

ИЗВЕСТИЯ

АКАДЕМИИ ПЕДАГОГИЧЕСКИХ НАУК
РСФСР

29

МОСКВА · 1950

РАБОТЫ ЛАБОРАТОРИИ
ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ
ГОСУДАРСТВЕННОГО ЕСТЕСТВЕННО-НАУЧНОГО
ИНСТИТУТА им. П. Ф. ЛЕСГАФТА

Ответственный редактор
действительный член АПН РСФСР, доктор
биологических наук, проф. Ф. Д. СКАЗКИН

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Предисловие —	3
Гюббенет Е. Р. — Хлорофилл — зеленый белок	5
Гюббенет Е. Р. — О роли хлорофилла в онтогенезе растений	13
Лерман Р. И. — Динамика накопления хлорофилла в онтогенезе периллы в связи с углеводным и азотистым обменом веществ	25
Радченко С. И. — О формативном значении биохромов пластид	39
Радченко С. И. — Значение температуры, света и воды для роста и созревания плодов томата	43
Радченко С. И. — Температурный режим и рост растений	57
Радченко С. И. — Об изменчивости и наследственности у ржи в разных условиях культуры	75
Яблокова В. А. — Цитофизиологическое исследование <i>Ustilago tritici</i> (Pers.) lens. в зерновке пшеницы и <i>in vitro</i>	87
Мирошниченко К. Г. — Углеводный обмен у пшениц в разные фазы развития при недостатке влаги в почве	109
Эмих Т. А. и Сказкин Ф. Д. — Морфологические изменения в точках роста пшеницы в связи со стадийным развитием и при различной влажности почвы	137
Пащенко Т. Е. и Сказкин Ф. Д. — Клубнеобразование у некоторых сортов картофеля в связи с чеканкой ботвы	153

Редактор В. Д. Елагин

Техн. редактор Т. Н. Мухина

A09859 Сдано в производство 26/IX 1950 г.
Бумага 70×108¹/₁₆ = 6 бум. л. — 16,44 п. л.
Тираж 4000

Подписано к печ. 12/XII 1950 г.
Учетно-изд. л. 14,33.
Цена 8 р. 60 к.

Заказ 1010

ПРЕДИСЛОВИЕ

Лаборатория физиологии растений Естественно-научного института им. П. Ф. Лесгафта Академии педагогических наук, как и сам институт, ведет работу в двух направлениях.

Первое направление — научно-педагогическое. В этой области лаборатория работает над созданием пособий для учителей по основам наук. Второе направление — исследовательская работа по специальности.

В первом случае преследуется цель создания таких пособий, которые, с одной стороны, знакомили бы советских учителей с современным состоянием науки, а с другой, позволили бы им поднять качество педагогического процесса путем использования материалов вышеуказанных пособий в преподавании школьного естествознания.

Научные исследования по специальным вопросам — необходимое звено в работе лаборатории. При этом создаются условия для научного роста сотрудников лаборатории, что помогает им быть на уровне современных достижений науки. Это тесно связывает воедино первое и второе направления в нашей деятельности. Научная работа по специальности дает также возможность готовить новые кадры преподавателей высшей педагогической школы по специальным разделам естествознания.

Исследовательская работа по специальности идет в плане разработки проблемы — «Рост и развитие растений в единстве с условиями внешней среды».

В выпускаемом сборнике публикуется часть экспериментальных научно-исследовательских работ сотрудников лаборатории, выполненных ими за последние годы, а также в кратком изложении некоторые диссертационные работы аспирантов, окончивших аспирантуру при лаборатории за период 1940—1947 гг.

Возможность опубликования специальных работ нашей лаборатории мы получили благодаря внимательному к нам отношению Президиума Академии и Редакционно-издательского совета, которым авторы и редактор приносят свою искреннюю благодарность.

Ф. Д. Сказкин

Ленинград, 25 июля 1950 г.

ХЛОРОФИЛЛ—ЗЕЛЕНЫЙ БЕЛОК

Е. Р. ГЮББЕНЕТ

В основе создания урожая сельскохозяйственных растений лежит мощный процесс фотосинтеза, осуществляемый пигментной системой пластид — хлорофиллом.

Выяснению природы молекулы хлорофилла — вещества, о котором К. А. Тимирязев и другие ученые говорили как о самом замечательном веществе на земном шаре, были посвящены многочисленные исследования. Но только в наше время усилиями советских ученых эта природа была раскрыта.

К. А. Тимирязев делил историю изучения химии хлорофилла на два периода: до Вильштеттера и после него. Многим казалось, что исследования Вильштеттера и его многочисленных учеников привели к полному разъяснению строения молекулы хлорофилла. Но так только казалось. Механистический подход к разрешению этого вопроса, игнорирование истории развития организмов, помешал этим авторам прийти к правильным выводам.

Только правильный исторический подход к исследованию природы хлорофилла наших отечественных ученых (Тимирязев, Ненцкий, Цвет, Любименко и др.) привел к правильному решению задачи. Нашим ученым удалось установить, что хлорофилл представляет собой зеленый белок. Это было крупнейшим научным открытием как в биологии, так и в области изучения химии биохромов пластид и протоплазмы. Помимо научного значения, это открытие не лишено и некоторого исторического интереса, которому мы также сочли необходимым уделить внимание в настоящем очерке.

История этого открытия начинается с 50-х годов прошлого столетия, когда в литературе появились первые указания на близость химического строения красного биохрома крови животных и зеленого фитохрома листьев растений. Уже первые исследования в этом направлении показали, что оба биохрома содержат пиррольные кольца.

В конце XIX в. замечательные исследования русского биохимика М. Ненцкого и польского — Л. Мархлевского показали, что оба биохрома дают настолько близкие производные, что как из гемина, так и из хлорофилла можно получить гемопиррол. Эти данные позволили М. Ненцкому высказать гипотезу, которую отстаивал также и Л. Мархлевский, об общности происхождения обоих биохромов. М. Ненцкий считал, что для установления факта единства происхождения, химическое сходство может служить таким же основанием, как и морфологические признаки, которыми широко пользуются биологи. Такая точка зрения была чужда Вильштеттеру и Штолю, хотя и они находили в продуктах распада хлорофилла и гемина один и тот же продукт — этиопорфирин. Вильштеттер и Штоль скорее были склонны подчеркивать различия, существующие

между гемоглобином крови и хлорофиллом, утверждая, что гемоглобин является белком, а хлорофилл — сложным эфиром.

Гипотеза о родстве между хлорофиллом и гемином, которой была посвящена статья М. Ненцкого «О биологических соотношениях между красящим веществом крови и листьев», встретила горячую поддержку у К. А. Тимирязева и в дальнейшем получила блестящее подтверждение в открытии В. Н. Любименко.

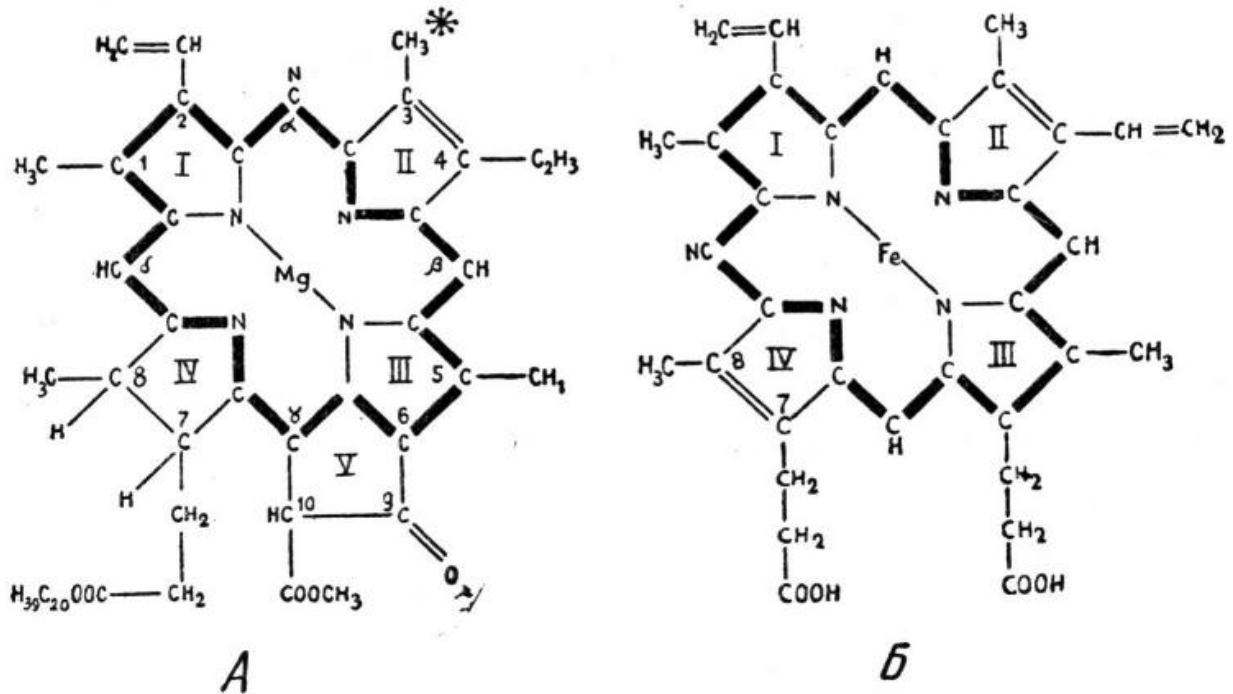


Рис. 1. А—формула хлорофилла с центральным атомом магния; Б—формула гемина с атомом железа.
Цифры I, II, III, IV обозначают пиррольные кольца. Цифра V—циклопентановое кольцо.

