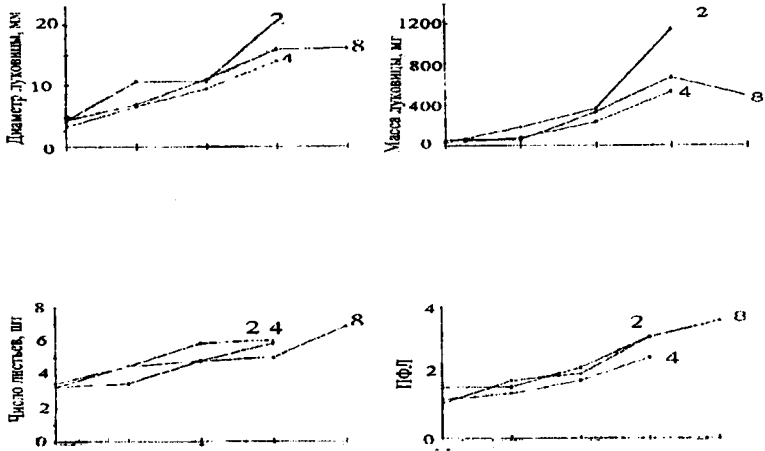
У сорта Одинцовец (рис. 1А) растения росли и развивались не так интенсивно. Однако благодаря более продолжительной вегетации и образованию большего числа ассимилирующих листьев

растения формировали значительно больший фотосинтетический потенциал, что привело к существенному росту их продуктивности и формированию более крупных луковиц.

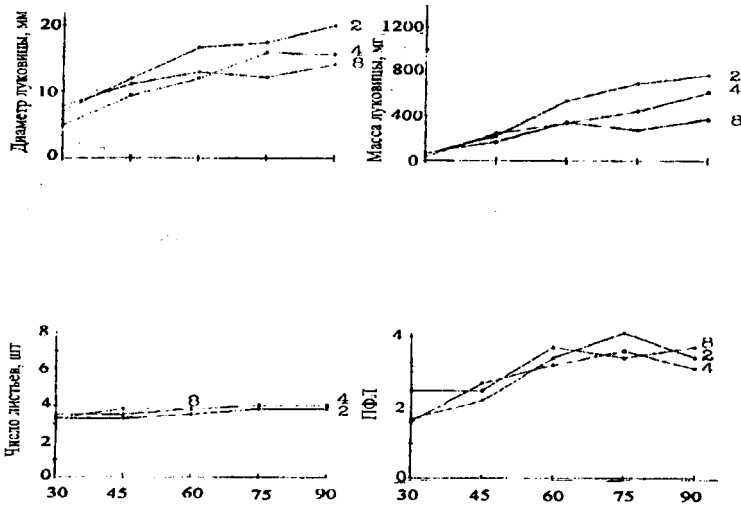
Различия в уровне скороспелости у изучаемых сортов хорошо заметны при анализе динамики изменения ПФЛ. У сорта Одинцовец он достигал величины 2,0 (критический уровень, критерий перехода растений к формированию луковицы) лишь через 60 дней от всходов, тогда как у Red Creole ПФЛ уже через 45 дней от всходов был больше 2,0. На быстрое протекание процессов роста и развития у растений этого сорта оказали влияние малая продолжительность ювенильного периода (растения начали реагировать на длинный день уже в самом раннем возрасте), а также большее превышение длины дня в опыте над критической длиной дня у данного генотипа.

Фотопериод 12 ч оказался неблагоприятным для формирования луковицы у сорта Одинцовец (рис. 2А). Однако у сорта Red Creole индукция образования луковицы наблюдалась и в этих условиях (рис. 2Б), хотя и с некоторым запаздыванием, что свидетельствует о небольшой величине критической длины дня у данного сорта (меньше

А



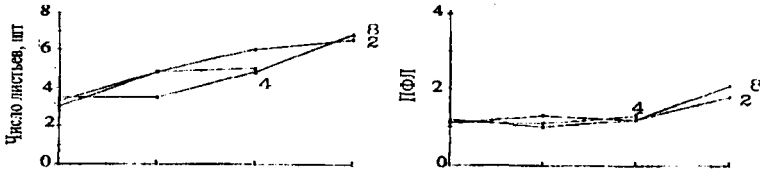
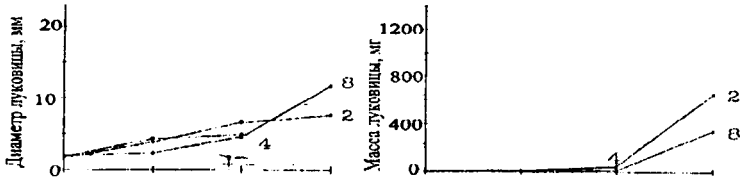
Б



