

Физические, физиологические и генетические основы биологической продуктивности почвенно-растительного комплекса в естественных и регулируемых условиях

УДК 581.11

ДИНАМИЧЕСКАЯ РЕАКЦИЯ СТЕВИИ (*STEVIA REBAUDIANA BERTONI L.*) НА ИЗМЕНЕНИЕ ФОТОПЕРИОДА И ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ

И. В. Карманов, А. А. Кочетов

*ГНУ Агрофизический научно-исследовательский институт Россельхозакадемии
Гражданский проспект, 14, Санкт-Петербург, 195220
E-mail^ karmanovs@bk.ru*

Поступила в редакцию 29 июля 2014 г., принята к печати 01 сентября 2014 г.

Новая культура – стевия (*Stevia rebaudiana* Bertoni L.) является основой натуральных диетических сахарозаменителей, используемых в пищевой промышленности. В регулируемых условиях изучена ее реакция на изменение фотопериода и водный стресс с помощью технологии классического фитомониторинга. Для характеристики физиологического состояния растения анализировался комплекс параметров водного обмена, в том числе динамика тургорного напряжения растущего листа. Установлено, что существует динамическая адаптация растений к чередованию периодов света и темноты, выражающаяся в опережающей реакции растений (изменение толщины листовой пластинки) на включение и выключение света. Изменение фотопериода приводит к искажению монотонности суточной кривой тургора при сохранении адаптивной реакции листа на имевшееся ранее (при предыдущем световом режиме) включение-выключение света. Продемонстрировано, что растение стевии характеризуется слабой засухоустойчивостью, сохраняя высокий уровень транспирации при уменьшении водного потенциала корнеобитаемой среды.

Ключевые слова: фитомониторинг, водный обмен растений, регулируемая агроэкосистема, фотопериод, стевия.

ВВЕДЕНИЕ

Свет и фотопериодический режим выращивания являются главными регуляторами суточного хода всех физиологических процессов в растении (Шевелуха, 1992). Адекватным и комплексным критерием физиологического состояния растений является их водный обмен. По данным многочисленных исследователей характер изменений параметров водного обмена в условиях оптимального водообеспечения обусловлен преимущественно сменой дня и ночи, то есть изменением интенсивности транспирации (Черняева, 2002). При сохранении оводненности тканей в оптимальном диапазоне у растений сохраняются в норме и другие физиологические характеристики – относительная стабильность клеточных пластид, интенсивность фотосинтеза и дыхания, активность ферментов, уровень АБК и др. (Кушниренко, 1989; Мальковская, 1989; Радченко, 1990; Saikram, 1994; Стасин, Григорюк, 2000). Нарушение тургора тканей растений является самым ранним показателем

нарушения водного баланса, которое приводит к негативным изменениям физиологических и биохимических процессов. Методология фитомониторинга, применяемая для изучения водного обмена растений или их отдельных частей, основывается на непрерывном долговременном слежении за водным статусом интактного растения и физическими параметрами окружающей среды с помощью системы малогабаритных датчиков. Для оценки водного дефицита растений используют регистрацию изменений скорости ксилемного потока и изменение тургесцентности тканей. Одним из наиболее чувствительных показателей водного статуса растений является тургорное напряжение листа (Ермаков и др., 2002; Радченко и др., 2007).

Применение фитомониторинга для исследования биологических особенностей новых малоизученных культурных растений может быть весьма перспективно. В качестве основного объекта наших исследований была выбрана стевия *Stevia rebaudiana* Bertoni L. – новая культура из Южной Америки, в листьях которой содержится ком-

плекс сладких веществ – дитерпеновых гликозидов, являющихся диетическими сахарозаменителями. Сладость этих соединений превышает сладость сахарозы в 100–300 раз, и они, также как и другие вещества стевии, безопасны для человека при длительном употреблении (Kinghorn et al., 2001).

