

УДК 633.31:632.111.6:[581.12+581.132]

ИЗМЕНЕНИЕ МОРОЗОСТОЙКОСТИ, ФОТОСИНТЕЗА И ДЫХАНИЯ У ЛЮЦЕРНЫ ПОД ВЛИЯНИЕМ ХЛОРХОЛИНХЛОРИДА

Н. Н. ТРЕТЬЯКОВ, В. В. ГОМЕР

(Кафедра физиологии растений)

Интенсивность и эффективность биоэнергетических процессов фотосинтеза и дыхания наряду с другими факторами обуславливают способность растений переносить неблагоприятные условия. Одним из важнейших процессов, определяющих степень закаленности растений и, следовательно, успешную перезимовку, является фотосинтез [7]. Накопление запасных питательных веществ происходит за счет фотосинтеза на фоне подавленного в конце осени роста и развития [15]. Первая фаза закаливания травянистых растений связана с остановкой роста и коррелирует с повышением их морозостойкости даже при отсутствии других факторов закаливания [16]. Таким образом, агротехника выращивания зимующих растений в предзимний период должна обеспечить условия для наиболее высокого фотосинтеза при одновременном ограничении роста [2]. В этих целях в осенний период перспективно использовать ретарданты.

Известно, что обработка ретардантами вызывает изменения роста и морозостойкости люцерны [13, 14, 17]. Сведений о влиянии хлорхолинхлорида (ССС) на показатели, определяющие морозостойкость люцерны, мало. Показано лишь, что повышение морозостойкости коррелирует с увеличением содержания растворимых белков и сахарозы [18].

В настоящей работе представлены результаты изучения влияния хлорхолинхлорида на морозостойкость, фотосинтетический и дыхательный газообмен люцерны.

Методика

Опыты проводились в Лаборатории искусственного климата Московской сельско-

хозяйственной академии им. К. А. Тимирязева в 1981—1983 гг.

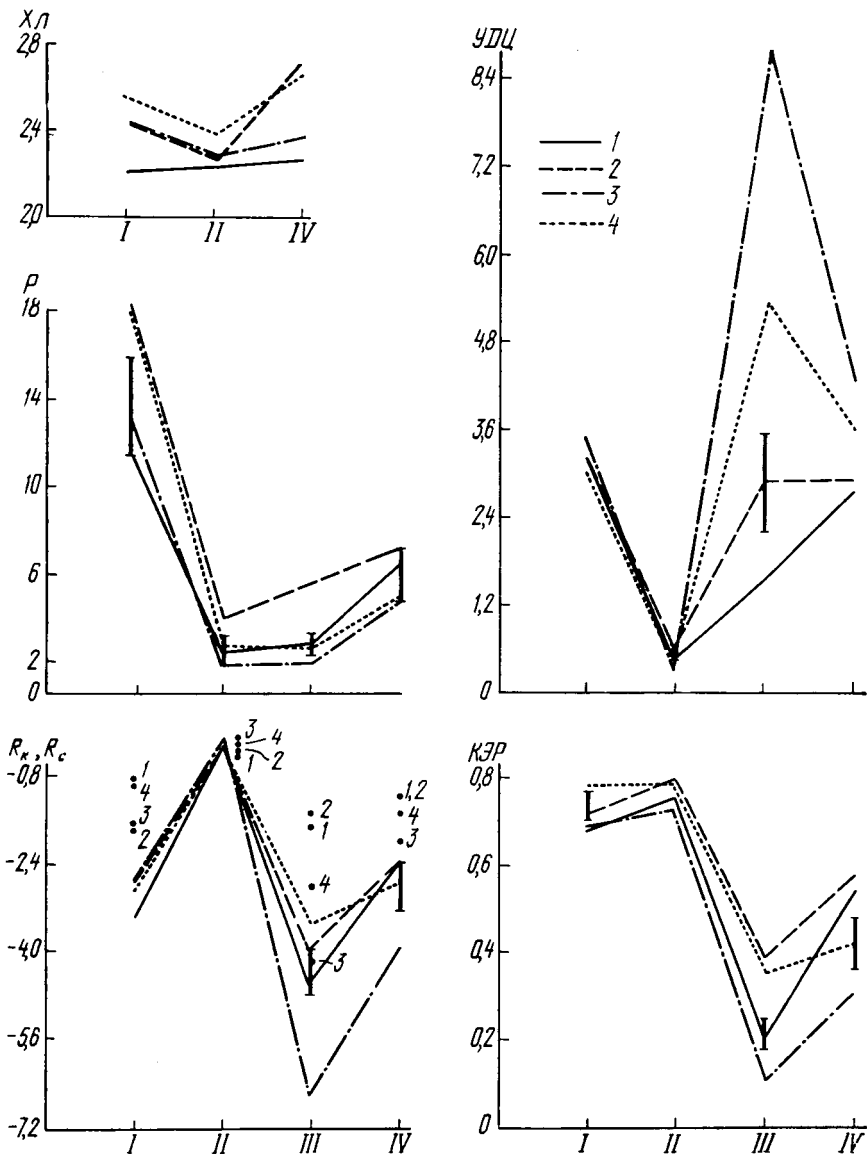
Объектом исследования служила люцерна (*Medicago sativa* L.) Северная гибридная 69 (морозостойкий сорт) и Славянская местная (слабоморозостойкий сорт). Растения выращивали в климатической камере КТЛК-1250 в литровых сосудах, содержащих 1,2 кг песка и питательный раствор Кюппа (1 н.). В каждом сосуде выращивали по 6 растений. В фазу 3—4 настоящих листьев люцерну опрыскивали водным раствором 60% хлорхолинхлорида в концентрации 4 г д.в. на 1 л. Расход рабочей жидкости — 2,5 мл на сосуд. В контроле производили опрыскивание водой. Световой период — 16 ч в сутки (ФАР 70 Вт/м²), относительная влажность воздуха при выращивании 60 ± 5%, температура 20 ± 1°, концентрация CO₂ — естественная, влажность песка — 70% полной влагоемкости. В фазу 6—7 настоящих листьев растения закаливали при 2°, промораживали и отращивали по методике, описанной ранее [10]. Критерием морозостойкости люцерны служили степень выживаемости и накопление биомассы растений после промораживания через 15 сут отращивания.

