

УДК 635.9:582.998.2:575.16

ХРОНОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ
ИЗМЕНЕНИЙ РОСТА И ФОТОСИНТЕЗА ГЕОРГИНЫ КУЛЬТУРНОЙ
(*DAHLIA* x *CULTURUM*)

А.С. ГУРЕВИЧ

(Калининградский государственный технический университет)

Исследовали онтогенетическую динамику различных параметров роста и фотосинтеза георгины культурной. Выявлены два периода интенсификации роста вегетативных органов, которым соответствовала активизация фотосинтетической деятельности. Установлена хронологическая последовательность интенсификации морфофизиологических процессов.

Ключевые слова: *Dahlia* x *cultorum* Thorsr. et Reis., рост, фотосинтез, онтогенез, преадаптация.

Исследования онтогенетического аспекта роста и фотосинтеза георгины культурной проводили главным образом в ходе формирования листа [2, 8], либо в течение ограниченного промежутка времени [1, 6], либо на проростках [13, 16], либо на основании измерений по фазам онтогенеза [11, 14]. Вместе с тем, подробных данных об изменениях различных параметров роста и фотосинтеза в ходе всего годового цикла развития растения и их корреляциях в литературе недостаточно. Кроме того, практически не было уделено внимание хронологическим закономерностям, проявляющимся в онтогенетической динамике этих процессов. Цель данных исследований — проследить скорости изменения различных параметров роста и фотосинтеза и их соотношение в ходе всего годового цикла развития растения георгины культурной.

Методика

Опыты проводили в 1992-1999 гг. в Ботаническом саду Калининградского государственного университета в

условиях мелкоделяночного полевого эксперимента. В работе приведены данные по трем сортам, различающимся сроками зацветания: ранний сорт Ангажемент, среднеранний — Пионерский галстук и средний — Озирис. Высоту растений измеряли сантиметровой лентой по главному побегу. Площадь листьев определяли весовым методом [9]. Содержание хлорофилла определяли спектрофотометрическим методом в ацетоновом экстракте [18]. Мезоструктуру листьев изучали на прижизненных срезах с помощью светового микроскопа и окулярного микрометра [7]. Чистую продуктивность фотосинтеза определяли по содержанию сухой массы растений [9]. Замеры и анализы осуществляли с промежутком 5-10 дней в 3-5-кратной биологической повторности. Ниже приведены средние арифметические из четырех независимых экспериментов и их стандартные отклонения. Достоверность разницы средних величин оценивали по критерию *t* Стьюдента. Данные представлены в виде средне-

суточных изменений анализируемых параметров.

Результаты

Характер изменений изученных процессов в годичном цикле развития оказался одинаковым у всех сортов георгины. Однако скорость этих изменений у разных сортов заметно варьировала в зависимости от скоростности. В таблице 1 указаны сроки наступления фаз онтогенеза

изученных сортов. Время окончания вегетации определялось началом заморозков.

Среднесуточный прирост растений в высоту (рис. 1) изменялся по одновершинной кривой с максимумом в конце фазы бокового ветвления (на всех графиках сорта обозначены одинаково). Вместе с тем кривая среднесуточного прироста всех стеблей в длину (рис. 2) имела два максимума. Первый из них приходился на те же

Таблица 1

Сроки наступления фаз онтогенеза, дни вегетации

Фазы онтогенеза	Сорта		
	Ангажемент	Пионерский галстук	Озирис
Всходы	0–29±1,53	0–34±1,26	0–39±1,79
Боковое ветвление	30–44±1,67	35–54±1,82	40–64±2,07
Бутонизация	45–64±1,15	55–74±2,24	65–89±1,76
Цветение	65–119±1,94	75–134±1,62	90–149±1,38
Пожелтение нижних листьев	120	135	150