Известно, что растения стевии требовательны к влагообеспечению почвы и к освещённости. Они приспособлены к непрерывному потреблению влаги во время вегетации и при возделывании в районах с недостаточным количеством осадков урожай снижается. Хуже всего стевия переносит засуху на ранних этапах роста. Листья у взрослых растений при водном стрессе необратимо завядают. У молодых растений этого может не происходить, однако приостанавливается рост растений и накопление ими сухой массы (Sumida, 1980). Избыток же влаги существенно не сказывается на росте стевии. Оптимальной почвенной влажностью для нее считается 70-85% (Lyakhovkin et al, 1993).

Стевия – светолюбивое растение короткого дня. Установлено, что критической длиной дня для нее является 13-часовой фотопериод (Valio and Rocha, 1977; Kudo, Koga, 1977; Zaidan et al., 1980). При этой и меньшей длине дня растения стевии быстро переходят к цветению, приостанавливают рост вегетативной массы, что значительно снижает урожайность культуры. В то же время в условиях длинного дня наблюдается увеличение накопления сухой надземной массы и содержания сладких гликозидов в листьях стевии (Metvier and Viana, 1979). Оптимальными условиями для интенсивного роста стевии в светокультуре являются 16-18- часовая фотопериод и облученность 80–120 Вт м⁻² ФАР (Ермаков, Кочетов, 1996).

В данной работе по изучению влияния длины дня и влажности почвы на динамические характеристики водного обмена растений стевии руководствовались следующими теоретическими представлениями.

Согласно расчётной модели водного обмена (Мелешенко, Радченко, 2007) уравнение для тургорного напряжения отдельного листа имеет вид:

$$\sigma_0(t) = (1/c_0(t)) \varepsilon_0(t); \quad (1)$$

$$\varepsilon_0(t) = [(P_{Bo}(t) + P_{Ндо}(t) - P_{Вдо}(t))]; \quad (2)$$

где: P_{Bo} – суммарное осмотическое давление растительных клеток; $P_{Ндо}$ – гидростатическое давление жидкости, образуемое нижним концевым двигателем, $P_{Вдо}$ – гидростатическое давление жидкости, образуемое верхним концевым двигателем, σ_0 – тургорное напряжение листовой пластины в поперечном направлении, c_0 – коэффициент упругости листовой пластины в поперечном направлении, ε_0 – деформация листовой пластины в поперечном направлении.

Если упругие свойства клеточных оболочек в течение рассматриваемого промежутка времени остаются неизменными, то $1/c_0$ оказывается постоянным коэффициентом. P_{Bo} – является переменной величиной, в каждый момент времени зависящей от концентрации осмотического раствора в клетке и концентрации растворённых минеральных веществ с наружной стороны клеточной оболочки.

Положительное давление $P_{Ндо}$, которое развивает нижний концевой двигатель зависит от водного потенциала корнеобитаемой среды и активности периферийных мембран цилиндра корня, отделяющих корневой симпласт от ксилемного апопласта. Степень генерации повышенного водного потенциала в центральном цилиндре корня зависит от разгрузки ассимилятов из флоэмных сосудов в кору корня. Разгрузочное давление $P_{Вдо}$ создаваемое верхним концевым двигателем пропорционально величине транспирации с поверхности листа.

Принимая во внимание, что относительные изменения толщины листа по отношению к абсолютному их значению составляют не более 3% их можно с незначительной погрешностью рассматривать как поперечные деформации. Таким образом, поперечное тургорное напряжение листовой пластины, исходя из системы уравнений (1) и (2), будет пропорционально динамическому изменению толщины листа.

