

УДК 634.743

В. И. Авдеев

Физиологические процессы адвентивного ризогенеза и азотфиксации у зеленых черенков облепихи (*Hippophae rhamnoides* L.)

В работе приведены оригинальные данные по динамике сухого вещества, углеводов, азота, фосфора и калия, хлорофилла, интенсивности фотосинтеза в органах зеленых черенков облепихи при их укоренении и развития эндوفита азотфиксации.

Ключевые слова: *Hippophae rhamnoides* L., размножение зелеными черенками, физиология придаточного корнеобразования и азотфиксации.

Почти 15 лет назад закончился настоящий «бум» по введению в культуру, всестороннему изучению облепихи (*Hippophae rhamnoides* L.) — тогда нового и ценного плодового, а также лекарственного растения. Автор настоящей статьи разрабатывал промышленную технологию выращивания саженцев облепихи методом зеленого (летнего) черенкования в автоматизированных установках прерывистого туманообразования, изучал биологию и онтогенез, таксономию, проводил сортоизучение облепихи [1—6 и др.]. Работы с облепихой по селекции, биологии, агротехнике в России продолжают и в наше время.

В 1974—1976 гг., помимо плановых диссертационных исследований, были дополнительно изучены физиологические процессы, происходящие у облепихи в ходе регенерации адвентивной (придаточной) корневой системы при ее размножении зелеными черенками в промышленных условиях. Полученные данные, как и материалы по онтогенезу облепихи в условиях природы, не были включены тогда в диссертацию по субъективным причинам. Между тем в физиологических опытах решали ряд актуальных вопросов, среди них следующие: а) в какой мере сохраняется у зеленых черенков облепихи при их укоренении способность к фотосинтезу, подобная маточным растениям? и б) как развивается эндифит («микориза»), который обеспечивает азотфиксацию у зеленых черенков при их укоренении на разном уровне азотного питания? Уточняли также ряд физиологических, морфологических и анатомических данных, полученных при выполнении диссертационной работы.

Известно, что облепиха относится к растениям-азотфиксаторам, после нее в почве остается большой запас минерального азота, как это свойственно бобовым растениям. В те далекие годы микробиологическая природа эндифита была неизвестной. И до настоящего времени она все еще остается проблемной. Считают, что эндифит облепихи близок к актиномицетам, относится к роду *Frankia* (семейство *Frankiaceae*), высокоспециализирован с облепихой по типу облигатного симбиоза, но может жить и в свободном состоянии [6, 7].

Для выяснения первого вопроса (а) использовали ранее разработанную технологию [1]. Зеленые черенки заготавливали в фазу начала интенсивного роста ауксибластов (ростовых побегов) с маточных корнесобственных растений сорта Новость Алтая в возрасте 5 лет, выращенных также из зеленых черенков. Заготовленные черенки, имевшие 8—10 листьев (при этом нижние листья не удаляли [1]), до высадки обрабатывали водным раствором β-индолилмасляной кислоты (ИМК) в концентрации 50 мг/л в течение 18 часов. Затем их сажали на укоренение в тоннельную пленочную теплицу, где смонтирована установка с искусственным автоматизированным туманообразованием без подпочвенного обогрева субстрата. Был заложен также опыт и с обогревом субстрата [8], в который

© Авдеев В. И., 2014

высаживали черенки, чтобы выявить действие фактора температуры на обменные процессы укореняющихся зеленых черенков.

Наблюдения и уход за растениями на участке укоренения осуществляли по общепринятой методике [9], отбор образцов черенков и проведение исследований — по мере наступления очередной фазы в их укоренении (табл. 1). Все физиологические исследования проводили одновременно как на черенках, высаженных на укоренение, так и на побегах маточных растений, с которых заготавливали черенки. Исследовали интенсивность фотосинтеза листьев, для чего брали по 7—8 типичных черенков в каждой фазе или 7—8 побегов на маточнике, из которых делали высечки по 0,13 см² каждая, всего 12 высечек в варианте опыта; динамику углеводов на 30—40 черенках каждого варианта, в листьях и стеблях черенка изучали порознь; сухую и воздушно-сырую массу черенков — по 30—40 черенков в варианте, при этом отдельно проанализировали их верхнюю и нижнюю части. В листьях живых черенков и побегов интенсивность фотосинтеза определяли через накопление углерода по методике Ф. З. Бородулиной, содержание хлорофиллов А и Б, каротиноидов в ацетоновой вытяжке — спектрокалориметрически; в живых черенках весовым методом изучали сухую массу (при высушивании в сушильном шкафу при температуре +105°С) и сырую массу черенков (вместе с листьями); в черенках (стебли, листья), зафиксированных в аппарате Коха текущим паром, анализировали сахара по Бертрану [10—13].

Таблица 1

Даты отбора образцов черенков и проведения физиологических исследований (1976 г.)