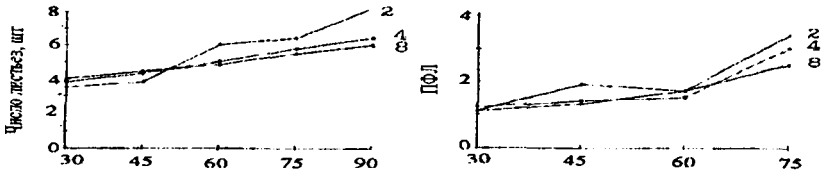
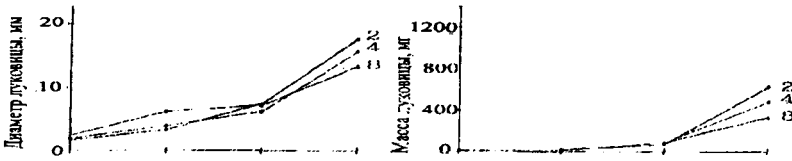
Число дней от всходов

Рис. 1. Динамика формирования луковиц в условиях длинного дня при разной густоте стояния растений. А — сорт Одинцовец, Б — сорт Red Creole. Цифры возле кривых обозначают число растений в сосуде.

А



Б



Число дней от всходов

Рис. 2. Динамика формирования луковиц в условиях короткого дня при разной густоте стояния растений. Обозначения как и на рис. 1.

12 ч). Начало формирования луковицы у растений сорта Red Creole при Ф 12 ч было отмечено через 2.5 мес. от всходов, т. е. на 4 нед позже, чем при оптимальном Ф 18 ч.

Известно, что появление у растений чувствительности к фотопериодическим условиям и начало формирования луковицы постепенно приводят к прекращению образования ассимилирующих листьев и закладке очередных метамеров в виде закрытых чешуй. Как видно на рис. 1Б, процесс формирования луковицы при длинном дне у растений Red Creole сопровождался торможением роста листовых пластинок очередных метамеров и их интенсивным отмиранием по сравнению с вариантами короткого дня. Торможение формирования листьев при Ф 18 ч по сравнению с Ф 12 ч у растений Red Creole было следствием перехода луковицы к состоянию покоя, о чем свидетельствуют полегание листьев и формирование закрытых чешуй в луковицах.

Рассмотрим реакцию растений на уровень загущения в условиях благоприятного Ф 18 ч (см. рис. 1 А, Б). У сорта Одинцовец с относительно более длинным ювенильным периодом формирование луковицы было отмечено примерно на 60-й день от всходов, причем различия

между вариантами по густоте стояния не были существенными. Напротив, у скороспелого сорта Red Creole реакция на загущение (8 раст/сосуд) проявилась уже на 30-й день от всходов, где развитие луковицы шло с опережением двух других вариантов, примерно, на 2 нед. В дальнейшем (на 45-й день и позже) динамика изменений ПФЛ по вариантам выравнивалась и уже мало различалась.

Диаметр луковицы в зависимости от густоты стояния растений менялся у обоих сортов также по-разному, что отражает специфику сортовой реакции. У сорта Одинцовец на 60-й день от всходов различий по вариантам еще не было, что объясняется поздними сроками индукции формирования луковицы. Лишь на 75-й день было отмечено существенное превышение диаметра луковицы в варианте с 2 растениями на сосуд по сравнению с двумя другими вариантами. У сорта Red Creole утолщение оснований влагалищ листьев и формирование луковицы отмечались относительно рано при всех уровнях загущения. Вместе с тем при густотах стояния 4 и особенно 8 раст/сосуд было отмечено более раннее (уже на 60-й день от всходов) торможение роста луковиц в связи

со старением листьев и переходом растений в состояние покоя. У растений в незагущенном посеве этот рост продолжался более длительное время.

Данные о динамике нарастания массы луковицы подтверждают выявленные тенденции в характере реакции растений на уровень загущения: у сорта Red Creole, характеризующегося эфемероидным ритмом развития, она

проявляется раньше, чем у сорта Одинцовец. Абсолютные размеры луковиц у сорта Одинцовец были существенно больше, чем у Red Creole, при соответствующих уровнях загущения.

Биометрические показатели, характеризующие развитие растений к моменту окончания опыта (90-й день после всходов) приведены в табл. 1. Сухая биомасса растений у обоих сортов на фоне

Т а б л и ц а 1

**Биометрические показатели и распределение сухой биомассы
по органам растений лука репчатого
(на момент окончания наблюдений)**

