

УДК 581.13.035:633.854.78

## ПОГЛОЩАЮЩАЯ АКТИВНОСТЬ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ РАСТЕНИЙ ПОДСОЛНЕЧНИКА ПРИ РАЗНОЙ ДЛИНЕ ФОТОПЕРИОДА

П. К. БЕХЕРА, М. Н. КОНДРАТЬЕВ, Е. Е. КРАСТИНА  
(Кафедра физиологии растений)

Длина фотопериода определяет продолжительность фотосинтетической деятельности растений в течение суток, поэтому, как правило, накопление биомассы находится в прямой корреляции с данным фактором. Это относится и к подсолнечнику [2, 15]. Торможение ростовых процессов при коротком фотопериоде по сравнению с длинным отражается и на других функциях растения. Например, у растений разных фотопериодических групп на коротком дне выше интенсивность темнового дыхания [7, 17, 23], больше накопление на единицу сухой массы общего и белкового азота, свободных аминокислот [3, 14, 18, 22], калия, кальция и магния [15]. Последнее свидетельствует о том, что сокращение фотопериода сильнее влияет на воздушное питание, чем на корневое. Сходная картина наблюдается и при взаимном затенении растений, хорошо обеспеченных минеральным питанием. В этих условиях у подсолнечника тормозится накопление биомассы, но увеличиваются поглощение макроэлементов на единицу массы корней и концентрация их в органах [10]. Обратная корреляция между размером площади или массой органов и их функциональной активностью характерна и для других физиологических процессов [12]. В связи с этим можно предположить о существовании корреляции между изменениями массы корней и их поглощающей активности при варьировании длины фотопериода.

Поглощение растениями элементов минерального питания часто имеет суточный ритм [6, 11, 20, 21, 24]. Это необходимо учитывать при изучении поглощающей функции корней растений, так как наличие суточного ритма и его параметры служат дополнительной характеристикой процесса поглощения. Влияние длины фотопериода на такие ритмы изучено недостаточно. Имеются данные о том, что у периллы суточный ритм поглощения фосфора сильнее выражен в случае короткого дня, чем при длинном [19]. В условиях короткого дня отмечено также увеличение амплитуды колебаний суточных ритмов транспирации фасоли [8] и выделения  $\text{CO}_2$  листьями *Bryophyllum fedtschenkoi* [16]. Установлено небольшое влияние фотопериода на продолжительность дневной и ночной фаз в суточном ритме движения листьев растений [5, 13]. Однако этих данных недостаточно для суждения о зависимости параметров суточного ритма поглощения элементов минерального питания растениями от длины фотопериода.

Целью нашей работы было изучить интенсивность и ритмичность поглощения макроэлементов растениями подсолнечника при варьировании длины фотопериода.

### Методика

Опыты проводили в контролируемых условиях лаборатории физиологии растений Тимирязевской академии. Подсолнечник сорта Одесский 63 выращивали в вод-

ной культуре на 0,5 нормы питательной смеси Кнопа, по 1 растению в литровом сосуде. Раствор меняли еженедельно, рН доводили до 5,4 через день. Температура

воздуха была 20° круглосуточно, источником света служили люминесцентные лампы ЛБЦ-30. В первые 14 или 17 дней (в опытах 1 и 2 соответственно) все растения росли при фотопериоде 16 ч. Затем их распределяли на 4 варианта (фотопериоды 12, 16, 20 и 24 ч). Изменяли фотопериод путем сдвига времени выключения света, время включения света сохранялось прежним (8 ч утра). Разные фотопериоды создавались в специальных камерах с автоматической регулировкой светового режима. Интенсивность облучения растений ФАР в камерах составляла 40 Вт/м<sup>2</sup>. Камеры снабжены принудительной вентиляцией для поддержания заданной температуры воздуха.

Поглощение подсолнечником элементов минерального питания определяли во время смены фотопериодических условий и спустя 10—12 дней. Для этого по 5 растений каждого варианта помещали на свежеприготовленные питательные растворы, которые меняли с интервалом 4 ч, чтобы проследить за суточными изменениями

поглощения. Общая продолжительность опытного периода составляла 28 ч. О поглощении макроэлементов растениями судили по их убыли за 4 ч из питательного раствора. Нитратный азот определяли с помощью селективного электрода на иономере универсальном ЭВ-74, калий — на пламенном фотометре, кальций и магний — на атомном абсорбционном спектрофотометре, фосфор — колориметрическим методом по Кирсанову. В первый срок, когда еще не могло проявиться влияние фотопериода на массу растений, поглощение макроэлементов рассчитывали только на 1 растение, а во второй срок — на 1 растение и на 1 г сухой массы корней. Показатели выражали в миллимолях или микромолях. Амплитуду колебаний в суточных ритмах поглощения вычисляли по данным, рассчитанным на 1 растение (полуразность между максимумом и минимумом поглощения). Результаты подвергали статистической обработке. Достоверность разницы между вариантами оценивали по критерию Стьюдента.