Изучая спектры живых листьев и спиртовых вытяжек из их тканей, В. Н. Любименко наблюдал смещение полос поглощения в спектрах живых листьев в сторону длинноволновой части спектра относительно полос поглощения спиртовых вытяжек. Это явление и раньше обращало на себя внимание отечественных исследователей (Цвет, Ивановский, Монтеверде и др.), однако, до работ В. Н. Любименко оно не находило должной оценки и анализа. Сравнивая спектры живых листьев различных растений, В. Н. Любименко нашел, что они также не всегда совпадают между собой. Поскольку анализы Вильштеттера показали, что химическое строение хлорофилла, извлекаемого органическими растворителями из всех растений, одинаковое, явление смещения полос поглощения и различное развитие этих полос натолкнули В. Н. Любименко на мысль о том, что хлорофилл в живых листьях, вероятно, связан, с белками стромы.

Такое предположение в свое время высказывалось и Цветом, который полагал, что эта связь носит характер адсорбции. Однако никаких доказательств в пользу этой гипотезы он не привел.

Отфильтровывая под давлением водные вытяжки из измельченных живых листьев разнообразных растений, В. Н. Любименко получал типичные белковые растворы коллоидального характера травяно-зеленого цвета. Осторожно добавляя к такому раствору спирт или ацетон, он наблюдал появление зеленого осадка рыхлой консистенции, в виде зеленого белка. При дальнейшем приливании спирта или ацетона (до 50% кре-

лости), начиналось растворение пигмента, а обесцвеченный белок свертывался и оставался в осадке.

В противоположность обычным молекулярным растворам хлорофилла (в спирту, ацетоне и др.), водные его растворы длительное время сохраняли свою устойчивость на свету, как и в живых листьях. Спектры водных коллоидальных растворов хлорофилла были тождественны спектрам живых листьев. Вариации в спектрах живых листьев разных видов растений В. Н. Любименко относил за счет различий в белковых компонентах, влияющих на хромофорную группу молекулы хлорофилла.

Причину наблюдавшегося ослабления флуоресценции хлорофилла живых листьев, по сравнению с молекулярными его растворами, В. Н. Любименко также видел в определенном соединении хлорофилла с белком.

При воздействии реагентами, вызывающими свертывание белкового компонента (кислотой, спиртом и др.), зеленый биохром разрушался.

На основании этих данных, В. Н. Любименко полагал, что, при адсорбционном характере связи (в старом понимании явлений адсорбции), свертывание белка не могло бы понижать в такой степени устойчивость хлорофилла, как это имело место в его исследованиях, при действии соляной кислоты на водные вытяжки.

Биохромную систему пластид В. Н. Любименко принимал за единое химическое соединение зеленого цвета, которое, только при нарушении связи между хлорофиллом и белком, дает серию цветных биохромов.

Полученные данные и наблюдения позволили В. Н. Любименко выдвинуть следующую гипотезу: «...на основании уже имеющегося материала, с известной долей вероятности, можно высказать мысль о химической связи пигмента с белками пластид. Если вспомнить, что и сходное с хлорофиллом красящее вещество крови также связано химически с белками, то мысль, что хлорофилл живых пластид есть цветное белковое соединение, находит опору и с этой стороны».

Впервые с новой точкой зрения на строение молекулы хлорофилла как на хромопротеид — зеленый белок — В. Н. Любименко выступил на съезде ботаников в Петрограде, в 1921 г.

Однако это крупное открытие в иностранной литературе было обойдено полным молчанием. Наиболее странным, чтобы не сказать большего, было молчание Вильштеттера и Штоля, научных интересов которых это открытие касалось ближе всего. Лишь в 1936 г. Штоль впервые высказался по этому вопросу, не упоминая имени Любименко. Он писал: «Взгляд, что хлорофилл в хлоропластах связан с высокомолекулярными веществами, например, белками, стар (!? разрядка наша. — Е. Г.). Новым же, по моему представлению, является допущение, что листовая краска приобретает высокую активность только в связи с коллоидом в виде хлоропластинсмплекса и тем самым превращается в специфический ассимиляционный энзим».

И только в 1938 г. Штоль совместно с Видеманом опубликовал первые результаты своих исследований над водной вытяжкой хлорофилло-белкового комплекса, из листьев разнообразных растений, отмечая, что их исследования подтверждают и дополняют наблюдения В. Н. Любименко. В 1941 г. появилась статья Энсона под заглавием «Хлорофилло-белковые экстракты Любименко», в которой высказывается взгляд, что наблюдения В. Н. Любименко над водными растворами хлорофилло-белкового комплекса являются наиболее интересными и перспективными среди опубликованных на эту тему. Энсон высказывает удивление, что эти исследования в свое время не привлекли серьезного внимания, какого они, несомненно, заслуживают.

В последние годы начались оживленные исследования хлорофилло-белкового комплекса в разнообразных направлениях. Таким образом, понадобилось более 25 лет, чтобы смелая гипотеза В. Н. Любименко, составившая целую эпоху в развитии учения о химической структуре хлорофилла, получила признание не только биологов, но и химиков и тем самым превратилась в теорию, которая ставит зеленый белок листьев в ряд биокатализаторов, наравне с другими хромопротеидами, как гемоглобин, цитохром, каталаза, желтый дыхательный фермент и др.

До 1921 г. изучение химии хлорофилла касалось только его протестической группы, извлекаемой органическими растворителями. После 1921 г., и в особенности в последнее десятилетие, ведутся исследования и белкового компонента. Отметим, что последний, как уже установлено, по своему аминокислотному составу очень близок к глобину крови (Осипова и Тимофеева, 1948).

Предположение В. Н. Любименко, что различия в спектрах живых листьев объясняются различиями в свойствах белкового компонента, подтверждается новейшими электрофоретическими исследованиями ряда авторов, причем эти различия проявляются в различной скорости катодфореза и величине изоэлектрической точки. Этими же исследованиями подтверждается также наличие химической связи биохромов с белками, а также и липоидами пластид. Интересна попытка Д. И. Сапожникова (1948) получения искусственных гран, «обладающих свойством натуральных гран» восстанавливать на свету азотнокислородное серебро.

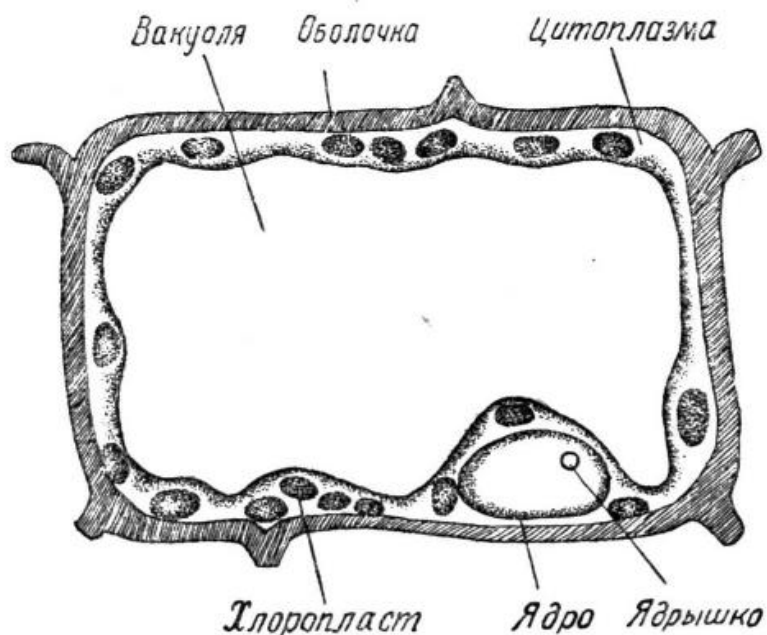


Рис. 2. Клетка из листочка элодеи.
В протоплазме видны пластиды

Свойствам хлорофилло-белкового комплекса посвящена целая глава Тимирязевского чтения Т. Н. Годнева (1947), где автор подробно анализирует возможный характер связи между компонентами хлорофилла в живом листе и высказывает предположение, каким способом она может осуществляться. Новейшие исследования советских ученых (Заблуда, Бойченко, Годнев и Осипова, Красновский и Брин, Осипова, Осипова и Тимофеева, Знаменская и Осипова) показали, что состояние хлорофилло-белкового комплекса и прочность связи между компонентами зависят от состояния растения. Наиболее прочная связь наблюдается в момент наибольшего накопления хлорофилла в листьях, что у травянистых растений совпадает обычно с началом цветения. Данные об изменяющемся

состоянии биохромобелкового комплекса в листьях совпадают с результатами замечательных исследований А. А. Табенцкого (1946) об изменяющемся состоянии пластид в листьях свеклы в онтогенезе, В. Г. Александрова и М. И. Савченко (1950) — в феллодерме коры деревьев и др.