Число растений на сосуд	Сорт Одинцовец		Сорт Red Creole	
	короткий день	длинный день	короткий день	длинный день
<i>Масса растений, г</i>				
2	1,35±0,39	1,62±0,12	1,13±0,18	0,90 ±0,17
4	0,29±0,05	1,03±0,13	0,94±0,09	0,69±0,13
8	0,82±0,12	0,90±0,19	0,59±0,05	0,43±0,10
<i>Масса луковицы, г</i>				
2	0,64±0,18	1,14±0,16	0,63±0,09	0,76±0,14
4	0,04±0,01	0,52±0,10	0,48±0,05	0,61±0,12
8	0,34±0,06	0,48±0,14	0,33±0,02	0,37 ±0,09
<i>Масса листьев, г</i>				
2	0,58±0,19	0,35±0,07	0,42±0,08	0,12±0,03
4	0,19±0,04	0,37±0,08	0,37±0,05	0,07 ±0,01
8	0,36±0,06	0,30±0,05	0,20±0,03	0,05±0,01
<i>Масса оснований листьев, г</i>				
2	0,57 ±0,15	0,63±0,10	0,50±0,08	0,17±0,01
4	0,04 ±0,01	0,42±0,06	0,35±0,01	0,19±0,02
8	0,27±0,04	0,26±0,13	0,22±0,02	0,06±0
<i>Масса закрытых чешуй, г</i>				
2	0,05±0,03	0,50±0,17	0,12±0	0,57±0,13
4	0	0,09±0,04	0,12±0,04	0,41 ±0,10
8	0,05±0,02	0,21±0	0,10±0	0,30±0,09

Продолжение табл. 1

Число расте- ний на сосуд	Сорт Одинцовец		Сорт Red Creole	
	короткий день	длинный день	короткий день	длинный день
<i>Масса донца, г</i>				
2	0,023±0,004	0,016±0,005	0,014±0,004	0,017 ± 0,006
4	0,003±0,001	0,017 ± 0,003	0,016±0,005	0,012±0,001
8	0,016±0,002	0,015±0,003	0,015±0,001	0,010±0,003
<i>Масса корней, г.</i>				
2	0,13±0,04	0,13±0,04	0,08±0,01	0,03±0,01
4	0,06±0	0,15±0,05	0,08±0,01	0,01±0
8	0,12±0	0,12±0,03	0,05±0	0,01±0
<i>Площадь листьев, см²</i>				
2	108,8±22,4	74,9±8,3	107,8 ± 10,4	51,6± 13,5
4	75,6±13,2	67,9±13,4	74,3±8,3	42,2 ± 9,0
8	79,5±12,2	76,7±5,8	80,0±7,3	28,8±7,1
<i>Удельная поверхностная плотность листьев, г/дм²</i>				
2	0,50±0,09	0,46±0,06	0,38±0,05	0,28±0,11
4	0,24±0,02	0,55±0,06	0,50±0,04	0,17±0,01
8	0,47 ± 0,06	0,39±0,04	0,25±0,03	0,17±0,03
<i>Число закрытых чешуй, шт/раст.</i>				
2	0	3,00±0,41	1,25±0,48	3,75±0,75
4	0	1,25±0,48	2,00±0,58	3,25±0,75
8	1,50±0,29	1,7 5± 1,03	2,00±0,91	3,00±0,40

возрастающего уровня загущения снизилась как при Ф 12 ч, так и Ф 18 ч. Масса луковицы у растений Red Creole на фоне возрастающего уровня загущенности снижалась пропорционально общей биомассе. Интересные данные получены по реакции корневой системы на уровень загущения. Снижение ее биомассы у сорта Red Creole (при сравнении вариантов 2 и 8 раст/сосуд) было выражено гораздо сильнее, чем

у сорта Одинцовец. У последнего была обнаружена повышенная устойчивость и пластичность корневой системы по сравнению с надземными органами.

Важно отметить, что площадь листьев в ответ на загущение посева уменьшалась в значительно меньшей степени, чем масса, что свидетельствует об уменьшении их удельной поверхностной плотности (листовые пластинки становились тоньше,

тогда как их площадь сокращалась не так сильно). Данная морфофизиологическая реакция растений связана с приспособлением их фотосинтетической деятельности к условиям ухудшения освещенности при загущении. Другой важной ответной реакцией, связанной с синдромом избегания затенения, является формирование удлиненных листьев (табл. 2), а также ложного стебля за счет разрастания влагалищ в длину (данные не приводятся). Особенно четко данная реакция проявилась у сорта Одинцовец. У сорта Red Creole в связи с ранним формированием листьев и старени-

ем растений при загущении рост листовых пластинок, напротив, быстро затормаживался.