### Результаты исследований

Через 10 и 12 дней после изменения фотопериодических условий в опытах 1 и 2 сухая масса растений была одинаковой при фотопериодах 16 и 20 ч, несколько меньшей — при фотопериоде 12 ч и значительно большей — при непрерывном освещении. В варианте с коротким фотопериодом доля корней в общей массе растения была меньше, чем в остальных вариантах (табл. 1). Следовательно, в этот срок наиболее целесообразно сравнивать варианты по поглощению ионов на единицу массы корней.

В опыте 1 изменение длины фотопериода отразилось на поглощении подсолнечником отдельных макроэлементов сильнее на 1-е сутки, чем на 10-е, т. е. обнаружилась определенная адаптация растений к новым фотопериодическим условиям.

В 1-е сутки при сокращении фотопериода с 16 до 12 ч поглощение за 28 ч калия уменьшилось в 1,5 раза, магния — более чем в 2 раза, а при удлинении фотопериода до 20 ч поглощение азота растениями увеличилось в 2,75 раза. При переводе растений на непрерывный свет усилилось поглощение азота, фосфора, калия и кальция (табл. 2). Так как в этот срок влияние фотопериода на массу растений проявиться еще не могло, указанные различия по вариантам отражали изменения поглощающей активности корней. Последняя ослаблялась при сокращении и увеличивалась при удлинении фотопериода.

Т а б л и ц а 1

Воздушно-сухая масса растений через 10 (опыт 1) и 12 дней (опыт 2) после начала варьирования длины фотопериода (масса корней дана в г — числитель и в % от массы всего растения — знаменатель)

Показатель	12 ч	16 ч	20 ч	24 ч
Опыт 1				
Все растение, г	3,97±0,21	4,29±0,14	4,29±0,18	6,81±0,22
Корни	0,70±0,05	0,89±0,04	0,90±0,06	1,47±0,08
	17,6	20,7	20,9	21,6
Опыт 2				
Все растение, г	6,14±0,13	8,05±0,55	8,08±0,47	10,72±0,38
Корни	1,45±0,05	2,20±0,18	2,14±0,18	2,73±0,08
	23,6	27,3	26,5	25,5

Поглощение макроэлементов подсолнечником в 1-е и 10-е сутки после изменения длины фотопериода (суммарно за 28 ч)

Фотопериод, ч	N	K	P	Ca	Mg
	ммоль		мкмоль		
1-е сутки (на 1 растение)					
12	3,8±1,8	0,35±0,04	96±18	4,9±0,7	26±6,2
16	4,0±0,4	0,52±0,02	104±7	5,5±1,3	62±9,7
20	11,0±2,4	0,51±0,04	89±7	4,1±0,9	23±6,2
24	19,0±1,4	0,99±0,10	133±9	15,6±1,8	54±7,4
10-е сутки (числитель — на 1 растение, знаменатель — на 1 г массы корней)					
12	26,2±2,3	1,49±0,25	130±5	30,0±3,8	340±14
	38,0±4,3	2,14±0,38	233±41	42,2±3,2	496±45
16	34,1±1,6	1,93±0,05	155±10	27,6±8,0	375±20
	38,5±1,6	2,20±0,14	176±14	31,5±9,2	427±36
20	28,6±2,6	1,78±0,08	152±16	—	378±12
	33,1±6,3	2,01±0,13	172±23	—	432±44
24	48,8±0,8	3,07±0,11	223±18	39,2±12,5	565±8
	33,6±1,7	2,14±0,19	155±20	28,7±10,0	359±47

На 10-е сутки после смены фотопериодических условий (12, 16 и 20 ч) достоверных различий в поглощении всех макроэлементов уже не было. Только при непрерывном освещении поглощение макроэлементов на 1 растение оказалось больше, чем в остальных вариантах, что обуславливалось увеличением массы корней, а не их функциональной активности.