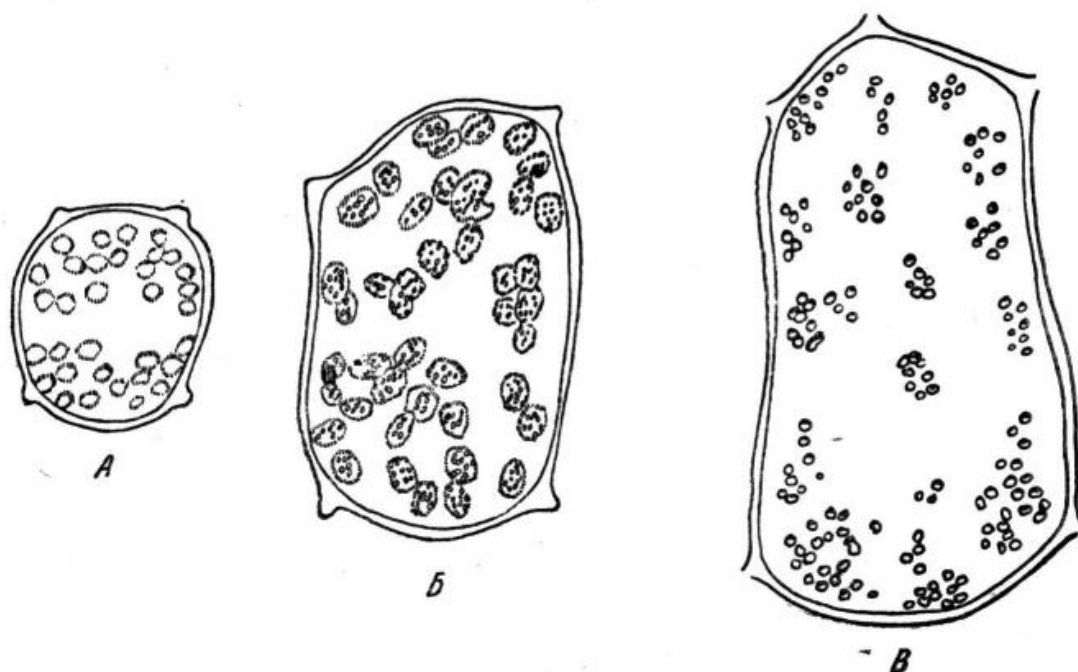


Рис. 3. Состояние хлоропластов в различные возрасты листьев: А—молодой лист, Б—лист среднего возраста, В—отмирающий, пожелтевший лист, (по Табенцкому)

По данным Табенцкого, в молодых листьях пластиды находятся в мелкодисперсном состоянии. По мере роста листа и клеток, растут и пластиды, переходя в гранулярную фазу. Со старением листа наступает оводнение стормы пластид. Наконец, при отмирании листьев, пластиды распадаются на гранулы.

Данные А. А. Табенцкого о гомогенности молодых пластид совпадают с данными Г. В. Канделаки.

Исследования последней интересны еще и в том отношении, что ей удалось наблюдать суточный ход изменений состояния пластид в связи с накоплением крахмала и его исчезновением.

Дальнейшее цитофизиологическое исследование липо-хромобелкового комплекса в связи с состоянием пластид и растения в целом, несомненно, чрезвычайно необходимо для выяснения механизма фотосинтеза.

Еще в 1935 г. В. Н. Любименко писал, что, для нового и решительного прогресса в изучении химии фотосинтеза, центр тяжести исследований следует перенести на изучение физико-химических явлений в пластидах.

Взгляд В. Н. Любименко на биохромы пластид как на цветные белки получает признание в отношении не только зеленых фитохромов, но и каротиноидов. Так, например, никакие попытки Штоля и Видемана выделить из водной вытяжки листа желтые пигменты, без нарушения целостности хлорофилло-белкового комплекса не увенчались успехом.

За связь каротиноидов с белком высказывается также ряд других авторов (Каррер и Штраусс, Менке, Фокс, Рабинович)..

Исследуя накопление каротиноидов в листьях некоторых растений, С. Д. Львов показал, что с возрастанием содержания каротиноидов в листе увеличивается и количество хлорофилла, при старении же растения и листа разрушаются оба пигмента параллельно. С. Д. Львов считает

поэтому, что эти данные подтверждают взгляд В. Н. Любименко на биохромы пластид зеленого листа как на единую систему и высказывает предположение, что, возможно, и в функциональном отношении они также едины.

Что касается биохромов красных и сине-зеленых водорослей (фикоэритрина и фикоциана), то еще исследованиями Килина и Лемберга было установлено, что они представляют собою цветные белки, легко растворяющиеся в воде. Их цветные простетические группы отличаются от хлорофилла тем, что имеют открытую цепь из 4 пиррольных колец и, в отличие от хлорофилло-белкового комплекса, очень прочно удерживают связь с белком, даже при разложении этих хромопротеидов пепсином. Их белковая природа еще более укрепила В. Н. Любименко в его гипотезе о белковой природе хлорофилла.

Наконец, по исследованиям ряда авторов, пигмент серных и несерных пурпурных бактерий (бактериохлорофилл) является также хромопротеидом.

Таким образом, открытие В. Н. Любименко белковой природы хлорофилла, в свою очередь, привело к новому открытию, а именно, что все фитохромы пластид и протоплазмы представляют собою не что иное как хромопротеиды и, следовательно, являются биокатализаторами.

В связи с новым представлением о хлорофилле как о зеленом белке, В. Н. Любименко предложил и новый термин — «натуральный хлорофилл» для пользования им в тех случаях, когда нужно показать, что речь идет о хлорофилло-белковом комплексе в живом листе или в водной вытяжке из живого листа.

Вслед за этим названием последовал целый ряд новых терминов зарубежных авторов, как, например: филлохлорин, фотосинтин, хлоропластин, хлороглобин и т. д.

Но ни один из них не получил общего признания в научной литературе. К тому же предложенные термины не охватывают всех биохромов зеленой пластиды, а именно желтых пигментов. В этом отношении более удачным является употребляемый Д. И. Сапожниковым термин фитохромопротеид, но он, пожалуй, слишком широк, так как подходит не только к хлорофилло-белковому комплексу, но и ко всем цветным растительным белкам. Поэтому, с нашей точки зрения, преимущество все же следует отдать термину «натуральный хлорофилл», в понимании В. Н. Любименко. Во-первых, в данном случае не вводится новое название, а во-вторых, после М. С. Цвета и В. Н. Любименко в понятие «хлорофилл» вкладываются представления не только о зеленых, но и желтых пигментах.