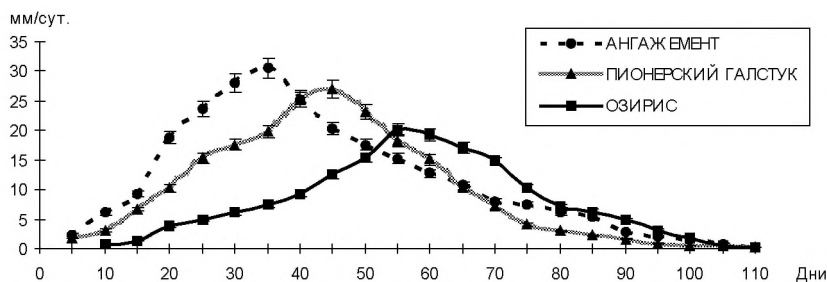


Рис. 1. Среднесуточный прирост растений в высоту

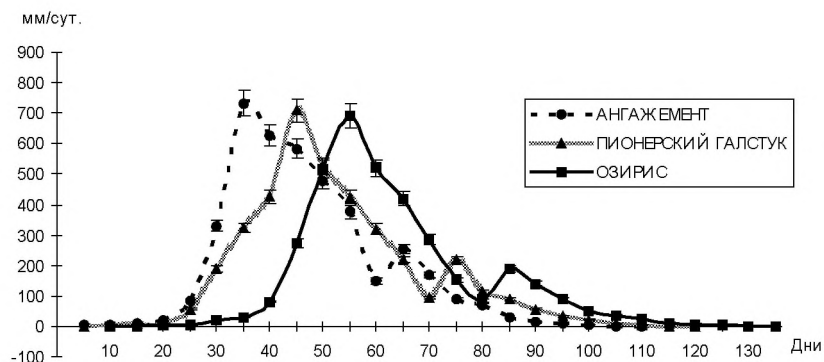


Рис. 2. Среднесуточный прирост стеблей в длину

дни, что и пик роста растения в высоту, второй — на фазу цветения. Обнаруженное несоответствие объясняется, вероятно, особенностями онтогенеза культуры. Появление второго максимума скорости роста стеблей обуславливается интенсивным ростом боковых побегов и цветоносов в фазу цветения. В связи с этим наиболее быстрый рост растения в высоту наблюдался при появлении и росте главного побега, максимальные же темпы роста всей системы стеблей проявлялись после закладки побегов второго и третьего порядков.

В отношении характера роста других вегетативных органов получены следующие данные. Максимальный среднесуточный прирост корней георгины в длину (рис. 3) совпадал с максимумом роста растений в высоту, проявляясь в конце фазы бокового ветвления. В то же время скорость роста объема корневой системы

(рис. 4) имела два максимума: в начале фазы бутонизации и в фазе цветения. Максимальные приросты площади листьев наблюдались в фазы бокового ветвления и цветения (рис. 5).

Как следует из приведенных выше данных, в годичном цикле развития георгины проявились два периода интенсификации роста вегетативных органов. Первый из них связан с ростом главного побега, другой — с ростом побегов второго и третьего порядков. Наличие двух периодов быстрого роста вегетативных органов подтверждается также данными о среднесуточном увеличении массы этих органов (табл. 2).

Среднесуточный прирост сырой и сухой массы вегетативных органов имел два максимума, соответствующих максимумам линейного роста. Так, первый пик скорости увеличения массы стеблей проявлялся в фазу бутонизации, второй — в фазе цвете-