Основной задачей данного исследования явилось изучение физиологической устойчивости растения стевии *Stevia rebaudiana* Bertoni L. к продолжительности суточного освещения и дефициту водного потенциала корнеобитаемой среды с помощью методологии фитомониторинга.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Основным объектом исследований являлись растения стевии (*Stevia rebaudiana* Bertoni L.), относящейся к семейству Compositae. Изучением ее биологических особенностей в условиях светокультуры и интродукцией в Нечерноземье в Агрофизическом институте занимаются с середины 90-х годов прошлого века (Кочетов, 1996, 2012). Опыты проводились в регулируемой агроэкосистеме при оптимальных для роста стевии условиях: световая среда с верхним уровнем освещённости $80\text{--}100 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$ ФАР, создаваемая лампами ДНаТ-400, 16-часовой фотопериод; температура воздуха $20\text{--}25^\circ\text{C}$; влажность корнеобитаемой среды (торфопесчаная смесь) – $60\text{--}80\%$ максимальной влагоёмкости; периодическая подкормка растений стевии 1н раствором Кнопа.

В качестве информационно-измерительного оборудования использовался прибор «Phytoscan-3Т», который имел в своём составе: комплект малогабаритных датчиков регистрации водного обмена отдельных листьев растения; контроллер связи с датчиками и с системным блоком компьютера; предустановленное специальное программное обеспечение для графического и цифрового отображения текущих значений измеряемых параметров и сохранения их в табличной базе данных.

Датчики, применяемые в наших исследованиях, по принципу действия относятся к дифференциальным индуктивным датчикам перемещения. Их преимуществом перед датчиками, используемыми другими исследова-

телями при измерении толщины листа, является небольшой размер и вес, что гарантирует отсутствие повреждения листа даже при многосуточном эксперименте.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Типичная суточная динамика изменения толщины растущего листа у растения, которое выращено при 16-часовом фотопериоде, представлена на рис. 1.

Априори предполагается устойчивость данного физиологического состояния. К этому располагают – достаточная освещённость (лист расположен на одном из верхних ярусов) и оводнённость, в совокупности позволяющие иметь положительный ростовой тренд.

Тургорная динамика по рис. 1 имеет следующие характерные особенности: включение света вызывает снижение тургора с постепенной стабилизацией и некоторым повышением в конце светового периода; момент полива отражается последующим непродолжительным увеличением тургора с дальнейшей стабилизацией (на графике – полив в первые сутки в 11 часов, во вторые – около 14 часов); выключение света вызывает плавное повышение тургора, связанное со снижением транспирации в темновой период и, следовательно, с возрастанием оводнённости листа; вторая половина темнового периода характеризуется почти линейным уровнем тургора с незначительным его снижением в конце; общий вид кривой на рис. 1 имеет плавный монотонный характер.

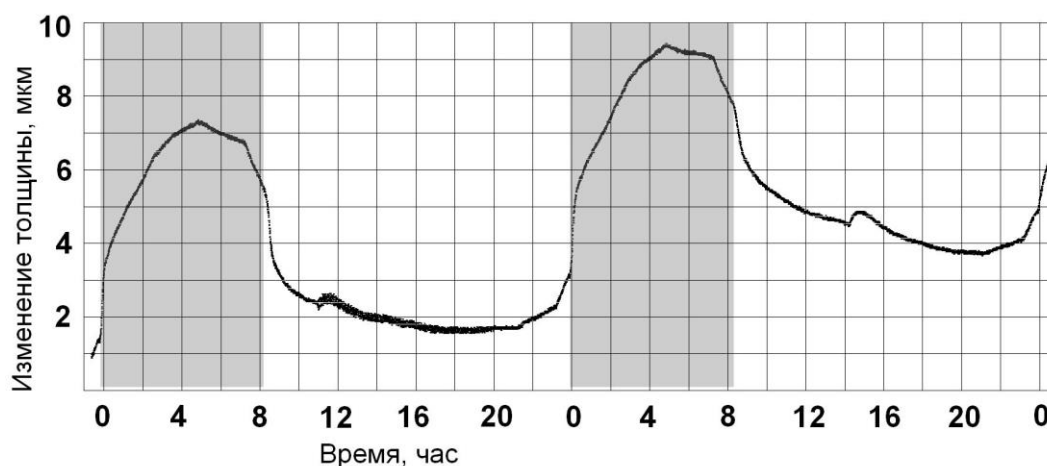


Рис. 1. Суточная динамика изменения толщины листа

Анализ суточной динамики толщины листовой пластинки показывает, что на опережающем уровне происходит подстройка к будущим предполагаемым циклическим изменениям освещённости. Сдвиг фаз сохраняет своё значение по отношению ко времени включения/выключения света независимо от тренда общего структурного прироста толщины листа.