Таким образом, термином «хлорофилл» мы можем широко пользоваться, когда касаемся фитохромной системы листьев, независимо от того, находится ли она в связи с белками пластид или отделена от них (как, например, в растворах спирта, ацетона и др.). Термином же «натуральный хлорофилл» следует пользоваться в тех случаях, когда принципиально важно указать, что имеется в виду ненарушенная система хлорофилло-белкового комплекса — зеленый белок.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г. и Савченко М. И., Тр. БИН им. В. Л. Комарова, сер. VII, вып. 1, 1950, стр. 5—82.
- Бойченко Е. А., Бюл. Моск. об-ва исп. пр., отд. бот., 1938, стр. 131—138.
- Бойченко Е. А., Бюл. Моск. об-ва исп. пр., отд. бот., 1939, т. 48, стр. 13—18.
- Годнев Т. Н., Тимирязевские чтения. VII, изд-во АН СССР, 1947, стр. 50.
- Годнев Т. Н. и Осипова О. П., ДАН, 1947, т. 57, стр. 161—164.
- Гюббенет Е. Р., Экспер. бот., 1940, вып. 4, стр. 23—33.
- Гюббенет Е. Р., журн. „Природа“, 1946, № 11, стр. 68—81.
- Заблуда Г. В., Тр. Чувашск. ох. ин-та растений., 1938, т. 1, стр. 3—51.
- Знаменская М. и Осипова О. П., ДАН, 1947, т. 57, стр. 705—706.
- Ивановский Д., Изв. Варш. ин-та, 1914, т. 1, стр. 1—31.
- Канделаки Г. В., Тез. дисс., Тр. БИН АН Груз. ССР, 1946.
- Красновский А. А. и Брин Г. П., ДАН, 1948, т. 63, № 2, стр. 163—165.
- Львов С. Д., Научн. сес. Ленинград. ун-та, Тез. докл. секц. биол. н., 1945, стр. 49—53.
- Любименко В. Н., Дневн. I Всерос. съезда бот. в Петр., 1921, стр. 46—47.
- Любименко В. Н., Изв. Гл. Бот. сада, 1921, стр. 1—14.
- Любименко В. Н., Изв. АН, 1923, стр. 129—150.
- Любименко В. Н., Материя и растение. Синтез органического вещества в растительном царстве, 1924.
- Любименко В. Н., Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире, 1935.
- Любименко В. Н. и Бриллиант В. А., Окраска у растений, 1924.
- Любименко В. Н., Щеглова О. А. и Гортикова Н. Н., Изв. Ест. научн. ин-та им. Лесгафта, 1937, т. 20, стр. 3—36.
- Мархлевский Л., Ann. ch., V. 395, N. 1, 1913, стр. 194—211.
- Ненцкий М., Арх. биолог. н., 1897, т. 5, стр. 304—310.
- Осипова О. П., ДАН, 1947, т. 57, № 4, стр. 371—374.
- Осипова О. П. и Тимофеева, ДАН, 1940, т. 67, № 1, стр. 105—108.
- Сапожников Д. И., ДАН, 1949, т. 57, № 3; ДАН, т. 61, № 3; ДАН, т. 62, № 5, стр. 665—667.
- Табенцкий К. А., Изв. АН СССР, 1947, № 5, стр. 609—639.
- Тимирязев К. А., Главнейшие успехи в начале XX столетия (хлороф. его хим. состав и генет. связь с гемоглобином), Гос. изд-во, 1920.
- Цвет М. С., Изв. Пб. биол. лабор., 1898, т. 2, вып. 3, стр. 61—65.
- Цвет М. С., Хромофиллы в растительном и животном царстве, 1910, Варшава.
- Ampson M. L., Science, 1941, v. 93, p. 186—187.
- Fox L., Sc., 1944, v. 100, стр. 111—113.
- Karrer P. u. Strauss W., Helv. chim. Acta, 1939, v. 21, p. 1264.
- Kylin H., Z. f. physiol. Ch., 1910—1912, B. 69; B. 74, 105; B. 76, p. 396.
- Ibid., Z. f. physiol. Ch., 1926—1931, B. 157, p. 148—162; B. 166, p. 39; B. 197, p. 1.
- Lemberg R., Ann. Chemie, 1928, B. 461, p. 46.
- Lemberg, Naturwiss., 1929, B. 17, p. 541.
- Lemberg, Lieb. Ann. Chem., 1930, B. 477, p. 105; Biol. Ztschr., B. 219, p. 215.
- Menke, Naturwiss., 1940, H. 2, S. 30—31; H. 10, S. 158—159.
- Rabinowitch E., Photosynthesis and related process, 1945, v. 1, Intersc. Priblisch, № 1.
- Stoll A., Naturwiss., 1936, H. 4, S. 46—64; H. 24, S. 53.
- Stoll A. u. Wiedemann E., Fortschr. Chem. org. Naturst., 1938, B. 1, S. 159—254.
- Ibid., Atii Congr. intern. Chem., 1938, 10th Congr. Rome.
- Ibid., Verh. Schweiz. Naturforsch., 1941, B. 125—128.
- Willstätter R. u. Stoll A., Untersuchungen über Chlorophyll, 1913, Berlin.

О РОЛИ ХЛОРОФИЛЛА В ОНТОГЕНЕЗЕ РАСТЕНИЙ

Е. Р. ГЮББЕНЕТ

Основной функцией хлорофилла является его участие в фотохимическом синтезе органического вещества из углекислоты и воды. Следует отметить, что и другие биохромы пластид, сопровождающие хлорофилл, начинают завоевывать все большее признание их участия в этом процессе космического значения. Мы имеем в виду каротиноиды (Сапожников, 1937, 1950; Благовещенский, 1940; Красновский, 1947 и др.), главным образом, β -каротин и лютеин, встречающиеся у высших зеленых растений и зеленых водорослей. β -каротин входит, кроме того, как и хлорофилл *a*, в биохромную систему всех групп водорослей (табл. 1).

Сюда же относится и фукоксантин, который составляет вместе с хлорофиллами *a* и *c* фотосинтетический аппарат двух наиболее распространенных групп растительного царства — бурых и диатомовых водорослей, населяющих моря и океаны, и который имеет, таким образом, значительный удельный вес в природе.

Фикобиллины (фикоэритрин и фикоциан) с хлорофиллами *a* и *d* красных и сине-зеленых водорослей играют сравнительно небольшую роль в синтезе органического вещества. Хотя красные водоросли встречаются во всех зонах морских глубин (литоральной, суб- и элиторальной), однако в относительно небольшом количестве и в сравнении с бурыми водорослями являются мелкими организмами.

Еще меньшую роль играет биохромная система сине-зеленых водорослей, населяющих мелкие пресноводные водоемы в виде слизистых скоплений отдельных клеток или нитей, различимых только под микроскопом.

Сравнительные данные производительности органической массы квадратного метра суши и морского водоема говорят в пользу последнего. Так, например, биомасса Баренцова моря (преимущественно бурые водоросли) составляет 800 ц с 1 га, что значительно превышает средний урожай овощей в Заполярье и приближается к рекордным урожаям с той же единицы площади (Тиховская, 1940; Эйхфельд, 1948).

По расчетам ряда авторов, производительность моря составляет от $\frac{4}{5}$ до $\frac{9}{10}$ общей биомассы земного шара. Другие исследователи считают эту производительность моря преувеличенной.

Однако кроме полезной роли в величественном процессе первичного синтеза органического вещества, биохромы пластид как таковые, а также в виде продуктов своего расщепления, выполняют, по видимому, и иные функции в онтогенезе растений, пока еще не изученные, но на исследование которых побуждают отрывочные наблюдения и факты, отмечаемые все чаще и чаще.

В. Н. Любименко писал еще в 1916 г., что роль хлорофилла заключается, по видимому, не только в первичном синтезе органического вещества, но также и в дальнейшей переработке его.

Таблица I

Фитохромы пластид в различных группах растений¹
по Любименко (1935), Фишеру (1940), Стрейну (1946)

Фитохромы	Группы растений										
	Пурпурные бактерии	Зеленые бактерии	Сине-зеленые водоросли	Красные водоросли	Желто-зеленые водоросли	Динофлагеллаты	Диатомовые водоросли	Бурые водоросли	Евгленовые	Зеленые водоросли	Высшие растения
Хлорофиллы											
Бактериохлорофилл	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Прохлорофилл	+	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Хлорофилл <i>a</i>	-	-	++	++	++	++	++	++	++	++	++
Хлорофилл <i>b</i>	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-
Хлорофилл <i>c</i>	-	-	-	-	-	++	++	++	++	++	++
Хлорофилл <i>d</i>	-	-	-	++	-	-	-	-	-	-	-
Фикобилины²											
Фи коэритрин	-	-	+	++	-	-	-	-	-	-	-
Фи коциан	-	-	++	+	-	-	-	-	-	-	-
Каротиноиды											
Каротины:											
β-каротин	-	-	++	++	++	++	++	++	++	++	++
δ-каротин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
ε-каротин	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
флавоцин	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Каротинолы³ (Ксантофиллы)											
Лютеин	-	-	-	+	-	-	-	-	-	++	++
Криптантин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++	++
Зеаксантин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++	++
Виолаксантин	-	-	-	-	-	-	-	++	-	++	++
Флавоксантин	-	-	-	-	-	-	-	+	-	++	++
Неоксантин	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++	++
Фуксоксантин	-	-	-	?	-	-	++	++	-	-	-
Неофуксоксантин А	-	-	-	?	-	-	++	++	-	-	-
Неофуксоксантин Б	-	-	-	?	-	-	++	++	-	-	-
Диатоксантин	-	-	-	-	-	-	++	++	-	-	-
Диадиноксантин	-	-	-	-	-	++	++	?	-	-	-
Диноксантин	-	-	-	-	-	++	++	-	-	-	-
Неодиноксантин	-	-	-	-	-	++	++	-	-	-	-
Сульфатоксантин	-	-	-	-	-	++	++	-	-	-	-
Миксокаротинол (миксоксантофилл)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Безымянный каротинол (ксантофилл)	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	-

¹ Условные обозначения: ++ во всех группах и видах;
+ только у некоторых видов данной группы;
- отсутствие;
? очень малое количество;
пустые места — не было исследований.