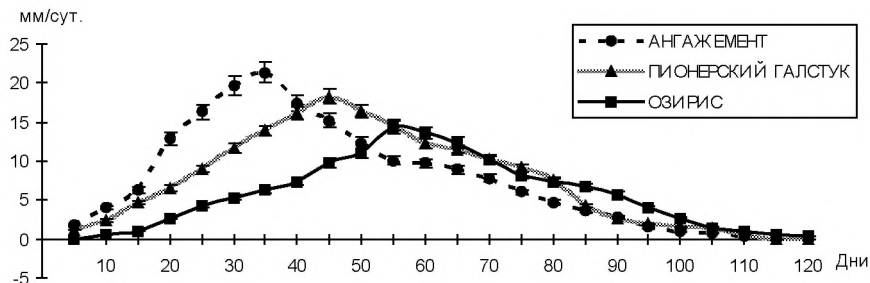


Рис. 3. Среднесуточный прирост корней в длину

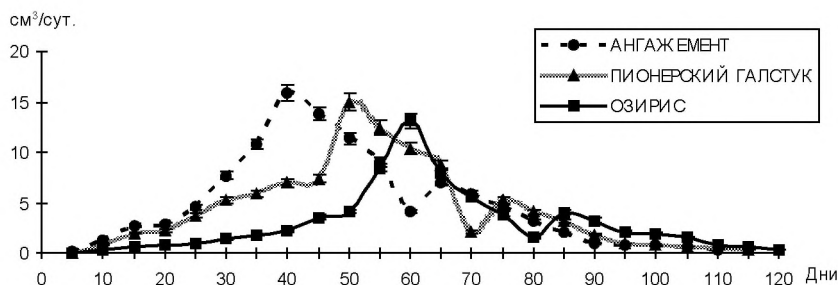


Рис. 4. Среднесуточный прирост объема корневой системы

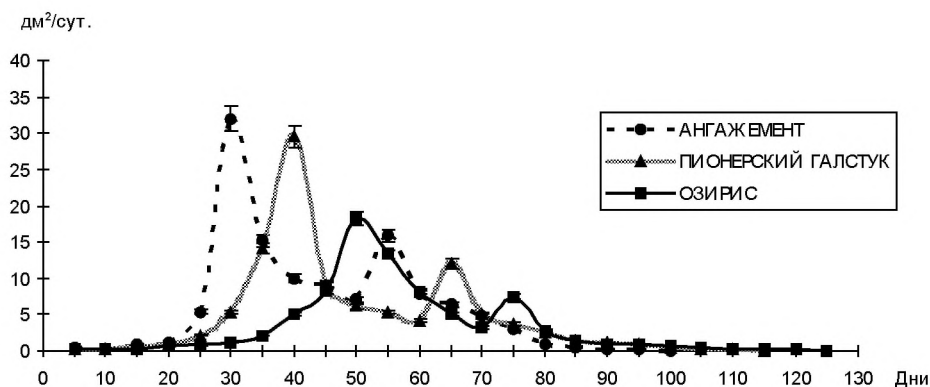


Рис. 5. Среднесуточный прирост площади листьев

Таблица 2

Сроки проявления максимумов среднесуточного увеличения массы вегетативных органов георгины культурной, день вегетации

Орган	Параметр (среднесуточный прирост)	Сорта		
		Ангажмент	Пионерский галстук	Озирис
Растение в целом	Сухая масса	50±2,29; 85±2,55	60±2,02; 95±2,89	70±2,02; 105±1,15
	Сырая масса	50±2,29; 85±2,55	60±2,02; 95±2,89	70±2,02; 105±1,15
Стебли	Сухая масса	50±2,55; 85±2,55	60±2,36; 95±2,62	70±2,02; 105±2,02
	Сырая масса	50±2,55; 85±2,55	60±2,36; 95±2,62	70±2,02; 105±2,02
Корни	Сухая масса	50±1,97; 90±2,29	60±2,89; 95±2,89	70±2,02; 105±2,89
	Сырая масса	50±1,97; 90±2,29	60±2,89; 95±2,89	70±2,02; 105±2,89
Листья	Сухая масса	50±1,97; 85±1,97	60±1,67; 95±2,36	70±1,15; 105±1,67
	Сырая масса	50±1,97; 85±1,97	60±1,67; 95±2,36	70±1,15; 105±1,67
Соцветия	Диаметр	70±2,55	85±2,62	90±2,62
	Сухая масса	80±1,97	95±2,89	100±2,02
Плоды	Сухая масса	80±1,97	95±2,89	100±2,02
	Сырая масса	80±1,97	95±2,89	100±2,02
Корнеклубни	Объем	115±2,29	125±2,02	130±2,02
	Сухая масса	115±2,29	125±2,02	130±2,02
	Сырая масса	115±2,29	125±2,02	130±2,02
Корнеклубни	Объем	80±2,29	90±2,62	100±2,02
	Сухая масса	85±2,55	95±2,62	105±2,36
	Сырая масса	85±2,55	95±2,62	105±2,36

ния. Максимумы скорости роста массы корней, как и максимумы скорости роста массы листьев, также приходились на эти фазы развития. Третий период ускорения роста был связан с ростом органов семенного и вегетативного размножения — соцветий, плодов и корнеклубней, в конце фазы цветения — начале фазы пожелтения нижних листьев (табл. 3).