Суточный ход газообмена надземной части и корневой системы люцерны регистрировали через 10 сут после обработки при 20°, в 1-ю фазу закаливания и через 5 и 15 сут отращивания. CO₂-обмен в токе воздуха измеряли с помощью инфракрасного газоанализатора ГИП-10МБ-2. Для регистрации CO₂-обмена надземных частей интактных растений использовали термовентилируемые камеры из оргстекла. Определение CO₂-обмена корневой системы производилось при помощи специальных насадок на сосуды в комплекте с термовентилируе-

Таблица 1

Биометрические показатели и морозостойкость люцерны без обработки (числитель) и после обработки СССР (знаменатель)

Сорт	Через 10 сут после обработки			После закаливания		Через 15 сут отращивания		
	ингибированные роста, %	сухая масса растений, г	корнеобесеченность, %	сухая масса растений, г	корнеобесеченность, %	сухая масса растений, г	корнеобесеченность, %	количество выживших растений, %
Северная гибридная 69	—	0,51	74,9	0,66	80,5	0,42	81,4	55,5
	9,7	0,52	91,4	0,62	94,5	0,49	83,1	77,7
Славянская местная	—	0,54	76,1	0,59	80,2	0,22	79,3	17,7
	13,4	0,52	84,3	0,58	95,5	0,29	84,4	33,3
НСР ₀₅	—	—	10,6	—	14,4	0,09	—	12,8



Содержание хлорофилла в листьях люцерны (Хл, мг на 1 г сырого вещества), интенсивность видимого фотосинтеза (P), дыхания корней (R_k) и надземной части (R_c , точки в поле графика), удельная дыхательная цена (УДЦ), коэффициент эффективности роста (КЭР) при обработке ССС.

1, 2 — Северная гибридная 69; 3, 4 — Славянская местная; 1, 3 — без обработки (контроль); 2, 4 — обработка ССС; I — через 10 сут после обработки (20°); II — I-я фаза закаливания (2°); III — через 5 сут отращивания (20°); IV — через 15 сут отращивания (20°).

мыми камерами. Коэффициент перевода поглощенного и выделенного CO_2 на сухое вещество принимался равным 0,68 г сухого вещества на 1 г CO_2 [3]. Дыхание надземных частей на свету принималось равным темновому дыханию. Концентрацию хлорофилла *a* и *b* устанавливали в ацетоновой вытяжке на спектрофотометре СФ-16. Содержание пигмента в листьях рассчитывали по формулам, взятым из [1]. Повторность определений 3-кратная.

Результаты исследований

Обработка ССС вызывала изменение биометрических характеристик и морозостойкости люцерны (табл. 1). Ингибирован-

ние роста у обработанных растений составило 9,7—13,4%. По сухой биомассе обработанные растения и люцерна морозостойкого сорта превосходили контрольные и растения слабоморозостойкого сорта только после промораживания в период отращивания.