На единицу массы корней эти растения поглощали азота даже меньше, чем контрольные (при 16 ч); отмечалась тенденция к снижению поглощения ими фосфора, кальция и магния. И наоборот, при фотопериоде 12 ч наблюдалась тенденция к повышению поглощения этих элементов на 1 г корней (табл. 2). Установлена отрицательная корреляция между долей корней в общей массе растения и интенсивностью поглощения на 1 г корней фосфора ( $-0,99$ ), магния ( $-0,91$ ) и азота ( $-0,62$ ).

Суточные ритмы поглощения азота и калия подсолнечником после смены фотопериодических условий тоже сильнее изменялись в 1-е сутки, чем в 10-е. В первый срок при переходе на фотопериод 12 ч (после предварительного выращивания при фотопериоде 16 ч) уменьшилась продолжительность дневной фазы ритма, а при переходе на фотопериод 20 ч — увеличилась (рис. 1). В условиях непрерывного освещения поглощение азота растениями лишь незначительно снизилось в бывший темновой период, тогда как поглощение калия вообще утратило суточный ритм. Амплитуда колеба-

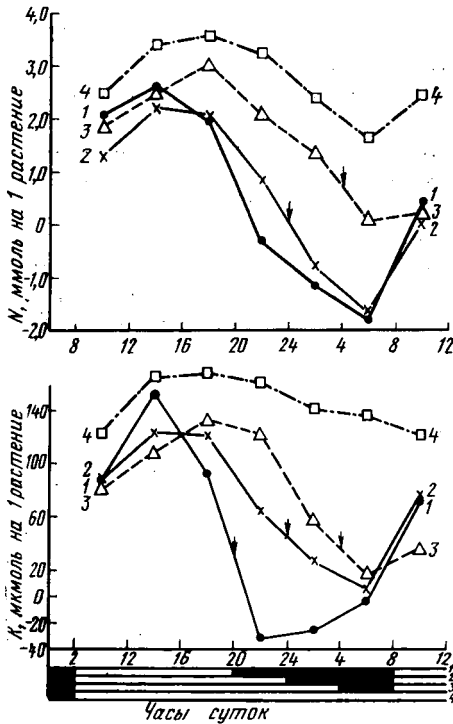


Рис. 1. Суточные ритмы поглощения азота и калия подсолнечником во время изменения фотопериодических условий. 1, 2, 3 и 4 — фотопериоды 12, 16, 20 и 24 ч соответственно. Стрелкой указано время включения света.

ний ритмов поглощения азота, фосфора и калия была максимальной при фотопериоде 12 ч и минимальной — при фотопериоде 24 ч (табл. 3).

Во второй срок наблюдалось выравнивание суточных ритмов поглощения азота и калия подсолнечником при фотопериодах 12, 16 и 20 ч. Во всех этих вариантах минимумы совпадали во времени (4—8 ч), а переход от дневной к ночной фазе несколько ускорялся лишь при самом коротком фотопериоде (рис. 2). Амплитуда колебания ритмов поглощения азота еще зависела от длины фотопериода, но ритмы поглощения калия и фосфора по данным вариантам уже достоверно не различались (табл. 3). При непрерывном освещении суточные ритмы поглощения макроэлементов растениями отсутствовали. Ранее было установлено, что у подсолнечника суточные ритмы поглощения ионов сохраняются только при низкой интенсивности непрерывного света — порядка 1000—2000 лк [9]. В условиях наших опытов при большей интенсивности облучения и постоянной температуре не проявлялись эндогенные компоненты регуляции таких суточных ритмов. Однако такие компоненты обнаруживались при фотопериодах 12, 16 и 20 ч; при длинных фотопериодах ослабление интенсивности поглощения ионов предшествовало началу темноты; время наступления максимальной и особенно минимальной интенсивности поглощения почти совпадало при всех указанных фотопериодах. Этому, видимо, способствовала связь поглощения ионов с колебаниями циркадной системы биологических часов.

Таким образом, результаты опыта 1 показали, что поглощающая активность корневой системы подсолнечника и ее ритмичность существенно изменяются лишь во время смены фотопериодических условий. После адаптации растений к новым фотопериодам уровень поглощения макроэлементов на единицу массы корней и суточные ритмы этого процесса выравниваются. Только при непрерывном освещении суточные ритмы затухают и поглощающая активность корневой системы подсолнечника снижается (в расчете на 1 г корней). В условиях короткого фотопериода тормозится рост растений, снижается доля корней в общей сухой массе, что приводит к увеличению функциональной нагрузки на корневую систему и способствует усилению относительного поглощения некоторых макроэлементов.