Устойчивость суточной динамики изменения толщины листа при 16-часовом фотопериоде подтверждается её видом при переводе растения в условия непрерывного освещения (рис. 2).

В первые сутки в дневное время характер кривой сохраняется, но затем в условиях непрерывного освещения наблюдается ярко выраженная реакция на мнимое выключение

света в виде излома кривой с «ночным» возрастанием с последующим изломом кривой в сторону убывания в «обычное» время перед «включением» света. Несмотря на сохранение объёмов, и времени поливов, наблюдается отрицательный тренд и снижение максимального значения тургора в «ночное время».

В другом опыте растения переводились с 16-часового фотопериода на 12-часовой. При этом выключение света осуществлялось на 4 часа раньше по сравнению с привычным для растения 16-часовым фотопериодом. Характер кривой суточной динамики толщины листа у этого растения при 12-ти часовом световом периоде можно проследить на рис. 3.

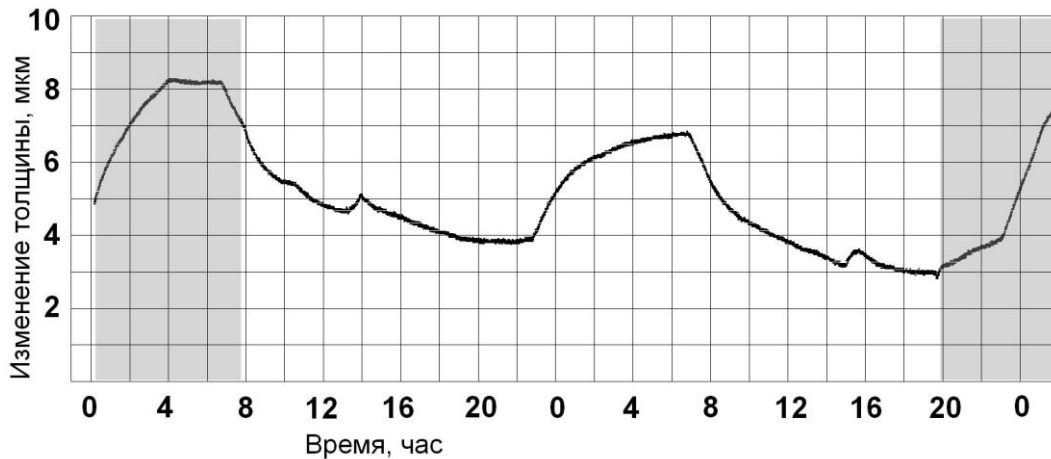


Рис. 2. Изменение толщины листа при непрерывном освещении

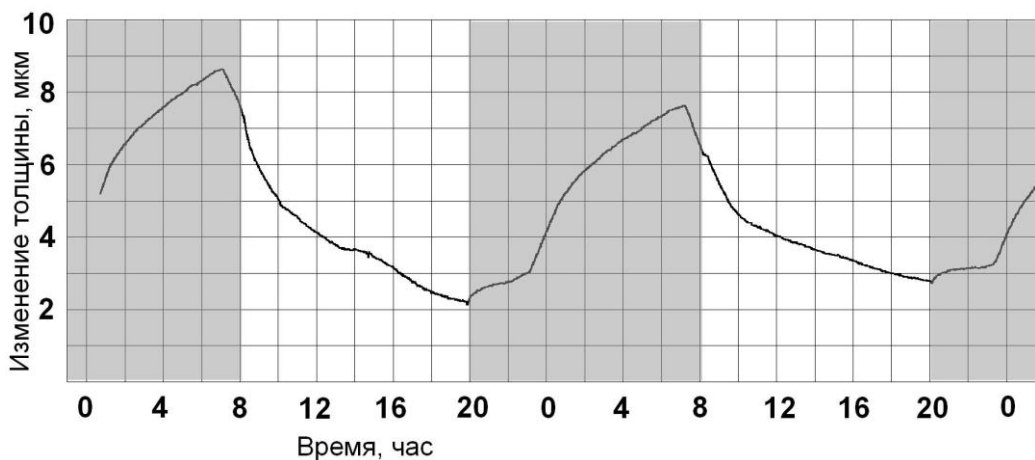


Рис. 3. Суточная динамика изменения толщины листа при 12 часовом световом периоде