Характер формирования следующих за ассимилирующими листьями метамерных органов — закрытых чешуй — отражает особенности фотопериодической реакции генотипа и одновременно может дать информацию о влиянии на индукцию формирования луковицы стрессовых условий при загущении, а также изменяющегося соотношения К:ДК. У сорта Одинцовец при Ф 12 (длина дня меньше критической) и невысоком уровне загущения формирования закрытых чешуй не наблю-

Т а б л и ц а 2

Влияние фотопериодических условий и густоты стояния на длину наибольшего листа (см),
(в числителе — короткий день, в знаменателе — длинный)

Число раст./сосуд	День от всходов				
	30	45	60	75	90
<i>Сорт Одинцовец</i>					
2	<u>17,5±1,7</u> 22,5±2,2	<u>31,3±2,8</u> 30,3±2,4	<u>31,0±2,5</u> 26,0±3,5	<u>30,5±4,0</u> 28,5±0,9	—
4	<u>20,3±1,9</u> 20,8±3,2	<u>22,6±3,7</u> 23,0±3,5	<u>28,3±2,5</u> 22,6±3,4	— 22,8±0,8	—
8	<u>23,8±0,2</u> 21,0±1,8	<u>22,3±2,7</u> 22,0±1,4	<u>27,4±3,0</u> 21,4±2,5	<u>28,8±2,7</u> 25,5±0,6	— 22,0±1,4
<i>Сорт Red Creole</i>					
2	<u>20,3±2,3</u> 23,5±1,0	<u>28,0±1,7</u> 21,5±2,2	<u>31,8±2,3</u> 23,9±1,2	<u>30,5±1,2</u> 19,9±2,2	— 22,0±1,7
4	<u>18,5±1,2</u> 22,3±2,2	<u>27,8±1,1</u> 22,3±2,8	<u>26,6±1,3</u> 18,5±1,4	<u>30,3±0,7</u> 20,0±1,2	— 20,3±1,6
8	<u>24,8±1,4</u> 21,5±1,7	<u>23,8±1,1</u> 23,8±1,7	<u>28,9±1,2</u> 19,0±1,4	<u>27,0±1,0</u> 18,3±0,7	— 18,3±1,1

далось, как, впрочем, и самой луковицы. Вместе с тем в варианте 8 раст/сосуд растения уже реагировали на высокий уровень загущения формированием закрытых чешуй и луковицы (рис. 2А). У сорта Red Steole при Ф 12 ч (рис. 2Б) в условиях высокой густоты стояния наблюдалось наиболее раннее формирование луковицы, о чем можно судить по возрастанию ПФЛ. Окончательные же размеры луковиц были больше в вариантах с меньшим загущением.

Таким образом, в условиях высокой густоты стояния растения быстрее начинают формировать луковицы (реакция на изменение спектрального состава света). Однако это сопровождается относительно быстрым началом их старения и переходом в состояние покоя. В данном случае у растений ярко проявляется жизненная стратегия стресс-толеранта [10].

В табл. 2 приведены данные о динамике изменения длины наибольшего листа («высота растения»). Формирование очередных метамеров протекало по-разному в зависимости от фотопериодических условий и уровня загущения. В условиях КД у обоих сортов в первый месяц вегетации наблюдалось увеличение длины листьев при возрастании уровня загуще-

ния от 2 до 8 раст/сосуд. Это нормальная фотоморфогенетическая реакция на уменьшение соотношения К:КД в ценозе. Важно подчеркнуть, что реакция листьев на условия загущения обнаруживается раньше, чем уменьшение биомассы растений, которое обычно используется исследователями в качестве критерия начала ценологического действия. При более продолжительной экспозиции в условиях КД длина листа в варианте 8 раст/сосуд уменьшалась. Это связано с изменением характера донорно-акцепторных отношений после индукции формирования луковицы в связи с ранним старением растений. В условиях ДД вытягивания листьев при загущении не наблюдалось, что, очевидно, было связано с ранним включением морфогенетической программы формирования луковицы. При сравнении соответствующих вариантов КД и ДД четко видно, что в условиях благоприятного для формирования луковицы Ф 18 ч у растений образовывались более короткие листья (в то же время более интенсивно утолщались их основания), особенно у сорта Red Steole.

Оценивая фотосинтетическую деятельность растений в условиях разной длины дня, следует иметь в виду, что она

зависит не только от продолжительности функционирования фотосинтетического аппарата в течение суток, но и от характера складывающихся в растении при различных вариантах морфогенеза донорно-акцепторных отношений, а также разного рода компенсаторных эффектов. Сильное влияние на характер продукционного процесса оказывает и ритмика развития растений. Как правило, прохождение фотопериодической индукции и реализация определенной морфогенетической программы серьезным образом сказываются на фотосинтетической деятельности. На ювенильном этапе растение чувствительно к продолжительности поступления ФАР в течение суток (прямая зависимость фотосинтетической деятельности от величины фотопериода), и чем длиннее день, тем больше нарастает биомасса, в том числе за счет увеличения размеров листьев [12, 14, 15]. На рис. 3А, Б и 4А, Б видно, что влияние фотопериода на накопление сухой массы растением у обоих сортов лука репчатого отмечалось уже в первые 30 дней от всходов. При Ф 18 ч сухая биомасса накапливалась быстрее, чем при Ф 12 ч. Однако после индукции формирования луковицы в условиях ДД темпы накопления биомассы

растениями здесь становятся меньше, чем при КД. Это связано в первую очередь с замедлением появления новых ассимилирующих листьев и уменьшением их размеров (рис. 1 А,Б и табл. 2). В это время возрастала аттрагирующая активность оснований уже сформировавшихся листьев, что знаменовало собой начало интенсивного роста луковицы.