² „Фикобилины“ — общий термин для биоцветов красных и сине-зеленых водорослей указывает на близость этих пигментов к биоцветам желчи (bile).

³ Некоторые авторы предлагают пользоваться термином „каротинол“ вместо „ксантофилл“. Это предложение вполне приемлемо, так как по существу ксантофилл является одно-дву-, шести-замещенным каротином.

В старой и новой литературе имеется много указаний на распространение зеленых пластид не только в листьях, но и в других, преимущественно молодых, растущих органах зеленого растения. Так, например, хлоропласты обнаруживаются не только в поверхностных слоях паренхимы под эпидермисом зеленых травянистых побегов, но и во всех, более глубоко залегающих паренхимных клетках в растущих частях стеблей травянистых растений, кустарников и деревьев. Кроме коровой паренхимы, хлоропласты встречаются также в сердцевинных лучах, камбии и даже в сердцевине. Их находят также в чашелистиках, нераспустившихся лепестках, в плодолистиках, молодых зародышах семян, в эндосперме незрелых семян, в плодах.

Ю. Визнер (1877) придерживался убеждения, что роль хлорофилла не ограничивается синтезом органического вещества на свету. Вместе с Р. Саксе (1877) он считал, что сам хлорофилл является первым видимым продуктом ассимиляции. Аналогичную теорию развивал также и А. М. Левшин (1917), однако она до сих пор не имела успеха, и вопрос этот остается открытым, хотя он, несомненно, заслуживает дальнейшей разработки.

Денеке (1880), посвятивший свою диссертацию вопросу «о неассимилирующих хлоропластах», пришел к выводу, что зеленые пластиды, образующиеся в наружной части коровой паренхимы верхушек молодых побегов, способны ассимилировать и помогать, таким образом, ассимиляции листьев, а хлоропласты, лежащие в глубинных слоях коры, в сердцевинных лучах, сердцевине (переполненные крахмалом), являются неассимилирующими. В некоторых случаях он допускал совмещение в одном хлоропласте обеих функций — и ассимилирующей, и полимеризующей растворенные углеводы, притекающие из соседних клеток, в крахмал.

При освещении молодых побегов прямыми солнечными лучами в течение получаса, Скотт (1907) наблюдал появление крахмала во всех пластидах коры и сердцевинных лучей, но не в сердцевине, чем доказывал способность и этих («неассимилирующих») хлоропластов разлагать углекислоту при достаточной напряженности света.

Гартиг (1843) наблюдал превращение крахмальных зерен в хлоропласты при позеленении семян хвойных. Мульдер (1844) также утверждал, что хлоропласты возникают прямой метаморфозой из крахмальных зерен. Моль же (1845) допускал, что иногда возникают сначала хлоропласты, а в них крахмальные зерна, иногда — наоборот.

Однако все эти данные, полученные с помощью старых оптических систем, требуют тщательной проверки. Сакс (1862) сомневался, чтобы хлоропласты могли возникать непосредственно из крахмальных зерен, считая более правильным, что крахмальные зерна являются продуктом жизнедеятельности пластид.

Некоторые исследователи считали возможным возникновение желтых и зеленых пластид при окутывании крахмальных зерен протоплазмой с постепенным растворением крахмала. Это явление они наблюдали во всех молодых формирующихся органах, богатых крахмалом.

Денеке находил в зеленеющих клубнях картофеля вполне оформленные хлоропласты, но считал их неассимилирующими, полагая, что в клубнях нет для этого подходящих условий (нет достаточного количества углекислоты, света и др.), а приписывал им вторичную функцию — полимеризаторов растворенных углеводов, притекающих из ассимилирующих клеток.

Однако А. Курсанов (1934) нашел, что хлоропласты, находящиеся под кожицей молодых плодов, в большей или меньшей степени способны к ассимиляции углекислоты, особенно на первых стадиях развития плода.

Впервые применив анализ гексоз в нормальных и затененных плодах, А. Курсанов показал, что в нормально освещаемых плодах образуется лабильная гексоза, типа фуранозы, в противоположность запасным формам сахаров, которые передвигаются по растению в форме пираноз. Они постоянно притекают из листьев в растущие плоды, чем тормозят собственный фотосинтез плодов, превращая ассимилирующие хлоропласты в неассимилирующие.

Данные Фельдбах (1938) также говорят о способности плодов располагать углекислоту, причем энергия ассимиляции чаще превышает компенсационный пункт, особенно, если плоды мелкие. У крупных плодов разложение углекислоты бывает слабее дыхания. У зеленых клубней картофеля ассимиляция заметно превышает компенсационный пункт.

Шимпер (1880—1885), подобно Саксу, отстаивал точку зрения на пластиды как на крахмалообразователи, тогда как Бельцунг (1887) пришел к противоположным результатам, совпадающим с вышеописанными старыми взглядами.

Он же, подобно Стону и другим, опровергал теорию преемственности пластид, показав, что зеленые пластиды возникают непосредственно из протоплазмы, в определенные моменты жизни растительного организма. Иногда они получают свое начало от крахмальных зерен, при этом, по мере роста хлоропласта, крахмальное зерно уменьшается.

В новейшее время снова пробуждается интерес к «неассимилирующим» зеленым пластидам, играющим, по мнению ряда авторов, какую-то другую роль в органах, в которых они встречаются.

Особый интерес в этом отношении представляют исследования советских ученых, на работах которых мы остановимся особо.

Так, например, наблюдения В. Г. Александрова показали (1939), что в зеленеющих клубнях картофеля появляются вполне оформленные хлоропласты. Окраска их тем темнее, чем глубже их залегание в коровой паренхиме. Самые темнозеленые хлоропласты были найдены в слое коровой паренхимы, пограничном с центральным цилиндром. В. Г. Александров объясняет это явление сосредоточением в эндодерме и в ближайших к ней слоях транзитного крахмала.

В согласии с Бельцунгом, В. Г. Александров полагает, что, при наличии крупных крахмальных зерен, пластиды начинают формироваться с боковой стороны или по концам крахмального зерна. Ближе к периферии коры связь пластиды с крахмальным зерном теряется, а потому они начинают формироваться непосредственно из пропластид или примордий, образующихся в протоплазме молодых клеток.

В. Г. Александров находит пластиды, возникающие по соседству с сосудами, более зернистыми и густо пигментированными, чем в остальной паренхиме листьев. По мнению автора, возможно, что скопление пластического материала, поступающего в сосуды, является в то же время благоприятным обстоятельством для синтеза хлорофилла. Это положение В. Г. Александрова согласуется с высказанным нами мнением, на котором остановимся несколько дальше.

Дюваль Жув (1875) также находил особо темнозеленые хлоропласты в клетках обкладки вокруг сосудов мелких жилок листьев. Хлоропласты представлялись ему в виде хлопьевидных масс, в которых он не мог провести границу между отдельными пластидами.

Тщательно изучая эти пластиды в онтогенезе на живых листьях и фиксированных препаратах, Г. В. Канделаки (1942) удалось показать, что в меристеме листьев *Panicum miliaceum* все пластиды имеют одинаковую величину. Дифференцировка паренхимы на ассимиляционную ткань и клетки обкладки приводит также и к дифференцировке пластид.

Пластиды ассимиляционной ткани сохраняют обычную форму и размеры, а пластиды обкладных клеток достигают гигантских размеров и плотно заполняют всю клетку, производя впечатление слившихся между собою густотемнозеленых масс.

Исследование этих хлоропластов, отличающихся от хлоропластов других клеток паренхимы листьев более темной окраской и синезеленым оттенком, позволило В. Г. Александрову (1926) высказать предположение, что эти клетки обкладки как бы предназначены для передачи органических веществ не в элементы флоэмы, а в сосуды.