Календарная дата	Сутки укоренения	Фаза развития черенка
30 июня	0	Начало опыта. Высадка зеленых черенков на укоренение
1—2 июля	1—2	Процесс каллюсообразования на срезах в нижней части
5 июля	5	Начало пожелтения нижних листьев и отбеливание нижней (базальной) зоны
8 июля	8	Интенсивное пожелтение и отбеливание. Эндогенное (внутри черенка) появление придаточных корней
10—12 июля	10—12	Начало опадения нижних пожелтевших листьев и укоренения
13—15 июля	13—15	Массовое укоренение и интенсивное опадение всех листьев
16—21 июля	16—21	Начало роста надземной системы
26 июля — 6 августа	26—37	Интенсивный рост надземной части, величина прироста составила 2—5 см

Для изучения второго вопроса (б) закладывали особый опыт. Черенки на укоренение высаживали в ящики с прокаленным при 100°С песком, в который вносили растертые клубеньки облепихи, заранее заготовленные в поле, и (или) питательную смесь Кюпа, содержащую минеральный азот [13]. Закладывался также и контрольный вариант опыта — без клубеньков и азота. В каждом варианте высаживали по 100 черенков, из них по фазам укоренения анализировали 10—15 черенков. По названным выше методикам изучали динамику сырой и сухой массы, а в органах черенка (стебель, листья, корни и клубеньки) — общего азота (на микрокельдале), общего фосфора (калориметрически) и калия (на пламенном фотометре). Для этого черенки (по органам отдельно) заранее сжигали в смеси кислот по методике К. Е. Гинзбург и Г. М. Щегловой [10].

Известно, что образующиеся в процессе фотосинтеза углеводы, занимая 80—90% сухого вещества у растений [12], являются важнейшим источником энергии при регенерации придаточных корней у черенков [14]. В этой связи можно было полагать, что у облепихи, как растения, легко дающего корни при зеленом черенковании, фотосинтез у высаженных черенков проходит довольно интенсивно в условиях принятой в опытах промышленной технологии. Для этого одновременно изучали этот процесс на маточных

растениях и на зеленых черенках. Установлено, что фотосинтез на растениях и черенках сильно изменялся в зависимости от погодных условий. В разные дни укоренения и развития черенков положительное накопление углерода в черенках составляло 1,4—10,8 (в опыте без обогрева субстрата), 1,9—36,1 (при обогреве), на маточнике — 0,4—38,2 мг/дм² в 1 ч. Из этого видно, что черенки фотосинтезировали достаточно активно.

Тем не менее за первые двое суток после высадки черенков, когда у них на срезе формировался раневой каллюс (табл. 1), отмечалось отрицательное накопление углерода. То есть процессы дыхания черенков преобладали над их фотосинтезом. В эти же первые сутки начался распад до 20—25% хлорофиллов (особенно А), что выражается в обязательном пожелтении листьев (обнажении каротиноидов, желтых пигментов). Правда, тогда и на маточных растениях интенсивность фотосинтеза снизилась в среднем в 3,5 раза, что обусловлено пасмурной и немного прохладной погодой. Но в последующие дни, до начала укоренения, накопление углерода имело в целом положительную динамику. Хотя по отдельным дням, при разной технологии укоренения (на обогреве и без обогрева субстрата) и у листьев из разных частей кроны или черенка были получены различные показатели. При этом характерно, что распад пигментов (в том числе каротиноидов) в листьях продолжился, но процессы фотосинтеза нарастали. Содержание хлорофиллов в это время составило 0,70—0,75% на сухое вещество. Однако все же на маточнике накопление углерода через 12 дней после посадки черенков на укоренение в среднем в 2,5—3 раза превышало накопление углерода у еще не укоренившихся черенков. При этом оно было в 1,5—4 раза выше в зеленых листьях из верхней части черенка, чем у желтеющих нижних листьев. На маточнике листья из верхней части побега превосходили по накоплению углерода нижнюю часть на 10—20%. Очевидно, что у нижних листьев был повышенным и расход углеродных веществ на дыхательные процессы.

С началом укоренения накопление углерода возрастает у черенков в 2—2,5 раза, превосходя даже маточные растения на 25—30%. Но с началом ростовых процессов на укоренившихся черенках вновь возобладали процессы дыхания, что связано со старением сохранившихся листьев. Обогрев же субстрата во все периоды укоренения в основном стимулирует синтетическую работу верхних (молодых) и угнетает деятельность нижних (стареющих) листьев черенка.

В связи с описанными процессами рассмотрим динамику сырого и сухого вещества в укореняющихся и укоренившихся зеленых черенках облепихи. Дело в том, что предыдущие исследования показали, что динамика фракций азота и фосфора лишь косвенно связана с изменением сухого вещества у черенков. В зеленом черенке, готовом к посадке, содержание общего азота на сухую массу составляет 2,5—4,0%, в том числе в листьях его в 1,3—2,1 раза больше, чем в стебле. Доля же фосфора в органах черенка была равна только 0,2—1,2% [1]. Содержание углеводов, как отмечено, достигает 80—90% сухой массы органа растения [12]. По этой причине есть смысл увязать одновременно динамику сырого и сухого вещества, пигментов с интенсивностью фотосинтеза, процессами углеводного и азотно-фосфорного обмена черенков при укоренении (см. табл. 1 и 2).