У сорта Red Creole площадь листьев растений через 30 дней от всходов при всех вариантах густоты стояния была выше при Ф 18 ч (рис. 3Б). Данная реакция объясняется тем, что в это время молодые растущие листья преимущественно выступали как потребители фотоассимилятов (т. е. акцепторами), а количество последних напрямую зависело от продолжительности фотосинтетической деятельности в течение суток. Уже на момент следующего определения (45 дней от всходов) картина кардинально менялась в сторону большей площади листьев при Ф 12 ч (рис. 4Б). Далее разрыв в величине площади ассимиляционного аппарата возрастал в связи с тем, что новообразование и рост листьев в условиях КД продолжались с неумещающимися темпами, в то время как при ДД эти процессы ослабевали. Примечательно,

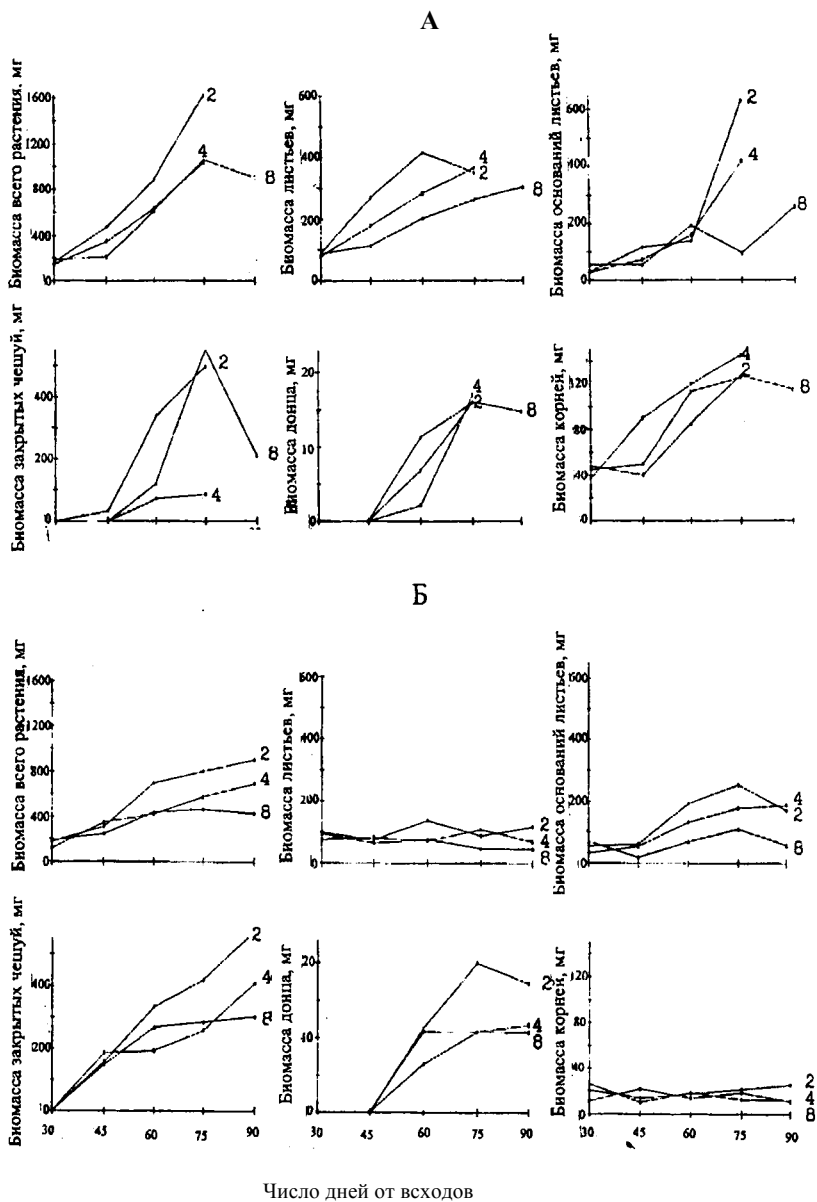


Рис. 3. Динамика накопления сухой биомассы растениями лука репчатого в условиях длинного дня при разной густоте стояния. Обозначения как и на рис. 1.