Наблюдались следующие изменения в динамике кривой тургорного напряжения: нарушение монотонности циклической зависимости тургора листа от времени; отсутствие периода стабилизации между возрастанием тургора и дальнейшим его снижением в конце темного периода; появление явно выраженной реакции на «неожиданное» выключение света (в 8 часов вечера) и переход к равномерному возрастанию тургора при наступлении полуночи (т.е. времени, обычного для растения выключения света).

Данные особенности суточной динамики толщины листа, вызванные изменением

фотопериода, не зависят от его оводнённости, т.е. тренд может быть как положительным, так и отрицательным. Об этом свидетельствуют графические данные по суточной динамике при недостаточном и оптимальном поливе (отрицательный тренд – снижение оводнённости и положительный тренд – суточное повышение оводнённости) (рис.4).

Через 10–15 суток можно наблюдать физиологическую приспособляемость растения к новому световому циклу. Кривая зависимости тургора листа от времени приобретает более плавный монотонный вид (рис. 5).

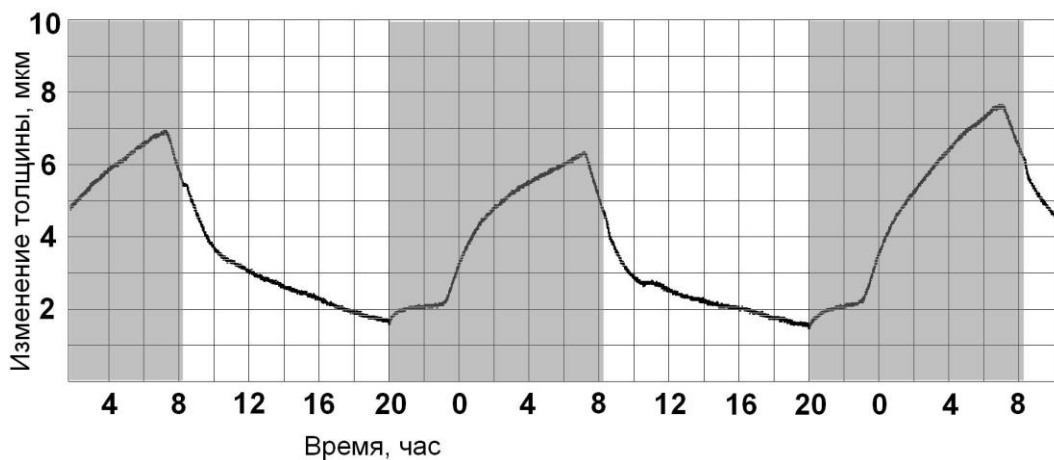


Рис. 4. Суточная динамика изменения толщины листа(12-часовой фотопериод) при снижении оводнённости листа и его возрастании