В фазе I (табл. 2), когда высаженные черенки пытаются регенерировать придаточные корни, преобладают процессы самораспада, т.е. катаболические процессы [14]. Эту фазу можно наблюдать по пожелтению нижних (базальных) листьев и по отбеливанию тканей в нижней части черенков. В это время внутри черенка формируется раневая ксилема, а ей предшествует образование каллюса на срезе (ране) черенка, возникшем из-за разрезания побега на черенки [1]. Хотя черенки были высажены в условия автоматизированной туманообразующей установки, где влажность поддерживалась на уровне 95—100%, они теряли до 33% сырой массы, при этом листья — до 49%, стебли черенка — до 11%. Поте-

ря же сухой массы составляла 31% в черенке, в том числе 42% в листьях и 13% в стеблях (см. табл. 2). В разные годы и по разным сортам облепихи сухая масса черенка уменьшается на 30—40%, листьев — 14—51%, стеблей — 4—30%. Падение массы черенка идет за счет сухого вещества, ибо воды теряется не более чем 1,5%. У быстро укореняющихся сортов и форм облепихи при уменьшении сухой массы черенка на 16—18% и листьев на 24—38% в стеблях отмечен даже ее рост на 36—54% [1] за счет повышения интенсивности фотосинтеза. Поскольку к концу фазы происходит накопление углерода, в черенке преобладают процессы дыхания. Тогда же падает содержание общего азота (на 5—23%) и фосфора (на 11—29%) в листьях, но накопление их в стебле растет по азоту на 4—56%, по фосфору в 1,3—2,1 раза. Из этих данных видно, что в черенке возникает быстрый отток азота и фосфора из листьев в стебель. Но поскольку белковая фракция азота уменьшается в 1,2—1,5 раза, а небелковая, наоборот, вырастает в стеблях на 1—3 порядка, то, значит, отток происходит вследствие распада белковой и накопления небелковой фракций.

Есть и другой важный вывод из полученных данных: при укоренении нет мифического передвижения (см. [14, 15]) питательных веществ из верхней части черенка в нижнюю (так называемого базипетального оттока). Каждая же зона стебля с эндогенно формирующимися в ней придаточными корнями снабжается локально только своими листьями. Это показали наши специальные эксперименты по кольцеванию (вырезанию коры шириной в 1 мм) высаженных черенков в их средней части [1]. Синхронно с фотосинтезом в этой фазе отмечено повышение на 22—30% содержания крахмала, который восстанавливается до исходного при черенковании уровня (1,8—2,0% на сухую массу). Однако были выявлены одновременные процессы оттока дисахаров из листьев в стебель черенка и полное расходование моносахаров на процессы дыхания. Заметим, что доля всего сухого вещества у высаженных черенков была равна 21,9%, но моно- и дисахара, крахмал занимают в среднем 10,9% сухого вещества (т.е. 49,8% от этой доли). Новая же потеря сухого вещества в черенке в фазу I составляет 30,6% (табл. 2). В результате $(30,6 - 10,9)/30,6 = 64,4\%$, т.е. 64% этих потерь затрагивает также запас и структурообразующих высокомолекулярных полисахаридов (целлюлозу, гемицеллюлозу и т.п.).

Таблица 2

Динамика сырой и сухой массы зеленых черенков в процессе укоренения в опыте без обогрева субстрата (1976 г.), в % от массы высаженных на укоренение черенков

Сутки укоренения и фаза развития черенков (см. табл. 1)	Всего черенка	По частям черенка и всему черенку (варианты опыта)	в том числе по органам черенка	
			стебель с придаточными корнями	листья
1	2	3	4	5
Динамика сырой массы черенков				
5 (пожелтение листьев и отбеливание нижней зоны черенка) — фаза I	66,8	верхняя	78,4	43,1
		нижняя	97,0	63,8
		весь черенок	88,8	50,8
8 (интенсивное пожелтение листьев и эндогенное образование придаточных корней) — фаза II	72,4	верхняя	81,0	46,1
		нижняя	93,8	85,6
		весь черенок	88,2	60,9
12 (начало опадения нижних пожелтевших листьев и начало укоренения черенков) — фаза III	67,7	верхняя	87,1	50,4
		нижняя	91,4	54,3
		весь черенок	89,5	51,9
14 (массовое укоренение черенков и интенсивное опадение листьев) — фаза IV	70,9	верхняя	82,9	49,2
		нижняя	110,6	53,9
		весь черенок	98,4	51,0

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5
26 (интенсивный рост надземной части черенка) — фаза V	101,4	верхняя	88,0	52,9
		нижняя	178,2	25,4
		весь черенок	138,3	76,6
Динамика сухой массы черенков				
5 (пожелтение листьев и отбеливание нижней зоны черенка) — фаза I	69,4	верхняя	75,9	48,9
		нижняя	90,2	72,4
		весь черенок	87,0	57,7
8 (интенсивное пожелтение листьев и эндогенное образование придаточных корней) — фаза II	69,6	верхняя	82,7	48,2
		нижняя	87,6	77,2
		весь черенок	85,5	59,2
12 (начало опадения нижних пожелтевших листьев и начало укоренения черенков) — фаза III	71,1	верхняя	92,1	58,8
		нижняя	94,0	52,2
		весь черенок	93,2	56,6
14 (массовое укоренение черенков и интенсивное опадение листьев) — фаза IV	69,4	верхняя	90,6	53,4
		нижняя	104,5	47,4
		весь черенок	98,3	50,4
26 (интенсивный рост надземной части черенка) — фаза V	70,4	верхняя	90,6	53,4
		нижняя	121,8	20,9
		весь черенок	108,1	41,1