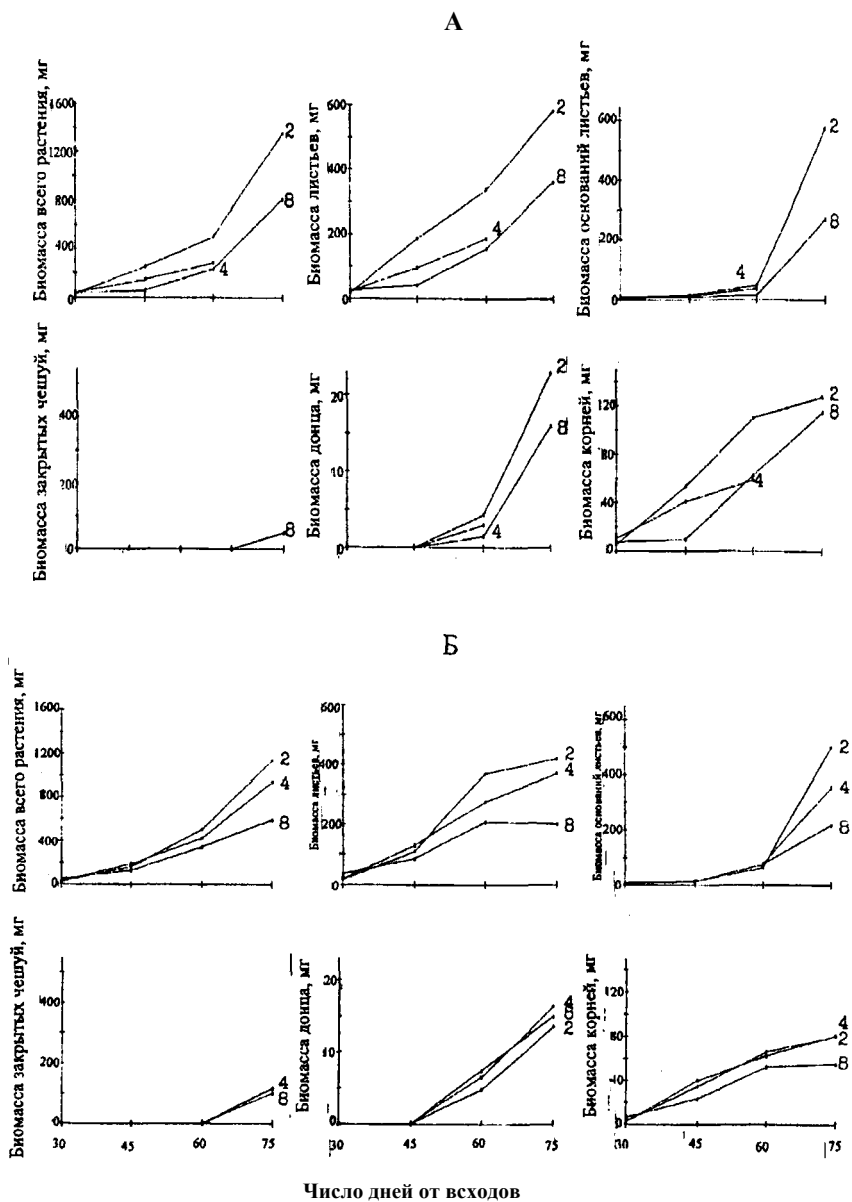


Рис. 4. Динамика накопления сухой биомассы растениями лука репчатого в условиях короткого дня при разной густоте стояния. Обозначения как и на рис. 1.

что у сорта Одинцовец (рис. 3А, 4А) подобная смена темпов изменения площади листьев была отмечена на 2 нед позже (60 дней от всходов), что было связано с более поздней индукцией формирования луковицы. Интересно отметить, что отставание в темпах увеличения площади листьев в условиях загущения отмечалось уже на 45-й день от всходов.

Если говорить о различиях в сортовой реакции, то в условиях обоих фотопериодов, начиная с 45-го дня от всходов, в вариантах 2 и 4 раст/сосуд площадь листьев у Одинцовца была больше, чем у Red Creole. Однако в варианте 8 раст/сосуд различия между двумя сортами сглаживались. Это, очевидно, связано с более сильной реакцией растений сорта Одинцовец на загущение.

Если первичной реакцией на индукцию формирования луковицы у растения служило снижение темпов нарастания площади ассимиляционного аппарата, то на более поздних этапах развития она начинала сокращаться и в абсолютном значении (рис. 5). Это происходило вследствие интенсивного старения листьев, когда темпы их отмирания начинали превосходить темпы нарастания новых метамеров (при даль-

нейшем переходе к образованию закрытых чешуй прирост ассимилирующей поверхности полностью прекращался). Важно отметить, что перегиб кривой изменения площади листьев был более резким в тех вариантах, где растения имели большую площадь листовой поверхности (начиналось более интенсивное отмирание листьев). В вариантах же с небольшой облиственностью растений функциональная активность листьев сохранялась дольше, о чем можно судить по замедленным темпам их старения.