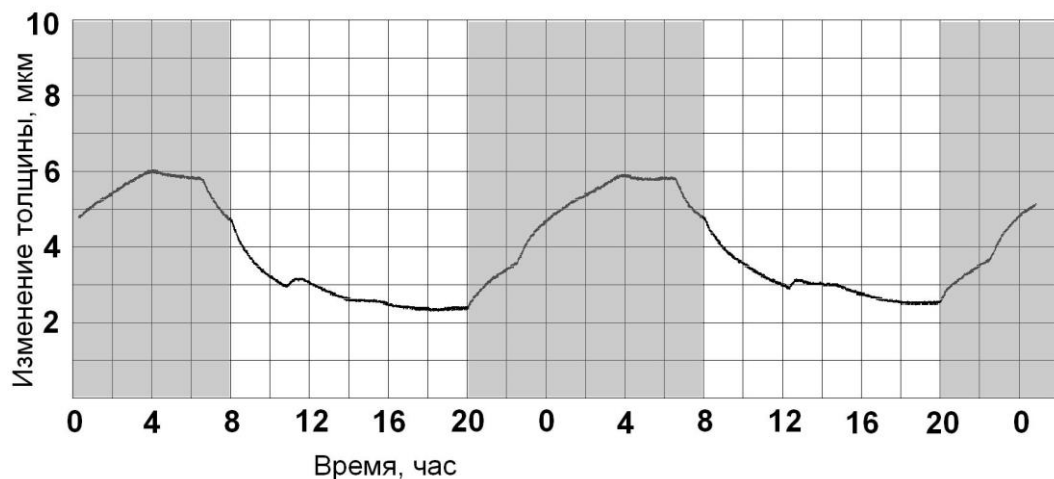


Рис. 5. Суточная динамика изменения толщины листа при 12-часовом фотопериоде через 2 недели после перехода на этот режим с 16-часового

Одновременно с сохранением неспецифической реакции на более раннее выключение света, можно наблюдать появление тургорной стабильности во второй половине темного периода.

Влияние влажности почвы. Для всех графиков, независимо от условий освещённости, прослеживается чёткая реакция на поливы. Увеличение тургора происходит непосредственно после полива пропорционально его объёму. При этом эффективность полива проявляется в уменьшении угла снижения дневного тургора. Предположительно, в совокупности с общепринятыми методами, данный показатель можно использовать как элемент контроля за проведением поливных мероприятий.

Для оценки влияния на растения дефицита водного потенциала корнеобитаемой среды был искусственно уменьшен объём полива. В результате, на следующие сутки в дневное время отчётливо проявилось визуально наблюдаемое завядание листьев. Инструментальная регистрация изменения тол-

щины листа показала, что резкое снижение тургора и дальнейшее его падение может быть замечено значительно раньше в виде излома кривой в дневное время. Вероятной причиной этого падения явилось снижение водного потенциала почвенного субстрата ниже допустимого уровня (рис. 6).

Резкое снижение объёма полива не позволило тургорному напряжению листа восстановиться в течение очередного ночного периода. Обильный полив в следующие сутки в дневное время резко увеличил тургор листа и частично ликвидировал завядание, но не обеспечил полного восстановления растения после стресса. Подобное сверхбыстрое сокращение оводнённости листовой ткани при постепенном падении водного потенциала корнеобитаемой среды свидетельствует о низкой скорости адаптивных реакций растения. Это подтверждается и относительной транспирацией листа при достаточной его оводнённости и при дальнейшем его дефиците (рис. 7).