По данным В. Г. Александрова и О. Г. Александровой (1935), такие же хлоропласты, как в зеленых клубнях картофеля и клетках обкладки, встречаются и во внутреннем эпидермисе многих плодов. Эти авторы считают, что роль этих хлоропластов в плодах сводится к мобилизации крахмала путем гидролиза и передачи растворенных углеводов семенам. В. Г. Александров и О. Г. Александрова предполагают, таким образом, участие хлорофилла во вторичном обмене веществ. Они пишут: «Присутствие темно и ярко окрашенных пластид в клетках внутреннего эпидермиса плодов бобовых, обладающих нередко весьма толстым перикарпием, невольно обращает внимание своей кажущейся бесцельностью, с точки зрения ассимиляции как фотосинтетической реакции, требующей доступа достаточного количества световой энергии. Последней внутри плода, конечно, нет. Между тем, привыкли думать, что зеленая пластида только и способна к фотосинтезу, в первую очередь, благодаря наличию зеленого пигмента хлорофилла».

Авторы считают далее, что скопление хлоропластов во внутренних слоях перикарпия, прилежащих к сосудам, следует приписать их функции отлагать и мобилизовать вторичный транзиторный крахмал для передачи формирующимся семенам.

На основании исследований, проведенных В. Г. Александровым с Л. В. Климочкиной (1945) над развитием плодов зонтичных, авторы приходят к выводу, что происхождение и природа пластид, способных отлагать крахмал или белки (алевроновые зерна), едины, при соответствующих условиях в клетке могут легко возникать амилопласты или протеопласты.

Установление факта образования амилопластов, вместо протеопластов, при изменившихся условиях физико-химического состояния клеток, чрезвычайно любопытно. Это наблюдение тем интереснее, что В. Г. Александрову удалось наблюдать и целлюлозное перерождение хлоропластов: при прилипании зеленых пластид ко внутренней поверхности оболочки клетки (например, к оболочке лубяного волокна). При этом происходит постепенное исчезновение хлоропластов, связанное с утолщением оболочек, вещество пластид истощается на образование клетчатки.

Бельцунг указывал в свое время (1895) на возможность перерождения пластиды в крахмальное зерно в связи с накоплением в ней крахмала подобно истощению железистой клетки при превращении ее в секрет. То же самое отмечает и В. Г. Александров: при отложении крахмала и белка в пластидах запасяющих органов, пластида истощается в своей работе на отложение продукции. В. Г. Александров считает, что это есть не что иное, как белковое, крахмалистое или целлюлозное перерождение пластид, которое является необратимым (например, в семенах), тогда как отложение крахмала или белка в пластидах невысыхающих органов, вроде клубней, луковиц, корневищ, имеет обратимый характер.

Из обзора различных точек зрения на роль хлоропластов в зеленом растении вытекает, что хлоропласты, встречающиеся в листьях и поверхностных слоях клеток других органов, являются ассимилирующими. Хлоропласты же, лежащие в более глубоко залегающих тканях плодов, клуб-

ней, эндосперма, вокруг сосудов выполняют преимущественно какие-либо другие функции. Но если приток света к ним достаточен, они могут разлагать CO_2 .

Таким образом, как видно из изложенного, а также из замечательных онтогенических исследований А. А. Табенцкого (1947) над листьями свеклы и последней работы В. Г. Александрова и М. М. Савченко (1950), хлоропласты представляют собою легко подвижные системы, которые могут, в зависимости от физико-химических условий среды, связанных с ростом и развитием растения, перестраивать свой аппарат на выполнение той или другой функции.

М. Моисеева (1946), исследуя развитие стеблей тыквенных на 2-й и 3-й день после появления над землей гипокотыля и его позеленения, находила на поперечных срезах его яркое зеленое кольцо клеток с хлоропластами, так называемое крахмалоносное влагалище, а также зеленые пятна проводящих пучков. Эти пучки имели зеленую окраску, благодаря присутствию яркозеленых пластид в паренхимных клетках, расположенных между кольчатыми и спиральными сосудами; позднее хлоропласты появлялись в клетках камбия, в паренхиме между точечными сосудами, в клетках луба и паренхимных лучах. В гипокотиле растений тыквы 3—5-недельного возраста можно было видеть сквозь кору невооруженным глазом зеленые тяжи, протягивающиеся от семядолей к корневой шейке. М. Моисеева резюмирует свои наблюдения следующим образом: «...повидимому, из хлорофилловых клеток сосудистых пучков в сосуды идет непрерывная подача веществ, необходимых для нормального роста, а также для регенерации тканей стеблей при прививках».

Автор не находила зеленых хлоропластов в паренхимных клетках тепличных растений, а также в старых междуузлиях грунтовых культур.

В клетках луба, древесины и камбия хлоропласты сохраняются только в уцелевших живых клетках паренхимы молодых побегов.

Подобные же наблюдения имеются в исследованиях Завалишиной, которая подчеркивает, что чем активнее идет рост стебля, тем больше мелких хлоропластов можно видеть в живых паренхимных клетках внутренних тканей стебля.

М. Моисеева приписывает хлоропластам стеблевой паренхимы, кроме способности накапливать и передавать питательные вещества в сосуды, еще новую функцию. Ссылаясь на данные многих исследователей об образовании ростовых веществ в зеленых частях растения (обычно в листьях и почках, а также в камбии), автор пишет: «Можно предполагать, что хлоропласты, помещающиеся в камбии и в проводящей ткани стебля, также принимают определенное участие в образовании ростовых веществ».

Согласно данным Н. В. Цицина (1940), М. Моисеева отмечает также, что срастание привоя с подвоем идет лучше, когда место срастания скрепляется белыми нитками при нечастой обмотке для лучшего доступа света. По ее данным в образовании каллюса принимают участие только живые клетки сосудистых пучков, в которых имеются хлоропласты. Клетки же основной паренхимы, переполненные пластическим материалом, но не содержащие хлоропластов, каллюсных клеток не образуют.

В опытах Н. В. Цицина прививка на первом узле кущения злаков не удавалась. Не удавались также прививки на этиолированных злаках. Однако после того как этиолированные растения сутки выдерживались на свету, срастание осуществлялось. Эти явления дали повод Н. В. Цицину высказать предположение, что по всей вероятности хлорофилл принимает активное участие в обмене веществ при образовании наплывов.

А. Н. Мельников (1936) обратил внимание на появление хлоропластов иногда в большем, иногда в меньшем количестве в меристематической ткани непосредственно под точкой роста в стеблях злаков. Ему удалось показать тесную зависимость между скороспелостью сорта и количеством образующихся хлоропластов.

У скороспелых форм, во время фазы первичных бугорков в эмбриональном колосовом стержне, начинают формироваться хлорофильные зерна, которые, по его мнению, стимулируют дальнейшее развитие колосков. Мельников, еще раньше Александрова и Моисеевой, подчеркивал скопление хлоропластов и друз оксалата кальция в клетках, прилежащих к сосудам, что, по его мнению, указывает на усиленный обмен веществ в этих системах клеток.

По А. Н. Мельникову, скорость формирования колоса и стебля определяется наличием соответствующего количества хлоропластов в каждой паренхимной клетке у точки роста. У озимых сортов, в первый год их посева, хлоропласты отсутствуют в точке роста, вместе с этим развитие останавливается на фазе первичных бугорков, а дальнейший рост идет чрезвычайно медленно, не доходя до образования репродуктивных зачатков. Укороченный день действует угнетающим образом на развитие скороспелых форм, в этом случае хлоропласты не появляются, и развитие стебля, как и у озимых в первый год посева, останавливается на фазе первичных бугорков.

Точка зрения А. Н. Мельникова на роль хлоропластов, скопляющихся в меристематической ткани стебля эмбрионального колоса, совпадает со взглядом А. А. Зайцевой (1939) на роль усиленного накопления хлорофилла в листьях в переходный период от вегетативной к репродуктивной фазе развития растения. Оба автора отмечают, что повышенное содержание хлорофилла сопровождается закладкой и развитием репродуктивных органов.

Ряд исследователей указывает на свойство каротина стимулировать рост растений (Бюрги, 1930; Виртанен, Гаузен и Заатсамойнен, 1933; Лазар, 1936; Бек, 1940; Зубрилин и Николаева, 1945; Лебедев, 1947, 1948 и др.). Некоторые авторы связывают генеративные функции растения также с более или менее усиленным накоплением каротиноидов (Жуковский и Медведев, 1949, и др.).

Подобно тому как Н. В. Цицин (1940) и М. Моисеева (1945) отметили роль хлорофилла при заживлении и сращении поверхностей подвоя и привоя, ряд ученых и врачей указывает на целебные свойства препаратов хлорофилла, применявшихся в военно-полевой хирургии при лечении ран (Глазер, 1940; Лессер, 1944, и др.).

Свойство хлорофилла ускорять грануляцию ран сходно со свойством крови, которая при излиянии в рану ускоряет заживление раны (Лепешинская, 1950).