Растение является саморегулирующейся системой, весьма пластично реагирующей на напряженность факторов внешней среды. В первую очередь это обнаруживается при анализе интенсивности протекания фотосинтетических процессов и характера складывающихся в растении донорно-акцепторных отношений. В табл. 3 в динамике представлены данные об интенсивности фотосинтетической деятельности, характеризующейся величиной чистой продуктивности фотосинтеза. В течение первого месяца от всходов ЧПФ у обоих сортов была более высокой при Ф 18 ч. Отмечалось некоторое ее возрастание на фоне увеличения загущения. Однако уже на следующем вре-

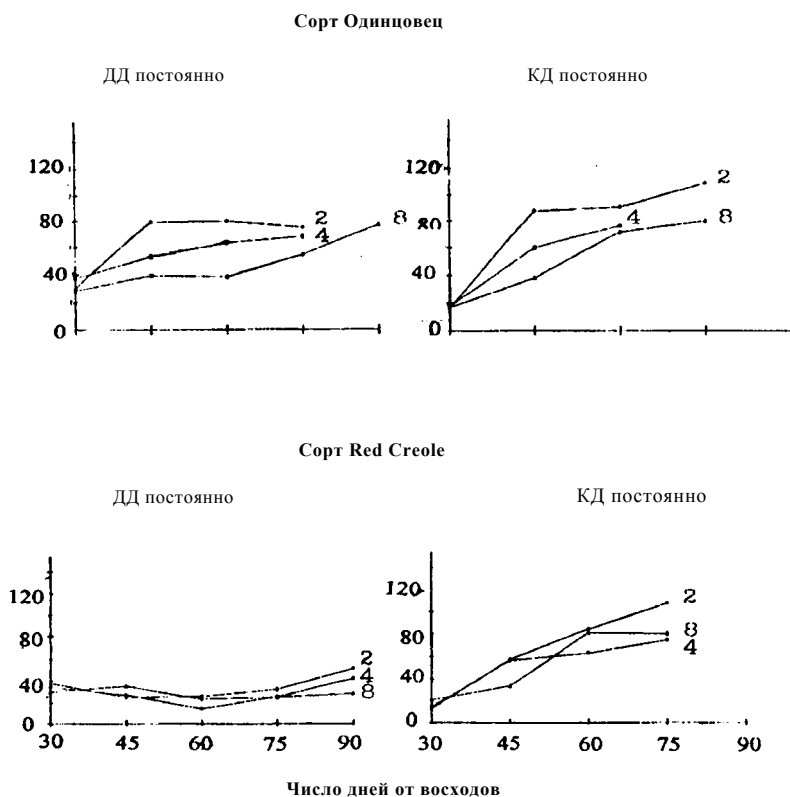


Рис. 5. Динамика изменения площади листьев растений (см²) в зависимости от длины дня и густоты стояния.

менном отрезке (30—45 дней от всходов) ЧПФ в варианте 8 раст/сосуд у обоих сортов существенно уменьшалась. Данный ответ может рассматриваться как одна из ранних физиологических реакций на стресс, вызванный высоким уровнем загущения; впоследствии ЧПФ снова возрастала. Для сорта Red Creole, характеризовавшегося ускоренными темпами

развития на ДД, было отмечено более раннее нарастание величины ЧПФ в онтогенезе с последующим ее снижением по сравнению с сортом Одинцовец.

Таким образом, исследования показали, что проявление синдрома избегания затенения у растений лука репчатого связано с рядом ответных морфофизиологических реакций, которые разворачи-

Т а б л и ц а 3

Чистая продуктивность фотосинтеза растений лука репчатого в зависимости от длины дня и густоты стояния ($\text{г}/\text{м}^2 \cdot \text{сут}$), (в числителе — короткий день, в знаменателе — длинный)

Число раст/сосуд	Дней от всходов				
	0-30	30-45	45-60	60-75	75-90
<i>Сорт Одинцовец</i>					
2	<u>1,1</u>	<u>2,9</u>	<u>1,9</u>	<u>5,7</u>	—
	3,6	3,7	3,5	6,3	—
4	<u>1,5</u>	<u>1,9</u>	<u>1,4</u>	—	—
	2,6	2,9	3,4	4,1	—
8	<u>1,5</u>	<u>0,5</u>	<u>2,2</u>	<u>5,1</u>	—
	4,3	0,4	6,9	6,3	—
<i>Сорт Red Creole</i>					
2	<u>1,3</u>	<u>2,6</u>	<u>3,2</u>	<u>4,4</u>	—
	3,1	2,9	10,0	2,5	1,6
4	<u>1,3</u>	<u>2,9</u>	<u>2,6</u>	<u>5,0</u>	—
	2,3	4,9	2,5	5,2	2,3
8	<u>1,6</u>	<u>1,8</u>	<u>2,5</u>	<u>2,1</u>	—
	4,2	1,1	4,5	—	—

ваются в два этапа. Сначала адаптация ювенильных растений к условиям ухудшающейся освещенности приводит к удлинению листьев и разрастанию их влагалищ; удельная поверхностная плотность при этом становится меньше. Эта морфологическая реакция напоминает вытягивание осевых органов у растений-компетиторов, также наблюдающееся при загущении. С появлением в апикальной меристеме компетенции к воздействию индуктивных факторов начинается второй этап, связанный с изменением характера донорно-акцепторных отноше-

ний и переходом растений в состояние покоя, что позволяет им пережить крайне неблагоприятные для фотосинтетической деятельности условия.