Результаты опыта 2 в основном были аналогичными. В 1-е сутки при переходе с фотопериода 16 ч на 12 ч уменьшилось поглощение растениями азота с 26,3 до

Таблица 3

Амплитуда колебаний суточных ритмов поглощения азота, калия и фосфора подсолнечником в 1-е и 10-е сутки после изменения длины фотопериода (опыт 1)

Фотопериод, ч	Суточные ритмы поглощения		
	N, ммоль	K, мкмоль	P, мкмоль
1-е сутки			
12	2,15±0,19	94±10	11,1±0,8
16	1,98±0,05	64±6	3,7±0,6
20	1,51±0,15	63±7	2,7±0,6
24	1,03±0,17	33±6	2,5±0,4
10-е сутки			
12	2,10±0,27	151±20	4,7±1,0
16	1,73±0,27	172±11	3,5±0,7
20	1,39±0,14	148±11	4,8±0,3

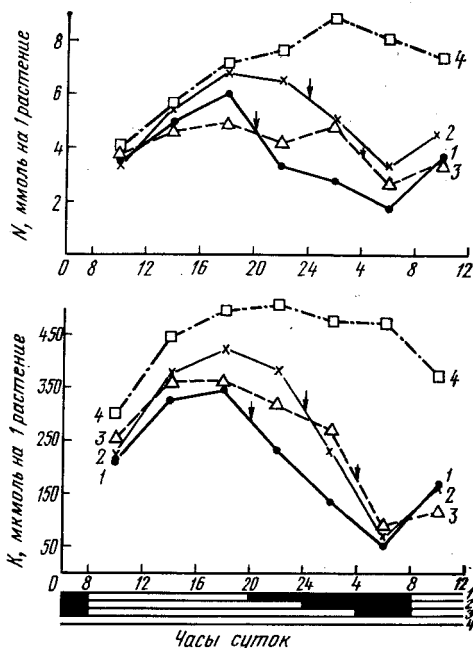


Рис. 2. Суточные ритмы поглощения азота и калия подсолнечником на 10-е сутки воздействия разными фотопериодами.

Поглощение макроэлементов подсолнечником в 12-е сутки после изменения длины фотопериода (суммарно за 28 ч)

Фотопериод, ч	N, моль	P	Ca	Mg
На 1 растение				
12	17,0±2,1	33,0±4,2	793±28	114±11
16	18,0±0,7	41,0±5,0	762±49	116±15
20	20,3±3,4	38,6±9,0	903±65	125±17
24	15,2±2,4	65,9±8,3	830±36	120±10
На 1 г сухой массы корней				
12	11,6±1,1	22,8±2,8	552±36	79±8
16	8,4±0,8	18,3±0,8	358±39	55±8
20	9,2±1,0	17,8±3,5	441±67	60±10
24	5,6±1,0	23,9±2,4	304±12	44±3

23,3 ммоль, фосфора — с 80 до 64 мкмоль. Увеличение фотопериода с 16 до 20 ч мало отразилось на поглощении растениями азота, но при этом повысилось поглощение фосфора с 80 до 156 мкмоль, а при непрерывном освещении оно возросло до 126 мкмоль.

На 12-е сутки после перехода на фотопериоды 12, 16 и 20 ч уже не было достоверных различий в поглощении азота, фосфора, кальция и магния на 1 растение. Но так как масса корней при фотопериоде 12 ч была меньше, чем в контроле, то поглощение азота, кальция и магния на 1 г оказалось выше (табл.4). При непрерывном освещении эти показатели в расчете на 1 растение не превышали контроль, а в расчете на 1 г корней уступали ему и особенно варианту короткого дня. При непрерывном освещении только поглощение фосфора в расчете на 1 растение было выше, чем в остальных вариантах опыта, но в расчете на 1 г корней достоверно не отличалось. Во второй срок выявлена отрицательная корреляция между долей корней в общей сухой массе и поглощением на 1 г корней азота (—0,47), фосфора (—0,75), кальция (—0,65) и магния (—0,64).