В фазе II, когда при дальнейшем пожелтении нижних и средних по положению на черенке листьев происходит заложение придаточных корней в зоне камбия [1], катаболические процессы замедляются. Распад полисахаридов прекращается. Наблюдается даже некоторый рост сырой массы черенка (табл. 2). По годам и сортам может отмечаться рост сухой массы черенков на 9—24%, но только за счет накопления ее в стеблях на 7—65%, однако в листьях сухая масса медленно падает. Это накопление сопровождается ростом в стеблях доли белкового азота [1]. В это же время аккумуляция углерода путем фотосинтеза продолжается. На уровне углеводов идут сложные процессы. Так, в листьях и менее в стеблях происходит резкое падение (до 60—70%) содержания крахмала, накапливаются дисахара, они гидролизуются в моносахара, которые тратятся на дыхание, выработку энергии и как строительный материал для ризогенеза.

В фазе III, с началом укоренения, продолжаются процессы фазы II, в ряде случаев в стеблях содержание сухой массы, белкового азота приближается к исходному уровню (на день черенкования). Проявляются, следовательно, уже анаболические (синтетические) процессы ризогенеза. Поскольку фотосинтез происходит, то имеет место рост содержания углеводов в листьях, стеблях, но моносахара в стеблях почти на 100% используются на процессы ризогенеза.

В фазе IV, массового корнеобразования, сухая масса черенков пока еще не достигла исходного уровня, составляя 56—98%, но содержание всех фракций азота, фосфора обычно на 17—50% превосходит исходный уровень [1, табл. 2]. В составе углеводов листьев и стеблей идет накопление моносахаров, в стеблях происходит гидролиз крахмала, дисахаров, фотосинтез снижен из-за сильного (до 75—90%) распада хлорофилла в пожелтевших, еще не опавших листьях.

В фазе V, с началом ростовых процессов, сухая масса черенка растет в основном за счет его стеблевой части. В листьях продолжается накопление крахмала, сахаров, последние же оттекают в стебель, где быстро используются. Таким образом, вплоть до этой фазы укорененный черенок даже в современных промышленных туманообразующих установках энергетически себя еще слабо обеспечивает. Углеводы оттекают в формиру-

ющиеся корни, отчего надземная система испытывает депрессию в развитии в течение 10—12 суток (см. табл. 2). Позднее, когда будет сформирована более мощная корневая система, начнет ускоренно развиваться листовая аппарат, а укорененный черенок облепихи вступит в фазу более интенсивных ростовых процессов надземной системы.

Результаты физиологических изменений в растениях при фиксации азота в разных вариантах опыта представлены в таблицах 3—6.

В таблице 3 все данные выражены в процентах содержания сырой и сухой массы, азота, фосфора, калия на момент полного укоренения черенков (30 июля 1974 г.). Черенки на укоренение были высажены 18 июля. За прошедшие 12 суток укоренения сырая масса черенка составила 104,8% от исходной массы на 18 июля, сухая — 106,0%, но содержание азота достигло лишь 76,1%, фосфора — 24,8%, калия — 72,3%. То есть укорененные черенки восстановили свою массу за счет накопления углеводов. До конца лета в них произошел ряд изменений.

Таблица 3

Физиолого-биохимические изменения в укорененных черенках при азотфиксации (1974 г.)

Дата изучения и сутки после укоренения черенков (начало опыта)	Динамика массы черенков после укоренения, % от начала опыта		Общее содержание после укоренения, % на сухое вещество от начала опыта		
	сырой	сухой	азота	фосфора	калия
Вариант опыта «азот + клубеньки»					
9 августа, девятые сутки	121,1	95,9	105,0	79,5	91,2
19 августа, девятнадцатые сутки	136,1	119,7	132,6	75,0	80,9
29 августа, двадцать девятые сутки	149,9	129,5	82,6	86,4	89,7
9 сентября, сороковые сутки	112,7	108,0	74,1	68,2	77,9
Вариант опыта «только клубеньки»					
9 августа, девятые сутки	99,1	85,4	103,7	93,2	101,5
19 августа, девятнадцатые сутки	136,0	114,3	120,4	74,6	94,1
29 августа, двадцать девятые сутки	136,2	131,6	84,4	76,1	97,1
9 сентября, сороковые сутки	102,5	119,2	72,6	68,2	85,3
Вариант опыта «только азот»					
9 августа, девятые сутки	144,0	116,4	103,7	88,6	95,6
19 августа, девятнадцатые сутки	120,6	105,5	123,3	62,5	82,4
29 августа, двадцать девятые сутки	101,9	104,2	99,2	96,6	97,1
9 сентября, сороковые сутки	61,5	77,1	67,8	86,4	95,6
Вариант опыта «без азота и клубеньков» (контроль)					
9 августа, девятые сутки	122,6	107,4	108,1	78,7	85,3
19 августа, девятнадцатые сутки	110,1	93,4	93,7	78,4	85,0
29 августа, двадцать девятые сутки	103,1	87,3	80,3	77,3	82,6
9 сентября, сороковые сутки	87,6	77,3	43,3	65,9	73,5