Выводы

1. Растения лука репчатого реагируют на условия загущенного посева (в связи с изменением уровня освещенности и спектрального состава света) изменением характера морфогенеза и ритмики развития. Синдром избегания затенения связан с удлинением листьев на первых этапах роста и последу-

ющим ускоренным формированием луковицы и переходом в состояние покоя (стратегия стресс-толеранта). Такая двухфазная реакция быстрее проявляется у низкоширотного сорта с коротким ювенильным периодом (Red Creole).

2. Переход к формированию луковицы как в результате фотопериодической индукции, так и при высоком уровне загущения ценоза сопровождается уменьшением размеров очередных ассимилирующих листьев в связи с изменением направленности ростовых процессов в растении. У сорта Одинцовец с поздней индукцией образования луковицы перегиб одновершинной онтогенетической кривой роста листьев происходит позднее, чем у скороспелого сорта из низких широт Red Creole.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алиев Л. А. Фотосинтетическая деятельность, минеральное питание и продуктивность растений. Баку, 1974. — 2. Коняев Н. Ф. Лук репчатый. Свердловск: Среднеуральское книжное изд-во, 1959. — 3. Литовкин А. А. Формирование урожая лука репчатого в однолетней культуре. Канд. дис... М., 1986. — 4. Медяников Н. В. Фотосинтез и продуктивность

сои при различных нормах и способах посева. — В сб.: Селекция и агротехника сои. Новосибирск: 1982, с. 35—39. — 5. Муратова Е. В. Лук репчатый. М.: Сельхозгиз., 1959. — 6. Ничипорович А. А. Фотосинтетическая деятельность растений как основа их продуктивности в биосфере и земледелии. — В кн.: Фотосинтез и продукционный процесс. М.: Наука, 1988. — 7. Патрон П. И. Комплексное действие агроприемов в овощеводстве. Кишинев, 1981. — 8. Разумов А. С. Биологические основы селекции. М.-Л.: Сельхозиздат, 1961. — 9. Тараканов Г. И., Авакимова Л. Г. Влияние густоты посадки на формирование фотосинтетического аппарата у белокочанной капусты Амагер 611. — В сб.: Биологические основы промышленной технологии овощеводства открытого и закрытого грунта. М., 1982, с. 107—112. — 10. Тараканов И. Г. Приспособление к росту в условиях затенения в фитоценозе: восприятие и трансдукция сигналов у растений с разными адаптивными стратегиями. — Тез. докл. IV съезда Общества физиол. растений России. — М., 1999. — 11. Ballare C. L., Scopel A. L., Sanches R. A. Plant, Cell, Environm., 1997, vol. 20, p. 820—825. — 12. Eagles C. F. Ann. Bot., 1971, No 35, p. 75—86. — 13. Gri-

- me J. P. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Chichester: Wiley, 1979. — **14.** Hay R. K. M. *New Phytol.*, 1990, vol. 116, No. 2, p. 233—257. — **15.** Heide O. M. *Acta Agric. Scandinavica*, 1982, No. 32, p. 241—252. — **16.** Holmes M. G., Smith H. *Photochem. Photobiol.*, 1977, vol. 25, p. 539—545. — **17.** Kasperbauer M. J. *Plant Physiol.*, 1971, vol. 47, p. 775—778. — **18.** Monclal M. F., Brewster J. L., Morris G. E., Butler H. A. *Ann. Bot.*, 1986, vol. 58, p. 197. — **19.** Rogers I. S. J. *Hort. Sc.*, 1978, vol. 53, No. 3, p. 153—161. — **20.** Schmitt J. *Plant, Cell, Environm.*, 1997, vol. 20, p. 826—830. — **21.** Smith H., Whitlam G. C. *Plant, Cell, Environm.*, 1997, vol. 20, p. 840—844. — **22.** Sobiech W. Y., Wright C. J. *Hort. Sc.*, 1987, vol. 62, No. 3, p. 377—387. — **23.** Tarakanov I. G. *Onion Newsletter for the Tropics*, 1993, No. 5, p. 26—28. — **24.** Vik J. Meld. Horges landbrukshogskole. 1972, vol. 51, No. 4, p. 1—9.

*Статья поступила
20 апреля 2000 г.*

SUMMARY

Studies on the effect of daylength and closed canopy conditions on growth and development in two onion genotypes of various geographical origin were conducted in controlled environment. Several morphological and physiological responses could be observed in the context of onion plant shade-avoidance syndrome. In juvenile plants both leaf blade and sheath elongation were observed at a high plant density in the community. Later on, rapid bulbing occurred against the background of plant competence to various inductive stimuli. It was followed by leaf growth cessation showing typical stress-tolerant life strategy.