При фотопериодах 12, 16 и 20 ч у растений были хорошо выражены суточные ритмы поглощения азота и кальция: максимальный уровень в 16—20 ч и минимальный — в 4—8 ч. Как и в опыте 1, амплитуда колебаний ритма поглощения азота при коротком фотопериоде была больше, чем при длинном. Но параметры ритма поглощения кальция были

Таблица 5

Некоторые параметры суточных ритмов поглощения азота, кальция и магния подсолнечником в 12-е сутки после изменения длины фотопериода (опыт 2)

Фотопериод, ч	Максимум	Минимум	Амплитуда колебаний
Ритм поглощения N, ммоль			
12	4,90±0,14	1,60±0,31	1,65±0,10
16	4,11±0,20	1,41±0,19	1,34±0,29
20	4,72±0,32	2,36±0,30	1,18±0,09
Ритм поглощения Ca, мкмоль			
12	311±35	25±8	143±21
16	307±8	26±10	140±8
20	308±26	27±7	140±12
Ритм поглощения Mg, мкмоль			
12	29,2±2,9	14,1±2,1	7,5±1,2
16	25,8±1,7	14,6±2,6	5,6±0,4
20	27,5±2,1	14,6±4,2	6,4±1,7

сходными у растений указанных вариантов. Ритм поглощения магния оказался слабо выраженным, амплитуда его колебаний была небольшой (табл. 5).

### Обсуждение результатов

В опытах подтвердилось наше предположение о том, что реакция подсолнечника на сокращение длины фотопериода сходна с реакцией на взаимное затенение растений при загущении в ценозе. При переходе с фотопериода 16 ч на фотопериод 12 ч у подсолнечника наблюдалось небольшое торможение ростовых процессов, уменьшение доли корней в общей сухой массе растения, однако функциональная активность корневой системы не только не угнеталась, а даже активизировалась. Об этом свидетельствовало повышение поглощения макроэлементов на единицу массы корней через 10—12 дней воздействия коротким фотопериодом. И наоборот, при непрерывном освещении в течение этого времени увеличивалось накопление биомассы, но проявилась тенденция к ослаблению функциональной активности корней. Так, поглощение основного элемента — азота — на единицу массы корней было ниже, чем у растений, растущих при чередовании света и темноты в суточном цикле. Возможно, одной из причин этого является затухание суточного ритма поглощения азота.

В целом же длина фотопериода оказывает относительно небольшое влияние на функциональную активность корней подсолнечника после адаптации растений к данному фактору. Существенные сдвиги в интенсивности и ритмичности поглощения макроэлементов наблюдались только во время смены фотопериодических условий: при сокращении фотопериода функциональная активность корней уменьшалась, при удлинении его — увеличивалась.

Параметры суточных ритмов во время смены фотопериода сдвигаются сильнее, чем спустя 10—12 дней. Это подтверждает принадлежность таких ритмов к группе эндогенных, контролируемых биологическими часами. Для эндогенных суточных ритмов характерно более сильное изменение параметров в переходный период, в первые сутки после изменения световых или температурных условий [1, 4, 16].

### Выводы

1. Поглощающая активность корней подсолнечника под влиянием смены фотопериода (с 16 до 12, 20 и 24 ч) изменяется двухфазно. В 1-е сутки она уменьшается при сокращении фотопериода и увеличивается при его удлинении. Через 10—12 дней относительное поглощение (на единицу массы корней) одних макроэлементов (фосфор, калий) уже не зависело от фотопериода, а других (азот, кальций, магний) при фотопериоде 12 ч было выше, чем при фотопериоде 24 ч.

2. Амплитуда колебаний и продолжительность ночной фазы в суточных ритмах поглощения азота, фосфора и калия подсолнечником были сначала тем больше, чем короче фотопериод, а затем эти различия нивелировались при фотопериодах 12, 16 и 20 ч; непрерывный свет вызывал затухание суточных ритмов поглощения макроэлементов подсолнечником.

3. Через 10—12 дней после смены фотопериодических условий доля корней в сухой массе растений была наименьшей при коротком дне, что могло определять повышение поглощающей активности корней в этом варианте.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Ашофф Ю. Экзогенные и эндогенные компоненты циркадных ритмов. — В сб.: Биол. часы. М.: Мир, 1964, с. 27—57.
2. Баранский Д. И. О биологическом анализе сортов подсолнечника при различной длине дня. — Яровизация, 1936, № 2—3, с. 67—76.
3. Бабенко В. И., Инкина А. Г. Влияние фотопериодического воздействия на содержание свободных аминокислот и аспарагина у культурных зла-