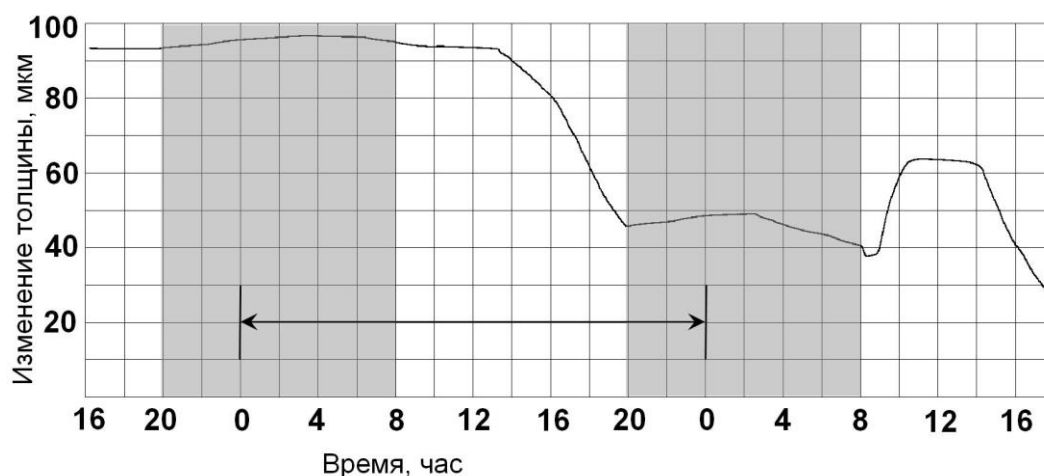


Рис. 6. Изменение толщины листа при недостатке полива.

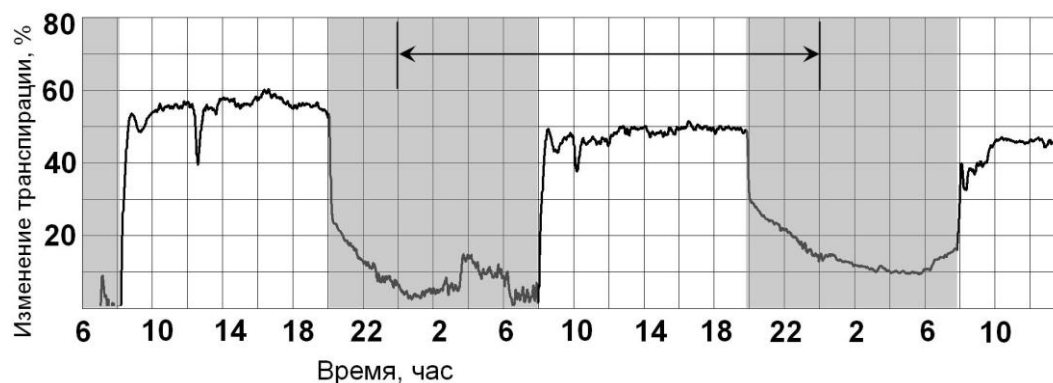


Рис. 7. Относительная транспирация при достаточной оводнённости листа и при дефиците влаги

На графиках 6 и 7 стрелками выделены сутки, в течение которых проходило развитие водного стресса. Видно, что на транспирации слабо отражается резкое снижение оводнённости листа. По сравнению с первым световым периодом, где обеспечивается полив и тургорное напряжение сохраняет свою величину, транспирация в последующий световой период при уменьшении оводнённости растения слабо меняется.

ВЫВОДЫ

Суточная динамика тургора растущего листа стевии имеет плавный монотонный характер и свидетельствует о наличии динамической адаптации растения к чередованию периодов света и темноты, выражающейся в опе-

режающей реакции растений (изменение толщины листовой пластинки) на включение и выключение света.

Изменение фотопериода приводит к искажению монотонности суточной кривой тургора при сохранении адаптивной реакции листа на имевшееся ранее (при предыдущем световом режиме) включение/выключение света.

Растения стевии не имеют признаков засухоустойчивости и характеризуются незначительным снижением транспирации при уменьшении водного потенциала корнеобитаемой среды.