Между тем на графике среднесуточного прироста массы целого растения (см. табл. 2) проявились только два максимума, соответствующие первому и второму усилению роста

вегетативных органов. Это объясняется тем, что органы семенного и вегетативного размножения составляют сравнительно небольшую часть массы растения, вместе с тем максимумы роста корнеклубней и соцветий георгины почти полностью совпадали с максимумами роста вегетативных органов.

Данные, отражающие ход онтогенетических изменений различных параметров фотосинтетической деятельности, показали следующее (табл. 4). Скорость изменения мощности слоя палисадной паренхимы но-

Таблица 3

Сроки проявления максимумов среднесуточного изменения ростовых параметров органов семенного и вегетативного размножения георгины культурной, день вегетации

Орган	Параметр (среднесуточный прирост)	Сорта		
		Ангажемент	Пионерский галстук	Озирис
Соцветия	Диаметр	70±2,55	85±2,62	90±2,62
	Сухая масса	80±1,97	95±2,89	100±2,02
	Сырая масса	80±1,97	95±2,89	100±2,02
Плоды	Сухая масса	115±2,29	125±2,02	130±2,02
	Сырая масса	115±2,29	125±2,02	130±2,02
Корнеклубни	Объем	80±2,29	90±2,62	100±2,02
	Сухая масса	85±2,55	95±2,62	105±2,36
	Сырая масса	85±2,55	95±2,62	105±2,36

Таблица 4

Сроки проявления максимумов среднесуточного изменения структурных и функциональных параметров фотосинтеза георгины культурной, день вегетации

Параметр	Сорта		
	Ангажемент	Пионерский галстук	Озирис
Мощность слоя палисадной паренхимы	5±1,15; 30±1,67	5±1,15; 40±1,15	5±1,58; 50±1,67
Количество хлоропластов в клетках палисадной паренхимы	5±0; 30±2,02	5±1,15; 40±2,36	5±1,15; 50±1,15
Количество хлоропластов в клетках губчатой паренхимы	5±1,15; 30±2,02	5±1,67; 40±2,02	5±1,58; 50±2,02
Содержание хлорофилла в листьях	5±1,15; 30±1,67	5±0; 40±1,67	5±1,58; 50±2,36
Фотохимическая активность хлоропластов	10±1,67; 50±1,67	15±2,36; 55±2,62	20±2,02; 75±2,02
Чистая продуктивность фотосинтеза	10±2,02; 50±2,02	15±2,02; 60±2,62	20±2,36; 70±2,62

вообразующихся листьев имела два статистически достоверных максимума. Первый из них приходился на фазу всходов, второй — на конец фазы бокового ветвления. Такие же максимумы проявились на графиках скорости накопления хлоропластов в клетках как палисадной, так и губчатой паренхимы.

Динамика накопления хлорофилла в листьях была аналогична динамике параметров мезоструктуры. Первый максимум имел место в фазу всходов, второй — в фазу бокового ветвления. Сходный характер имела и кривая среднесуточного изменения фотохимической активности хлоропластов. Динамика среднесуточных изменений чистой продуктивности фотосинтеза также характеризовалась наличием максимумов в фазы всходов и бутонизации.

Таким образом, сортовые различия у георгины культурной проявились в изменении продолжительности фаз развития (прежде всего фазы всходов и бокового ветвления), но не затрагивали онтогенетической динамики ростовых процессов и фотосинтетической деятельности.