Приведем сравнительные данные Смита и Ливингстона (1943) применения различных препаратов для излечения ран и ожогов у подопытных животных (собак, кроликов, морских свинок и крыс):

	Излечение (в %)	
	Раны	Ожоги
Хлорофилл	67,9	71
Витаминизированная мазь	18,4	28
Препараты, близкие сульфидину	3,8	4

Наилучшее целебное действие, как показали интересные исследования М. М. Садырина (1945), оказывает водный раствор хлорофилла,

непосредственно извлекаемый из листьев. Так, например, больше всего эритроцитов оказалось в крови морских свинок, получивших, кроме моркови, еще один из следующих продуктов:

	В 1 куб. см
Сырой хлорофилл	7 841 566 эритроцитов
Крапива (богатая хлорофиллом) . . .	7 187 500 "
Люцерна	6 640 000 "
Контроль (кормление без хлороф.) . .	5 867 372 "

Через 100 дней опытные свинки прибавили в весе на 111%, а контрольные — только на 67%.

В крови опытных морских свинок, кроме эритроцитов, оказалось также больше клеток с тельцами Курлова, усиливающими обмен веществ.

На основании своих многолетних исследований Бюрги (1916—1942) приходит к выводу, что хлорофилл является общетонизирующим средством: оказывает возбуждающее действие на сердце, кишечник, дыхательный центр, обмен веществ и ускоряет рост. Препараты, которыми пользовался Бюрги, были: «сырой хлорофилл» (неочищенный) и «феофитин» (производное хлорофилла, лишенное магния, сохраняющее еще скелет хлорофилла в виде 4 пиррольных ядер).

Кроветворное действие хлорофилла заключается, повидимому, в том, что при питании зелеными кормами, в желчи печени травоядных животных появляется производное хлорофилла — филлоэритрин, близкий к гематопорфируну, который является мостом между хлорофиллом, с одной стороны, и гематином и желчным биохромом — с другой (Бюрги, 1919; Палладин, 1942).

Из изложенного следует, что функции хлорофилла очень многообразны. В молодых листьях и в других растущих органах (побегах, развивающихся плодах и др.) хлоропласты представляют собою, повидимому, очень мобильные системы, от физико-химического состояния которых, а также от состояния окружающей протоплазмы и внешних условий среды, зависит направленность их функций, т. е. будут ли они «ассимилирующими» или «недеятельными» (в смысле усвоения углекислоты). «Недеятельные» хлоропласты оказываются очень деятельными в других отношениях: притекающие к ним растворимые углеводы передаются в соседние сосуды для транспорта к вышележащим молодым побегам или репродуктивным органам, частично же полимеризуются и откладываются в пластидах. Отсюда, повидимому, и наблюдается усиленное накопление хлорофилла в листьях в переходный к репродуктивной фазе развития период жизни растения.

Усиленное накопление хлорофилла в листьях в этот период дало нам (Гюббенет, 1940, 1946) повод высказать предположение, что хлорофилл как белковое вещество (зеленый белок) в период цветения растения, между прочим, может играть роль запасного вещества, временно локализуемого в паренхиме листьев. В случае истощения запасных веществ, хлорофилл начинает быстро разрушаться и в виде продуктов распада потребляется развивающимися репродуктивными органами. Возможно, что и старение листьев нижних ярусов, сопровождающееся их пожелтением, вызывается также оттягиванием питательных веществ, в том числе и хлорофилла (в виде продуктов распада), вышерастущими листьями.

Вероятность приписываемой нами хлорофиллу роли запасного вещества вытекает еще из того обстоятельства, что он часто встречается в типичных органах отложения запасных веществ: во многих семенах, не только во время развития их, но и после созревания, например, гороха, люпина, клена, фисташки и др.; в перикарпии зеленых плодов; в корне

моркови и т. п. На первый взгляд может показаться парадоксальным такое толкование роли хлорофилла: с одной стороны, как активного соединения, а с другой — пассивного запасного белка. Однако старое представление о покоящихся органах как об органах, действительно находящихся какое-то время в полном покое, в настоящее время не подтверждается. В этих органах запасные вещества подвергаются непрерывному — то более, то менее оживленному метаболизму.

Гриффон писал еще в 1899 г., что образование хлорофилла в темноте связано с использованием веществ, содержащихся в прорастающих семенах, в корневищах папоротника, в луковичах лука, крокуса и т. п. Когда же запасные вещества исчерпываются, а растение продолжает развиваться в темноте, то очередь доходит и до хлорофилла, который также исчезает (*la chlorophylle est attaquée et finit par disparaître*). Таким образом, его взгляд на хлорофилл как на вещество, которое может заменить запасные вещества, вполне совпадает с нашим, хотя ему еще не было известно, что этот биохром представляет собою белок.

Наше предположение о функции хлорофилла как запасного вещества подтверждается и исследованием С. И. Радченко (1949). При весеннем посеве озимых и последующем их окучивании ему удалось получить подземные стебли-корневища. С. И. Радченко полагает, что вещества, вызвавшие образование корневищ, притекали не только из надземных листьев, но и из листьев, попавших при окучивании в темноту, ибо по прошествии некоторого времени эти листья оказались совершенно прозрачными, как папиросная бумага, и лишены каких бы то ни было питательных веществ.

С. И. Радченко предполагает, кроме того, что разложение хлорофиллового белка в темноте сопровождалось особым обменом веществ, способствовавшим новым формообразовательным процессам.

К этой же категории явлений можно отнести и окучивание картофеля. И в данном случае листья, попадающие под слой земли, являются источником запасных веществ, поступающих в общий обмен веществ и служащих для новообразования дополнительных подземных стеблей: столонов и клубней. Среди продуктов оттока из засыпанных землей листьев содержатся также продукты распада пигментов пластид, среди которых есть и стимуляторы роста.

Наконец, приведенные выше примеры использования препаратов хлорофилла в лечебных целях как вещества, активно действующего на самые разнообразные функции животного организма, позволяют предположить, что таково же его действие и на растительный организм, но с соответствующей спецификой.

Весьма вероятно поэтому, что взгляд А. Н. Мельникова и А. А. Зайцевой на хлорофилл как на фактор, в какой-то степени способствующий наступлению особого обмена веществ (А. А. Авакян, 1948), сопровождающегося заложением и развитием репродуктивных органов, является правильным.

Повидимому, правы также Н. В. Цицин (1940) и М. Моисеева (1945), полагающие, что присутствие хлорофилла необходимо для образования каллюса. В данном случае хлорофилл как бы играет роль ростового вещества. Другие авторы приписывают эту роль не всей системе биохромов зеленой пластиды, а только каротину, как мы указывали на это выше.

Как видно из вышеизложенного, участвуя в первичном синтезе органического вещества, хлорофилл несет какие-то функции и во вторичном обмене веществ в растении. Важной задачей будущих исследований яв-

ляется изучить эти функции, представляющие большой теоретический интерес и в то же время имеющие несомненно практическое значение: в сельском хозяйстве и в медицине.