Рост сырой массы (136—150%) и сухой массы (120—132%) отмечен только в вариантах, где в песчаную культуру вносили клубеньки облепихи. Внесение же азота (в варианте «азот + клубеньки») увеличивало сырую массу за счет большей оводненности только на 7%, прочие 7% прироста этой массы, видимо, получены за счет углеводов. Наличие в субстрате только азота снижало сырую массу в 1,3—1,5 раза, а сухую — в 1,2—1,3 раза. Но разница в оводненности не превышала 10%, поэтому уменьшение объясняется снижением оводненности и накопления углеводов. В варианте без внесения в субстрат азота и клубеньков все время шел распад сырого и сухого вещества (табл. 3). Поскольку в этом варианте оводненность была не ниже, чем в других вариантах, то этот распад можно объяснить только падением накопления углеводов.

Динамика азота, фосфора, калия была специфической. Во-первых, во всех вариантах лишь по азоту в начале августа отмечен его рост до 104—108%. Затем его увеличение шло только при наличии в субстрате азота или (и) клубеньков соответственно до 120—133%. Уже со второй половины августа началось его неуклонное снижение до 68—74%. В варианте, где азот и клубеньки не вносили, содержание азота упало со 108 до 43% (табл. 3). Во-вторых, в начале августа содержание фосфора достигло лишь 79—93%, калия — 85—102%. Затем в первой половине августа на фоне резкого роста доли азота случилось значительное (на 10—16%) падение по калию и особенно по фосфору. В этот период идет быстрый синтез белков, содержащих азот, на что расходуются энергетически богатые фосфорные вещества; в итоге эти вещества распадаются. Затем калий, связанный со «старыми» белками, и минерализованный фосфор вымываются из растений. Из данных таблицы 3 отчетливо видно, что резкого падения калия, фосфора нет в контрольном варианте, где в субстрате отсутствует азот, который бы включался в синтез белков. В конце августа на фоне снижения содержания азота, но роста сухого вещества соответственно нарастает и доля фосфора, калия. Рост фосфора (на 34%), калия (15%) на сухую массу получен в варианте, где в субстрате был лишь азот, но и на 18% снизилась оводненность растений. Там же, где были внесены клубеньки, накопившие ранее сравнительно много азота, рост по фосфору и калию составил в среднем 6%, но при повышении оводненности (см. табл. 3). В литературе [16] отмечена обратная связь высокого содержания углеводов (а они составляют основу сухого вещества) и ауксинов, с одной стороны, содержания азота, с другой стороны.

В 1975 г. опыт по азотфиксации был повторен и расширен. Черенки высажены на укоренение 21 июня, в самый лучший срок, но из-за аномально жаркого и сухого лета полное укоренение наступило 10 июля [1], через 18—19 суток. За это время сухая масса укорененных черенков составила в среднем 86,8% от массы высаженных на укоренение черенков, т.е. растения в опыте на 19% были в худшем состоянии, чем в 1974 г. Но в 1975 г. изучали динамику веществ не только всего черенка, но и его органов — стебля, листьев, корней с клубеньками, исследования вели до середины октября (табл. 4—6). Пропорции в укорененном черенке на начало опыта были следующими (%): 57,1 (стебель) : 40,4 (листья) : 2,5 (корни с клубеньками). На 19 сентября, когда был максимум накопления сухого вещества в черенке и еще не опали листья (а это случилось в октябре), пропорции органов черенка были соответственно такими: 56,6 : 23,4 : 20,0%, т.е. изменялись только между листьями и корнями с клубеньками.

Снижение сухой массы растений шло до конца второй декады августа, а в контроле — до середины сентября. В варианте с азотом и клубеньками на семидесятые сутки от начала опыта (середина сентября) масса укорененного черенка возросла до 126%. Но отметим, что исходная сухая масса высаженного на укоренение черенка была выше на 9%, по другим вариантам опыта — на 29—54%. Итак, опытные растения были значительно ослаблены в сравнении с материнскими, с которых заготовили черенки. В связи с листопадом в октябре по всем вариантам шло снижение сухой массы растений в 1,7—2,2 раза (табл. 4).

По органам черенка динамика сухих веществ соответственно различная. Наибольшее накопление происходило в стебле при внесении азота и клубеньков (126%) и азота (113%). То есть динамика по стеблю и черенку совпадает, так как масса стебля составляет около 60% массы укорененного черенка. В листьях все время идет снижение сухой массы, кроме варианта «азот + клубеньки», где ее рост отмечается с конца второй декады августа (40 суток с начала опыта). Масса же корней с клубеньками нарастает до опадения листьев огромными темпами, идя вразрез с динамикой сухих веществ надземной систе-

мы. Даже в опыте без внесения азота и клубеньков рост составил до 700%, немного уступая опыту по внесению азота и клубеньков (790%), но сильно превышая другие варианты (см. табл. 4). Из этого следует, что обменные процессы в укорененном черенке облепихи всегда направлены на опережающее развитие корневой системы с азотфиксирующими клубеньками в ущерб формированию надземной системы.