Обсуждение

В результате анализа времени проявления максимумов различных параметров роста и фотосинтетической деятельности георгины удалось обнаружить определенные закономерности. В частности, в экспериментах проявилась следующая последовательность интенсификации ростовых процессов: площадь листьев — длина стеблей — объем корневой системы — линейный рост соцветий, плодов, корнеклубней. При этом в первый период интенсификации роста по усилению рост листьев опережал рост других вегетативных органов. Действительно, максимум линейного роста листьев происходил у сорта Ангажемент на 30-й день, у сорта Пионерский галстук — на 40-й день

и у сорта Озирис — на 50-й день вегетации (далее при указании времени проявления максимумов линейного роста сорта расположены в той же последовательности). Максимальное же усиление линейного роста стеблей приходилось на 35, 45, 55-е дни вегетации, а линейного роста корневой системы на 40, 50 и 60-е дни вегетации.

Во второй период интенсификации роста вегетативных органов максимум роста площади листьев проявлялся на 55, 65 и 75-е дни. Максимум увеличения длины стеблей — на 65, 75 и 85-е дни, а максимум роста объема корневой системы — на 65, 75 и 85-е дни вегетации. Биологическое значение этого феномена заключается, вероятно, в том, что первыми формируются органы, обеспечивающие воздушное питание растения. Можно заключить также, что интенсификация линейного роста происходит несколько раньше, чем интенсификация роста массы, что, вероятно, способствует скорейшему освоению растением среды обитания.

При сравнении хода онтогенетических изменений различных параметров фотосинтетической деятельности можно увидеть, что формирование структуры фотосинтетического аппарата опережает усиление его функциональной активности. Так, максимумы показателей мезоструктуры листьев приходились на 5 и 30, 40, 50-е дни вегетации, а максимумы фотохимической активности хлоропластов — на 10, 15, 20 и 50, 55, 75-е дни. Максимумы же чистой продуктивности фотосинтеза обнаруживались только на 10, 15, 20 и 50, 60, 70-е дни вегетации. Содержание хлорофилла в листьях георгины занимало промежуточное положение между структурными и функциональными параметрами фотосинтеза. Максимумы скорости накопления хлорофилла либо совпадали с максимумами фотосинтетической активности, либо опережали их.

При сопоставлении данных о онтогенетических изменениях роста и данных о онтогенетических изменениях фотосинтеза также обнаружилось некоторые закономерности. В годичном цикле развития георгины проявилась следующая последовательность морфофизиологических процессов: вначале формировался фотосинтетический аппарат, затем усиливалась его функциональная активность, после этого возрастали темпы линейного роста, а затем — роста массы. На начальном этапе годичного цикла листья обладали максимально высокими показателями мезоструктуры. Только через несколько дней достигали максимума содержание хлорофилла, фотохимическая активность хлоропластов и чистая продуктивность фотосинтеза. После этого усиливался рост листовой поверхности. Таким образом, в ранние фазы онтогенеза формировались предпосылки для последующей интенсификации роста надземных органов.

Второй период интенсификации роста был связан с формированием боковых стеблей. При этом сначала возрастали показатели мезоструктуры листа, затем — темпы накопления хлорофилла, скорость увеличения листовой поверхности, фотохимическая активность хлоропластов и чистая продуктивность фотосинтеза. После этого увеличивались темпы роста боковых стеблей и корней.

Таким образом, в годичном цикле развития георгины культурной темпы накопления фотосинтетических структур опережали темпы усиления фотосинтетической активности

и ростовых процессов. Между тем формирование нефункционирующего фотосинтетического аппарата лишается биологического смысла, если не направлено на будущее усиление фотосинтеза. В этой связи автор считает целесообразным отнести обнаруженный феномен к разряду преадаптаций [4, 5, 17]. Несмотря на то, что классическая трактовка основывается на понимании преадаптации как филогенетической сущности, в науке накопилось достаточно фактов, позволяющих поставить вопрос о целесообразности распространения этого понятия на онтогенетические процессы [3, 10, 12, 15].

Выводы

1. В годичном цикле развития георгины культурной проявляются три периода интенсификации роста. Первый связан с ростом главного побега, второй — с ростом боковых побегов, третий — с ростом соцветий, плодов и корневых клубней.

2. Интенсификация роста вегетативных органов характеризуется следующей хронологической последовательностью: формирование фотосинтетического аппарата, усиление фотосинтетической активности, усиление линейного роста, интенсификация роста массы.