Стевия не обладает достаточно высокой скоростью адаптивных реакций на изменение фотопериода и водного потенциала почвы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ермаков Е. И.; Кочетов А. А. 1996. Особенности роста и развития растений стевии при разных световых режимах в регулируемых условиях // Докл. РАСХН. 1:8-9.
- Ермаков Е. И., Мелешенко С. Н., Радченко С. С. 2002. Фитомониторинг. Современные проблемы и перспективы // Сельскохозяйственная биология. 3:25-35.
- Кочетов А. А. 1996. Изучение особенностей роста и развития растений стевии (*Stevia rebaudiana* Bertoni) в регулируемых условиях: Автореферат диссертации на соискание степени кандидата биологических наук. СПб.: АФИ. 22 с.
- Кочетов А. А. 2012. Перспективы выращивания стевии [*Stevia rebaudiana* Bertoni (L.)] в нечерноземной зоне России // Аграрная Россия. 2:2-4.
- Кушниренко М. Д. 1989. Водный обмен растений при разной влагообеспеченности в связи с засухоустойчивостью и продуктивностью // Водный режим сельскохозяйственных растений. Кишинев: Штиинца. С. 3–12.
- Маньковская Л. М. 1989. Новый метод диагностики засухоустойчивости растений // Сб. Водный режим сельскохозяйственных растений. Кишинев: Штиинца. С. 217–220.
- Мелешенко С. Н., Радченко С. С. 2007. Структурно-функциональная организация засухоустойчивости растений // Регулируемая агроэкологическая система в растениеводстве и экофизиологии. СПб. С. 271–288.
- Радченко С. С. 1990. Фитомониторинг и диагностика // Сб. Биофизика растений и фитомониторинг. Л.: АФИ. С. 11–27.
- Радченко С. С., Карманов И. В., Радченко Н. С. 2007. Изменения толщины листа как эколого-физиологическая характеристика растения // Регулируемая агроэкологическая система в растениеводстве и экофизиологии. СПб. С. 289–299.
- Стасин О. О., Григорюк И. А. 2000. Влияние высокотемпературного стресса на водный режим, фотосинтез и фотодыхание в листьях проростков различных по засухоустойчивости сортов озимой пшеницы // Физиология и биохимия культурных растений. 32-3:171-178.
- Черняева Е. В. 2002. Фитомониторинг в исследованиях водного режима сельскохозяйственных растений: Диссертация на соискание степени кандидата биологических наук. СПб.: АФИ. 187 с.
- Шевелуха В. С. 1992. Рост растений и его регуляция в онтогенезе. М.: Колос. 594 с.
- Kinghorn A. D., Wu C. D., Soejarto D. D. 2001. In *Alternative Sweeteners*, 3rd ed., revised and expanded, L. O'Brien Nabors (Ed.), pp. 167–184.
- Kudo M., Koga Y. 1977. Photoperiodic response and its variation in *Stevia rebaudiana* Bertoni // *Nettai Nogio*. 20:211-217.
- Lyakhovkin A. G., Long T. D., Titov D. A. and Anh M. P. 1993. Cultivation and Utilization of *Stevia* (*Stevia rebaudiana* Bertoni). Agr. Pub. House, Hanoi.
- Metivier J. and A. M. Viana. 1979. The effect of long and short day length upon the growth of whole plants and the level of soluble proteins, sugars and stevioside in leaves of *stevia rebaudiana*. *J. of Exp. Botany*. 30:1211-1222.
- Saikram R. R. 1994. Effect of moisture stress on physiological activities of two contrasting wheat genotypes // *Indian J. Exp. Biol.* 32-8:594-597.
- Sumida T. 1980. Studies of *Stevia rebaudiana* Bertoni as a new possible crop for sweetening resource in Japan // *J. Central Agric. Exp. Stn*. 31:1-71.
- Valio I. F. M. and Rocha R. F. 1977. Effect of photoperiod and growth regulators on growth and flowering of *Stevia rebaudiana* Bertoni // *Jap. J. Crop Sci.* 46:243-248.
- Zaidan L. B. P., Dietrich S. M. S., Felipe G. M. 1980. Effect of photoperiod on flowering and stevioside content in plants of *Stevia rebaudiana* Bertoni // *Jpn. J. Crop Sci.* 49:569-574.