Таблица 4

Динамика сухого вещества укорененных черенков в процессе азотфиксации (1975 г.)

Дата изучения и сутки после укоренения черенков (начала опыта)	Сухая масса растения, % от начала опыта	в том числе сухая масса, %		
		стебля	листьев	корней с клубеньками
Вариант опыта «азот + клубеньки»				
22 июля, двенадцатые сутки	97,9	86,2	103,3	236,8
5 августа, двадцать шестые сутки	61,0	52,3	53,6	263,2
19 августа, сороковые сутки	75,2	66,7	56,7	394,6
19 сентября, семидесятые сутки	125,5	126,1	68,7	789,5
13 октября, девяносто четвертые сутки	56,6	93,2	—	355,3
Вариант опыта «только клубеньки»				
22 июля, двенадцатые сутки	90,6	65,9	109,9	547,8
5 августа, двадцать шестые сутки	65,5	41,7	75,3	647,8
19 августа, сороковые сутки	65,8	45,9	73,5	760,9
19 сентября, семидесятые сутки	71,7	58,8	61,8	887,0
13 октября, девяносто четвертые сутки	42,8	53,9	—	582,6
Вариант опыта «только азот»				
22 июля, двенадцатые сутки	72,3	67,0	75,2	111,1
5 августа, двадцать шестые сутки	67,0	59,2	60,0	266,7
19 августа, сороковые сутки	79,0	77,4	59,3	355,6
19 сентября, семидесятые сутки	96,4	113,3	44,1	553,3
13 октября, девяносто четвертые сутки	50,6	68,5	—	273,3
Вариант опыта «без азота и клубеньков» (контроль)				
22 июля, двенадцатые сутки	79,5	59,1	94,8	300,0
5 августа, двадцать шестые сутки	66,6	58,1	62,1	386,7
19 августа, сороковые сутки	66,3	60,4	51,6	600,0
19 сентября, семидесятые сутки	70,1	74,1	35,1	700,0
13 октября, девяносто четвертые сутки	39,6	59,7	—	340,0

Таблица 5

Динамика общего азота, фосфора и калия укорененных черенков в процессе азотфиксации, % на сухое вещество от начала опыта, 1975 г.

Дата изучения	Азот			Фосфор			Калий		
	стебель	листья	корни с клубеньками	стебель	листья	корни с клубеньками	стебель	листья	корни с клубеньками
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Вариант опыта «азот + клубеньки»									
22.VII	82,4	110,9	72,5	75,0	100,0	71,4	100,0	145,4	57,7
5.VIII	72,0	119,9	53,6	62,5	111,1	71,4	125,0	200,0	63,1
19.VIII	68,7	137,0	62,5	85,0	166,7	71,4	250,0	636,4	63,1
19.IX	96,2	164,4	80,4	62,5	82,2	81,9	125,0	109,1	30,8
13.X	93,4	—	85,7	130,0	—	81,9	225,0	—	23,1
Вариант опыта «только клубеньки»									
22.VII	100,0	83,5	88,9	75,0	92,0	76,2	66,7	133,3	80,0
5.VIII	88,6	50,4	73,3	140,0	100,0	71,4	83,3	416,7	66,0
19.VIII	89,6	59,3	74,3	100,0	100,0	71,4	119,0	583,3	75,0
19.IX	91,4	102,0	88,9	130,0	100,0	111,4	59,5	275,0	52,0
13.X	114,3	—	82,2	125,0	—	76,2	95,2	—	45,0

Продолжение табл. 5

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Вариант опыта «только азот»									
22.VII	158,6	150,0	85,8	95,0	100,0	33,3	83,3	60,0	48,8
5.VIII	94,2	102,7	37,0	92,5	100,0	41,7	126,7	125,0	63,4
19.VIII	128,6	133,3	56,2	70,0	77,5	41,7	83,3	100,0	58,5
19.IX	125,7	158,0	73,1	145,0	157,5	63,9	66,7	75,0	36,6
13.X	125,0	—	64,2	95,0	—	55,6	83,3	—	25,2
Вариант опыта «без азота и клубеньков» (контроль)									
22.VII	112,5	82,6	86,8	85,7	47,2	58,6	108,0	31,8	67,1
5.VIII	70,0	82,6	47,9	85,7	84,3	58,6	108,0	113,6	111,8
19.VIII	101,9	87,2	53,0	94,3	113,2	58,6	100,0	117,6	65,8
19.IX	109,4	106,9	59,7	142,8	94,3	66,4	100,0	31,8	39,5
13.X	109,4	—	66,2	157,1	—	80,5	100,0	—	59,2

Таблица 6

Динамика белковой фракции азота и фосфора в процессе азотфиксации, % на сухое вещество от начала опыта, 1975 г.