3. Рост листьев опережает рост стеблей и корней.

4. Темпы формирования структуры фотосинтетического аппарата опережают темпы усиления его функциональной активности.

5. Установленную последовательность интенсификации морфофизиологических процессов можно отнести к разряду преадаптаций.

Библиографический список

1. Болондинский В.К. Экзогенная и эндогенная регуляция сезонного ритма фотосинтеза сосны обыкновенной / В.К. Болондинский, Л.М. Виликайнен // Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI веке. Сыктывкар, 2001.

2. Борзенкова Р.А. Формирование фотосинтетического аппарата и содержание эндогенных цитокининов в онтогенезе листа картофеля // Физиология растений, 1981. Т. 28. Вып. 4. С. 825-833.

3. Георгиевский А.Б. Проблема преадаптации. JL: Наука, 1974.

4. *Гуревич А.С.* Преадаптация и ее роль в жизни растений // Интродукция, акклиматизация и культивация растений. Калининград, 1996. С. 3-9.
5. *Гуревич А.С.* Преадаптация и адаптивный потенциал растений // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Тр. второй межд. конф. Санкт-Петербург, 1999. С. 147-151.
6. *Мокроносов А.Т.* Эндогенная регуляция фотосинтеза в целом растении // Физиология растений, 1978. Т. 25. Вып. 5. С. 938-951.
7. *Мокроносов А.Т.* Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1978. Т. 61. С. 119-133.
8. *Мокроносов А.Т.* Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981.
9. *Ничипорович А.А.* О формировании и продуктивности работы фотосинтетического аппарата разных культурных растений в течение вегетационного периода // Физиология растений, 1961. Т. 8. С. 19-28.
10. *Опритов В.А.* Возникновение потенциалов действия у высших растений в ответ на незначительное локальное охлаждение // Физиология растений, 1982. Т. 29. С. 328-334.
11. *Расулов Б.Х.* Изучение взаимосвязи фотосинтетической и ростовой функции целого куста хлопчатника // IV съезд общества физиологов растений России. Тезисы докладов. М., 1999. С. 90-91.
12. *Реймерс Н.Ф.* Популярный биологический словарь. М., 1991.
13. *Скоробогатова И.В.* Особенности действия гиббереллина на рост и фотосинтез проростков ячменя в зависимости от их возраста // Физиологические основы ростовых процессов. М., 1986. С. 44-46.
14. *Сорокина Г.И.* Влияние различного уровня минерального питания на физиологические процессы, урожай и качество клубней картофеля // Влияние условий минерального питания на процессы роста и развития сельскохозяйственных культур. Курск, 1983. С. 24-29.
15. *Тараканов И.Г.* Феномен опережающего отражения действительности в адаптивных стратегиях растений [Адаптивность растений к неблагоприятным условиям (на примере реакции на изменение освещенности в процессе онтогенеза)] // Доклады ТСХА, 2007. Вып. 279. Ч. 1. С. 165-168.
16. *Braun P.* The influence of brassinosteroid on growth and parameters of photosynthesis of wheat and mustard plants // Plant Physiology, 1984. V. 116. P. 189-196.
17. *Gurevich A.S.* New approach to understanding of prospective adaptation // Transactions of international scientific conference Plant genefund accumulation, evaluation and protection in the botanical gardens. Vilnius, 1999. S. 47-49.
18. *Mac-Kinney G.* Absorption of light by chlorophyll solutions // J. Biol. Chem., 1941. V. 140. P. 315-322.

Рецензент — д. б. н. А.В. Исачкин

SUMMARY

Both ontogenetic dynamics of various growth parameters and photosynthesis in cultivated *Dahlia* have been investigated. Two intensification periods of vegetative organs growth, accompanied by an increase in photosynthetic activity, have been determined. Chronological succession of morpho - physiological processes intensification is established in the article.

Key words: *Dahlia x cultorum* Thorsr. Et Reis., growth, photosynthesis, ontogenesis, pre - adaptation.

Гуревич Александр Самуилович — к. б. н. Тел./Факс (4012) 21-08-47. Эл. почта: gur@kalinigradka.ru.