Важным биометрическим показателем, характеризующим степень пропорциональности развития надземной и подземной частей, а также степень их устойчивости к стрессовым условиям, является корнеобеспеченность [6, 11]. У обработанных растений она была выше, чем у контрольных (достоверные различия выявлены до промораживания растений). Вызванная обработкой ССС и закаливанием формативная пе-

рестройка сопровождалась возрастанием морозостойкости. Увеличилось количество выживших после промораживания растений у морозостойкого сорта — на 22,2 %, у слабоморозостойкого — на 16,4 %.

Растения, обработанные ССС, в большинстве случаев характеризовались замедленным ростом в конце осени, повышенным содержанием хлорофилла в листьях и более высокой интенсивностью фотосинтеза, что, вероятно, и обусловило повышение морозостойкости растений [5]. В листьях обработанной люцерны отмечено увеличение количества хлорофилла (рисунок). Высокое содержание пигмента пластид некоторые авторы [12] считают одним из признаков морозостойкости сортов. В наших опытах этого не выявлено.

Обработка люцерны ССС существенно влияла на CO_2 -обмен надземной и подземной частей растений (рисунок). Интенсивность видимого фотосинтеза у обработанной люцерны морозостойкого сорта через 10 дней после опрыскивания была выше, чем в контроле, на 62 %, у слабоморозостойкого сорта — на 38 %, а в период закаливания — соответственно на 77 и 173 %, через 5 сут отращивания — на 92 и 78, через 15 сут — на 12 и 7 %. При закаливании отмечено слабое усиление интенсивности дыхания обработанных ССС растений и растений морозостойкого сорта. Интенсивность дыхания люцерны в период отращивания в варианте с опрыскиванием была существенно ниже, чем в контроле, и приближалась к интенсивности дыхания неповрежденных промораживанием растений. Таким образом, о состоянии растений, степени повреждения, сопротивляемости повреждающему фактору в известной мере можно судить по изменению фотосинтетического и дыхательного газообмена.

Анализ литературных данных [8, 9] и результаты наших исследований (табл. 2) позволяют предположить, что более высокие затраты сухого вещества на дыхание у сорта Северная гибридная 69 и обработанных ССС растений в 1-ю фазу закаливания связаны с их повышенной морозостойкостью (табл. 1).

При определении суточных затрат сухого вещества на дыхание мы использовали показатель удельная дыхательная цена — УДЦ [4]. Он выражается в процентах от

сухой биомассы целого растения. Наибольшими значениями УДЦ характеризовались растения слабоморозостойкого сорта через 5 сут после отращивания (рисунок). УДЦ в контроле составила 8,7 %, т. е. на дыхание каждого грамма биомассы затрачивалось 87 мг сухого вещества.

Отношение между дыхательными затратами (R) и накапливаемыми в процессе фотосинтеза ассимилятами (P_q) изменялось под влиянием ССС, температуры и сортовых особенностей (табл. 2). Это отношение у обработанных растений на протяжении всего эксперимента и у морозостойкого сорта начиная с 1-й фазы закаливания было ниже, чем соответственно в контроле и у неморозостойкого сорта. Промораживание, вызывая повреждение растений, приводило к увеличению доли дыхательных затрат в контроле и у растений слабоморозостойкого сорта.

Внутренние, возможно, регуляторные взаимосвязи между фотосинтезом и дыханием принято выражать рядом коэффициентов, отражающих соотношение прироста биомассы (ΔW) и количества затраченного при этом первичного продукта ($\Delta W + R$). Это соотношение Танака [19] назвал коэффициентом эффективности роста (КЭР). Судя по приводимым в литературе данным, КЭР может находиться в пределах 0,85—0,30. Снижение его означает, что затраты сухого вещества на дыхание при образовании биомассы увеличиваются. В нашем опыте КЭР колебался от 0,12 до 0,80 (рисунок). Обработка растений ССС и закаливание повышали его значение. После промораживания оно резко уменьшалось в первые 5 сут отращивания у слабоморозостойкого сорта и контрольных растений. В этот период достоверные различия по данному показателю выявлены во всех вариантах. При дальнейшем отращивании КЭР повышался. Ремонтационные процессы протекали быстрее у морозостойкого сорта и обработанных растений.