- ков. — Науч.-техн. бюл. Всесоюз. селек.-генет. ин-та, 1968, вып. 9, с. 60—63. — 4. Бюннинг Э. Ритмы физиологических процессов / Физиологические часы. М.: ИЛ, 1961. — 5. Гунар И. И., Крастина Е. Е. Влияние свето-темновых режимов на ритм движения листьев растений. — Изв. ТСХА, 1961, вып. 5, с. 55—70. — 6. Гунар И. И., Крастина Е. Е., Петров-Спиридонов А. Е. Ритмичность поглощающей и выделительной деятельности корней. — Изв. ТСХА, 1957, вып. 4, с. 181—206. — 7. Жданова Л. П. Влияние длины дня на интенсивность дыхания растений. Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР, 1951, т. VII, вып. 2, с. 304—315. — 8. Карманов В. Г., Пумпянская С. Л. Отражение фотопериодического ритма выращивания на процессе транспирации фасоли. — Агробиология, 1956, № 6 с. 117—124. — 9. Крастина Е. Е. Влияние интенсивности непрерывного освещения на проявление эндогенных компонентов в суточных ритмах поглощения подсолнечником воды и ионов питательных солей. — Изв. ТСХА, 1965, вып. 2, с. 87—95. — 10. Крастина Е. Е. Минеральное питание подсолнечника при цено-тическом взаимодействии растений. — Изв. ТСХА, 1984, вып. 5, с. 95—103. — 11. Крастина Е. Е., Редди Б. П., Кондратьев М. Н. Суточные изменения поглощения нитрата и активности нитратредуктазы в корнях подсолнечника. — Изв. ТСХА, 1983, вып. 6, с. 98—102. — 12. Мокронов А. Т. Интеграция функций роста и фотосинтеза. — Физиол. раст., 1983, т. 30, вып. 5, с. 868—880. — 13. Мошков Б. С. Влияние фотопериодических условий на суточный ритм движения листьев фасоли. — Биофизика, 1956, с. 1, вып. 4, с. 334—340. — 14. Печеницина А. М. Влияние длинного полярного дня на содержание сахаров и азота у лука репчатого. — Физиол. раст., 1960, т. 7, вып. 5, с. 602—605. — 15. Попова М. В., Крастина Е. Е. Влияние длины дня и условий питания на содержание калия, кальция и магния в подсолнечнике. — Изв. ТСХА, 1970, вып. 6, с. 3—13. — 16. Уилкинс М. Влияние света на ритмы растений. — В сб.: Биол. часы, М.: Мир, 1964, с. 196—219. — 17. Цыбулько В. С. Фотосинтез и дыхание в связи с фотопериодической реакцией растений. — Тр. Харьк. СХИ, 1971, с. 12—24. — 18. Arthur J. M., Guthrie J. D., Newell J. M. — Amer. J. Bot., 1930, vol. 17, p. 416—481. — 19. Deleuze G. — Реф. журн. «Физиол. раст.», 1966, № 9, реф. 76. — 20. Hanson J. B., Bid-dulph O. Plant Physiol., 1953, vol. 28, N 3, p. 356—370. — 21. Kondo T. — Plant a. Cell Physiol., 1982, vol. 23, N 5, p. 909—915. — 22. Misra G., Mishra S. — Bot. Gaz., 1971, vol. 132, N 3, p. 167—171. — 23. — Mousseau M. — Plant Sci., Lett., 1977, vol. 9, N 9, p. 339—346. — 24. Pearson C. J., Steer B. T. — Planta, 1977, Bd. 137, N 2, S. 107—112.

Статья поступила 27 марта 1985 г.

#### SUMMARY

The influence of photoperiod upon intensity and rhythmic absorption of mineral nutrition by Sunflower plants (*Helianthus annuus* L.), grown in water culture (Knoop's medium) under 20 °C and light intensity of 40 Wt/m<sup>2</sup> FAR was studied. The first 14—17 days the plants were under photoperiod of 16 h then under photoperiods of 12, 16, 20 and 24 h. During change in photoperiod, oscillation amplitude and duration phases in diurnal rhythms of absorption of macroelements. Total absorption of these elements for 28 h decreased under photoperiod of 12 h and increased under photoperiods of 20 and 24 h. After 10—12 days these differences decreased. Absorption of all macroelements over 1 gm. root was equal under photoperiods of 16 and 20 h, absorption of N, Ca and Mg was hegher under photoperiod of 24 h.