Дата изучения	Азот			Фосфор		
	стебель	листья	корни с клубеньками	стебель	листья	корни с клубеньками
Вариант опыта «азот + клубеньки»						
22 июля	144,4	123,5	133,0	76,9	74,1	100,0
5 августа	138,9	153,0	150,0	88,5	96,3	75,0
19 августа	138,9	153,0	170,0	38,5	66,7	62,5
19 сентября	194,4	161,7	150,0	76,9	92,6	62,5
13 октября	189,9	—	145,0	88,5	—	57,5
Вариант опыта «только клубеньки»						
22 июля	156,2	102,4	129,2	100,0	108,7	120,0
5 августа	187,5	102,4	127,5	100,0	113,0	120,0
19 августа	187,5	108,2	127,5	115,0	108,7	108,0
19 сентября	187,5	166,4	127,5	125,0	121,7	110,0
13 октября	187,5	—	127,5	115,0	—	108,0
Вариант опыта «только азот»						
22 июля	158,8	150,0	143,0	70,0	87,0	100,0
5 августа	137,5	150,0	120,0	45,0	87,0	70,0
19 августа	97,5	125,0	120,0	70,0	108,7	62,5
19 сентября	156,2	170,0	125,0	62,5	108,7	57,5
13 октября	160,0	—	100,0	55,0	—	62,5
Вариант опыта «без азота и клубеньков» (контроль)						
22 июля	125,0	233,3	137,5	91,3	96,2	100,0
5 августа	125,0	240,0	187,5	100,0	96,2	100,0
19 августа	81,2	133,3	93,8	108,7	107,6	100,0
19 сентября	146,2	208,0	156,2	95,6	96,2	83,3
13 октября	112,5	—	125,0	87,0	—	83,3

Рост общего азота в стебле у всех вариантов начался во второй половине августа (на сороковые сутки), что опять-таки совпадает с ростом массы сухого вещества. Но в листьях лишь при внесении азота и клубеньков нарастание азота началось 5 августа (на двадцать шесть суток), тогда как в остальных вариантах — во второй половине лета, через две недели (сороковые сутки). Во второй половине лета начался рост азота и в корнях с клубеньками (табл. 5). В обоих опытах с внесением клубеньков в стеблях наступила стабилизация доли белкового азота в начале августа, но при наличии азота резкий его

рост, как и во всех остальных вариантах, начался только осенью (семидесятые сутки). Из этих данных следует, что в растениях сначала в основном накапливался небелковый азот, причем наличие азота в субстрате (со смесью Кнопа) вместе с внесенными клубеньками тормозило у эндофита синтез белкового азота. Тем не менее в листьях и корнях с клубеньками синтез белкового азота отмечен с самого начала опыта; он очень высок в контрольном опыте, т.е. без внесения азота и клубеньков (табл. 6). Стало быть, и в этом опыте развитие на корнях эндофита тормозило наличие в субстрате внесенного азота.

Динамика общего фосфора и калия в стебле в целом подтверждает ранее приведенные данные, что их нарастание обратно росту азота (табл. 3 и 5). Но некоторым исключением является контрольный вариант, где в стеблях отмечен неуклонный рост по фосфору или стабилизация содержания калия. В листьях и корневой системе обычно идет накопление этих элементов, но с их падением осенью, особенно у листьев, готовых к листопаду. Белковый же фосфор имеет нечеткую динамику, ибо он, как и общий фосфор, занимает в сухом веществе малую долю. Наиболее четко белковый фосфор ведет себя в корнях, где его содержание все время падает. Причем в вариантах, где был внесен азот, доля белкового и общего фосфора меньше в 1,5—2 раза (см. табл. 5 и 6). Другими словами, в опытах с облепихой вновь выявляется антагонизм азота и фосфора. Это связано с тем, что облепиха сама достаточно накапливает азота.

На разном уровне азотного питания к осени развитие эндофита на корнях было различным. Клубеньки («микориза») лучше развиты в том случае, если в субстрат извне вносили уже готовые растертые клубеньки (табл. 7).

Таблица 7

Развитие клубеньков на корнях укорененных зеленых черенков облепихи в осеннее время (в пересчете на 15 растений, 1975 г.)

Вариант опыта	Корни без клубеньков, масса, г		Клубеньки, масса			
	сырая	сухая	сырая		сухая	
			г	%	г	%
Внесение азота и клубеньков	3,82	1,17	0,53	13,9	0,17	14,5
Внесение только клубеньков	3,66	1,20	0,43	11,7	0,14	11,7
Внесение только азота	3,65	1,19	0,14	3,8	0,04	3,4
Без внесения азота и клубеньков	3,70	0,99	0,12	3,2	0,03	3,0