Заключение

Обработка люцерны в фазу 3—4 листьев водным раствором ССС приводила к ингибированию роста, способствовала повышению корнеобеспеченности растений, увеличению содержания хлорофилла в листьях, усилению интенсивности фотосинтетического

Таблица 2

Прирост биомассы ΔW , дыхательные затраты R и gross-фотосинтез P_g (мг сухого вещества за 24 ч на растение) без обработки (числитель) и после обработки (знаменатель)

Сорт	Через 10 сут после обработки				1-я фаза закаливания				Через 15 сут отращивания			
	ΔW	R	P_q	R/P_q	ΔW	R	P_q	R/P_q	ΔW	R	P_q	R/P_q
Северная гибридная 69	35	16	51	32	9	3	12	25	15	12	27	44
Славянская местная	46	16	61	27	13	4	17	24	20	14	34	41
	43	18	61	31	5	2	7	29	4	9	13	69
	54	16	70	22	8	2	10	20	9	10	19	53

Примечание. Значения округлены с учетом точности определений.

и дыхательного газообмена, уменьшению доли дыхательных затрат в суммарном фотосинтезе, а также снижению удельной дыхательной цены и увеличению коэффициен-

та эффективности роста. Эти физиологические изменения обусловили в конечном итоге повышение морозостойкости люцерны.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баславская С. С., Трубецкова О. М. Практикум по физиологии растений. М.: Изд-во МГУ, 1964. — 2. Васильева И. М. Пути повышения зимостойкости растений. — В кн.: Как зимуют растения. М.: Колос, 1970, с. 109—146. — 3. Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М., Л.: Наука, 1965. — 4. Горовко Т. К. Исследование дыхания как фактора продуктивности (на примере клевера красного). — Автореф. канд. дис. Л., 1978. — 5. Деева В. П. Ретарданты — регуляторы роста. Минск: Наука и техника, 1980. — 6. Задонцев А. И., Пикущ Г. Р., Гринченко А. Л. Хлорохлорид в растениеводстве. М.: Колос, 1973. — 7. Климов С. В., Джанумов Д. А., Бочаров Е. А. Механизм повышения морозостойкости и зимостойкости при холодом закаливании растений. — Физиол. раст., 1981, т. 28, вып. 6, с. 1230—1238. — 8. Молдау Х. А., Сыбер Я. Х., Рахи М. О. Компоненты темнового дыхания фасоли при дефиците воды. — Физиол. раст., 1980, т. 27, вып. 1, с. 5—10. — 9. Семихатова О. А. Энергетические аспекты интеграции физиологических процессов в растении. — Физиол. раст., 1980, т. 27, вып. 5, с. 1005—1017. — 10. Третьяков Н. Н., Паничкин Л. А., Гомер В. В. Влияние ретардантов на морозостойкость люцерны. — Изв. ТСХА, 1983, вып. 5, с. 27—32. — 11. Трофтон А. Роль корней в определении урожая. — В кн.: Докл. на секции: «Биол. и физиол. аспекты интенсиф. лугопастбищного хоз-ва». XII Междуна. конгр. по луговодству. М.: Колос, 1974, с. 360—366. — 12. Шаповал А. И. Пигментная система пластид у растений озимых культур при действии неблагоприятных факторов. — В кн.: Устойчивость растений к неблагоприятным температурным условиям. Киев: Наукова думка, 1976, с. 88—106. — 13. Calder F. W., et. al. — Can. J. Plant Sci., 1973, vol. 53, N 2, p. 269—278. — 14. Jung G. A., Shih S. C., Schelton D. C. — Congr. Intern. de Pastagens, 9, São Paulo, Brasil, 7—20, Janeiro, 1965, vol. 2, p. 572—583. — 15. Levitt J. — The hardiness of plants. N. Y., Acad. Press, 1956. — 16. Li P. H., Sakai A. — Plant Cold Hardiness and Freezing Stress Mechanisms and Crop Implications. N. Y., Acad. Press, 1983. — 17. Bickin A., Waldman M., Richmond A. E., Dovrat A. — J. Exper. Bot., 1975, vol. 26, p. 175—183. — 18. Schih S. C., Jung G. A. — Cryobiology, 1970, N 7, p. 200. — 19. Tanaka A. — Rice Breedings. Intern. Rice Res. Inst., Los Banos, 1972, p. 483—498.

Статья поступила 8 августа 1983 г.

SUMMARY

Treatment with CCC is shown to cause changes in biometric characteristics and winter hardiness of alfalfa. On the basis of the data on respiration and growth of alfalfa a number of indices is determined characterizing interrelations of respiration (R) and photosynthesis (P_g) respiration and growth (ΔW). Treating alfalfa at the stage of 3—4 true leaves with CCC water solution resulted in inhibited growth, heavier root growth, more active photosynthesis and respiration. These physiological changes are supposed to result in higher winter hardiness of alfalfa. These changes are especially essential in the period of alfalfa hardening.