Из этих данных следует, что в песчаной культуре, где укореняли зеленые черенки, во всех вариантах опыта на корнях возникли клубеньки («микориза»), с помощью которых у облепихи осуществляется поглощение атмосферного азота и перевод его в минеральное состояние. Но дополнительное внесение в питательный субстрат клубеньков, заготовленных с плантации облепихи, в 3—4 раза и более усиливает их развитие на корнях. Положительная роль такого внесения клубеньков была отмечена на сеянцах облепихи в полевых условиях [17]. Однако из этих и других опытов, из наших данных (табл. 7) явно следует, что корневые клубеньки формируются на любых почвах, субстратах, там, где облепиха никогда не произрастала [7, 17]. Выше говорилось, что природа эндофита облепихи пока загадочна. Предполагаемые возбудители образования ее клубеньков могут жить свободно в природе или же быть облигатной частью корней облепихи. Скорее всего, имеется то и другое. Так, на примере бобовых видов растений показано, что их партнерство с ризобиями (клубеньковыми бактериями) возможно при взаимодействии как генов бактерий, так и особых генов растений-хозяев [18]. Можно полагать, что в геноме облепихи есть гены, кодирующие образование эндофита как биоустройства (органа) для фиксации и переработки азота из воздуха с помощью микроорганизмов. Симбиоз с

разными микроорганизмами модифицирует это биоустройство, тем самым воздействует на развитие самого растения облепихи. Выше было показано, что условия питания укорененных черенков влияют на их биохимический состав (табл. 3—6), а это может быть связано с особой природой эндофита, сформировавшегося в различных вариантах опыта, проведенного в условиях песчаной культуры.

Список использованной литературы

1. Авдеев В. И. Размножение облепихи зелеными черенками в условиях Московской области : дис. ... канд. с.-х. наук. М. : МСХА им. К. А. Тимирязева, 1976. 155 с.
2. Авдеев В. И. Жизненный цикл *Hippophae rhamnoides* L. // Растительные ресурсы. 1982. Т. 18, вып. 1. С. 13—21.
3. Авдеев В. И. Новая таксономия рода облепиха — *Hippophae* L. // Известия АН Таджикской ССР. Отделение биологических наук. 1983. № 4 (93). С. 11—17.
4. Облепиха: коллективная монография. М. : Лесная промышленность, 1985. 184 с.
5. Созонова Л. И. Плод облепихи. Нижний Новгород : Нижегород. с.-х. ин-т, 1991. 259 с.
6. Чмыр А. Ф., Бессчетнов В. П. Экология и культура облепихи. СПб. : СПбНИИЛХ, 1998. 278 с.
7. Майстренко Г. Г. Попытки изоляции эндофита *Hippophae rhamnoides* L. в чистую культуру // Микрофлора растений и почв : сб. статей. Новосибирск : Наука, 1973. С. 178—186.
8. Ляшенко М. Н. Исследование и разработка автоматизированных систем электрообогрева при укоренении зеленых черенков : автореф. дис. ... канд. техн. наук. М. : МГМИ, 1973. 22 с.
9. Тарасенко М. Т., Ермаков Б. С., Прохорова З. А., Фаустов В. В. Новая технология размножения растений зелеными черенками. М. : МСХА им. К. А. Тимирязева, 1968. 70 с.
10. Петербургский А. В. Практикум по агрономической химии. М. : Колос, 1968. 496 с.
11. Ермаков А. И., Арасимович В. В., Смирнова-Иконникова М. И., Ярош Н. П., Луковникова Г. А. Методы биохимического исследования растений. Л. : Колос, 1972. 456 с.
12. Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений. М. : Колос, 1976. 256 с.
13. Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев : Наукова думка, 1973. 592 с.
14. Турецкая Р. Х. Физиология корнеобразования у черенков и стимуляторы роста. М. : АН СССР. 1961. 280 с.
15. Фаустов В. В. Некоторые вопросы физиологии укоренения зеленых черенков : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М. : МСХА им. К. А. Тимирязева, 1967. 19 с.
16. Иванова З. Я. Биологические основы и приемы вегетативного размножения древесных растений стеблевыми черенками. Киев : Наукова думка, 1982. 288 с.
17. Елисеев И. П. Образование и роль клубеньков на корнях облепихи в культуре // Тр. / Горьковский сельскохозяйственный институт. Горький, 1975. Т. 65. С. 73—79.
18. Лутова Л. А., Проворов Н. А., Тиходеев О. Н., Тихонович И. А., Ходжайлова Л. Т., Шишкова С. О. Генетика развития растений. СПб. : Наука, 2000. 540 с.

Поступила в редакцию 01.02.2014 г.

Авдеев Владимир Иванович, доктор сельскохозяйственных наук, профессор
Оренбургский государственный аграрный университет
460014, Российская Федерация, г. Оренбург, ул. Челюскинцев, 18
E-mail: avdeev_vl_iv@mail.ru

UDC 634.743

V. I. Avdeev

Physiological processes of adventitious root formation and nitrogen fixation in green cuttings of sea-buckthorn (*Hippophae rhamnoides L.*)

The paper presents original data on the dynamics of dry matter, carbohydrates, nitrogen, phosphorus and potassium, chlorophyll, photosynthesis intensity in the bodies of green cuttings of sea-buckthorn when rooting and the development of endophyte of nitrogen fixation.

Key words: *Hippophae rhamnoides L.*, propagation by cuttings, physiology of subordinate rooting and nitrogen fixation.

Avdeev Vladimir Ivanovich, Doctor of Agricultural Sciences, Professor
Orenburg State Agrarian University
460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Chelyuskintsev, 18
E-mail: avdeev_vl_iv@mail.ru