ЛИТЕРАТУРА

- Авакян А. А., журн. „Агробиология“, 1948, № 1, стр. 47—78.
 Александров В. Г. и Александрова О. Г. Тр. Прикл. бот., ген. и сел. хоз. 1935, сер. III, № 9, стр. 7—150.
 Александров В. Г., Яковлев М. С. и Климочкина Л. В., Бот. журн. СССР, 1947, т. 32, стр. 135—159.
 Александров В. Г. и Савченко М. И., Тр. бот. ин-та им. В. Л. Комарова, изд-во АН СССР, 1950, 6 р. с. VII, вып. 1, стр. 5—81.
 Благовещенский В. А., Тр. Моск. Дома ученых, 1940, вып. 4, Синтез органич. вещ., стр. 67—87.
 Годнев Т. Н., Тимирязевское чтение, VII, изд-во АН СССР, 1947, 50 стр.
 Годнев Т. Н. и Осипова О. П., ДАН, 1947, т. 57, стр. 161—164.
 Гюббенет Е. Р., Тез. Докл. совещ. по физиол. раст., 1940, стр. 175.
 Гюббенет Е. Р., Докл. Всесоюзн. совещ. по физиол. раст., 1946, вып. 1, стр. 148—154.
 Гюббенет Е. Р., Природа, 1946, № 4, стр. 68—81.
 Гюббенет Е. Р. и Лерман Р. И., „Сов. бот.“, 1945, т. 13, № 5, стр. 22—25.
 Жуковский П. М. и Медведев Ж., ДАН, 1949, т. 66, № 6, стр. 965—969.
 Зайцева А. А., ДАН, 1939, т. 25, № 8, стр. 696—700.
 Зубрилин А. А. и Николаева Л. И., Докл. Всесоюзн. с.-х. АН им. Ленина, 1945, № 7 (8), стр. 27—34.
 Канделаки Г. В., Сообщ. 1, АН Груз. ССР, 1941, т. II, стр. 823—830.
 Канделаки Г. В., Сообщ. 2, АН Груз. ССР, 1941, стр. 907—914.
 Канделаки Г. В., Сообщ. 3, АН Груз. ССР, 1942, т. III, стр. 307—314.
 Канделаки Г. В., Тез. дисс. Тр. БИН АН Груз. ССР, 1946.
 Красновский А. А., Успехи совр. биол., 1946, 21, № 2, стр. 153.
 Курсанов А., Planta, вып. 22, 1934, стр. 240—250.
 Лебедев С. И., ДАН СССР 1947, т. 58, № 1.
 Лебедев С. И., Доповіді АН УССР, 1948, № 2.
 Лебедев Л. Ф., Изв. Донск. ун-та, 1921, стр. 578—603.
 Левшин А. М., Изв. Саратов. ун-та, 1917, т. 8, стр. 1—272.
 Лепешинская О. Б., „Происхождение клеток из живого вещества и роль живого вещества в организме“, 1950, изд. 2-ое, АН СССР.
 Лысенко Т. Д., Агробиология, 1948.
 Любименко В. Н., О превращении пигментов пластид в живой ткани растения, Зап. АН Петрогр., 1916, сер. 8. Дн. I Всерос. съезда русск. бот. в Петрогр., 1921, стр. 46—47.
 Любименко В. Н., Изв. Гл. бот. сада, 1921, стр. 1—14.
 Любименко В. Н., Изв. Росс. АН, 1923, стр. 129—150.
 Любименко В. Н., Материя и растение, 1924, 208 стр.
 Любименко В. Н., Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире, 1935.
 Любименко В. Н., Щеглова О. А. и Гортикова Н. Н., Изв., Ест.-научн. ин-та им. Лесгафта, 1937, т. 20, стр. 3—36.
 Любименко В. Н. и Бриллиант В. А., Окраска растений, 1924.
 Мельников А. Н., „Соц. растениеводство“, 1936, сер. А.
 Моисеева М., ДАН, 1945, т. 46, стр. 127—129; т. 49, стр. 706—709.
 Осипова О. П., ДАН, 1947, т. 57, стр. 371—374.
 Радченко С. И., Изв. АПН, 1950, этот том.
 Сапожников Д. И. и Лопаткин Ю., ДАН, 1950, т. 72, стр. 413—415.
 Сапожников Д. И., Биохимия, 1937, т. 2, стр. 730—733.
 Садырин М. М., журн. „Общая биология“, 1945, т. 6, стр. 279—285.
 Табенцкий А. А., Изв. АН СССР, 1947, № 5, стр. 609—639.
 Тиховская З. П., ДАН, 1940, т. 29.
 Цицин Н. В., Яровизация, 1940, № 5(6), стр. 71—82.
 Эйхфельд И. Г., Лекция на городском мичуринском семинаре, 1948.
 Anson L., Science, 1941, v. 93, p. 186—187.
 Beck W. a. Redman R., Pl. Physiol., 1940, v. 15, S. 81—95.
 Belzung, J. de Bot., 1895, p. 85—93, p. 109—117.
 Bürgi Emil., Klinische Wochenschr., 1930, B. 17, S. 789—790.
 Denecke C., Über nichtassimilierende Chlorophyll Körper., Diss. Bonn., 1880.
 Duval Jouve., Ann. d. Sci. natur., 1875, 6 sèr. de Bot., v. 1, p. 298—371.

- Feldbach I., Beih. Bot. Zentrbl., 1938. Abt. A, B. 58, S. 223—266.
- Glaser F., Untersuchungen über die Wundheilwirkung des Chlorophylls, 1940, 19 p. Diss. Bern.
- Griffon Fd., Ann. d. Sci. natur., 1899, sér. Bot., v. 10, I—III; Planta, B. 22, p. 240—250.
- Lazar O., C. R. Soc. Biol., 1936, 120, p. 790—804; p. 1374—1376.
- Mohl H., Über anatomisches Verhältniss des Chlorophylls. Diss. 1837.
- Meyer, Ber. d. d. b. Ges., 1917—1918, B. 35, S. 508.
- Petrie A., Biol. Rev. of Cambr. Phyl. Soc., 1913, v. 18, p. 106—118.
- Sachs J., Flora, 1862, v. 45, p. 129, p. 177—186, p. 209—221.
- Sachsse R., Sitzungsber. d. Naturforsch. Les., 1877, Leipzig.
- Schimper, Jahrb. f. wiss. Bot., 1885, B. 16, S. 1—248.
- Scott D., Ann. of Bot., 1907, v. 21, p. 437—439.
- Stoll A. u. Wiedemann, Fortschr. Chem. org. Naturst., 1938, B. 1. S. 159—254.
- Wiesner. J. Die Entstehung des Chlorophylls. Wien, S. 120.
-

ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ ХЛОРОФИЛЛА В ОНТОГЕНЕЗЕ
ПЕРИЛЛЫ В СВЯЗИ С УГЛЕВОДНЫМ И АЗОТИСТЫМ
ОБМЕНОМ ВЕЩЕСТВ¹

Р. И. ЛЕРМАН

„Хлорофилл это, быть может, самое интересное из веществ во всем органическом мире“ (из речи К. А. Тимирязева, произнесенной на акте Петровской земледельческой и лесной Академии в 1878 г.)

Изучение физиологических процессов в растениях до недавнего времени проводилось без учета развития растительного организма. Только в конце XIX и начале XX вв. появляются попытки исследовать физиологические процессы у растений в естественной обстановке (экологическое направление). Это вынуждало исследователей в известной мере подойти ближе к изучению физиологических явлений в онтогенезе растительного организма.

В последние десятилетия появился ряд работ, авторы которых изучали физиологические процессы в течение полного цикла развития растений (Максимов, 1926, 1944; Смирнов, 1928; Смирнов, Стром и Кузнецов, 1938).

Новый подход к исследованию физиологических явлений в онтогенезе растений особенно отчетливо выявился после появления теории стадийного развития растений акад. Т. Д. Лысенко.

Накопление хлорофилла в связи с развитием растений исследовалось лишь единичными учеными.

Первые такие исследования по накоплению хлорофилла в онтогенезе растений были произведены А. Я. Кокиным (1925), А. А. Кузьменко (1928), А. А. Зайцевой (1939, 1940).

А. Я. Кокин (1925) нашел, что содержание хлорофилла в листьях темнозеленых и бледнозеленых рас злаков и бобовых растений изменялось в течение их развития. Вначале оно возрастало, затем уменьшалось. Уменьшение содержания хлорофилла наблюдалось с момента цветения и задолго до созревания плодов.

Данные А. А. Кузьменко (1928) противоречат предыдущим. Его работы показали, что у исследованных им различных сортов яровой пшеницы количество хлорофилла возрастало до начала плодоношения, а потом начинало падать. Максимум количества хлорофилла приходился на начало плодоношения.

В последнее десятилетие было обращено внимание (Кар, 1937; Зайцева, 1939, 1940) на существование связи у растений между наступлением

¹ Изложение некоторых глав диссертации на степень кандидата биологических наук, защищенной автором в 1945 г. Руковод. Е. Р. Гюббенет.

репродукции и накоплением хлорофилла. Исследования над 4 сортами салата (Кар, 1937) показали, что растения, приступающие к цветению в этот период, содержат наибольшее количество хлорофилла («а»+«b») и, наоборот, растения, не перешедшие к репродукции, содержат его меньше.

Наблюдения над содержанием хлорофилла и временем зацветания у короткодневных и длиннодневных растений показали, что уменьшение его количества связано с запаздыванием зацветания. Подобное же явление отмечено для 4 сортов яровизированной пшеницы (Кар, 1937).

Опыты А. А. Зайцевой (1939) с 2 сортами мягких пшениц: яровой — лютесценс 062 и озимой — лютесценс 329 (последняя изучалась в двух вариантах: яровизированная и неяровизированная) также показали наличие количественного изменения хлорофилла в связи с переходом растений к цветению.

У озимой пшеницы лютесценс 329, остававшейся на протяжении всего лета в фазе кущения, содержание хлорофилла поднялось до определенной величины ко времени наступления полного кущения и дальше не менялось, продолжая сохраняться все лето на том же уровне.

У яровой и яровизированной пшеницы концентрация хлорофилла все время росла, по мере перехода этих растений из одной фазы развития в другую. Наибольшая концентрация хлорофилла наблюдалась в период, предшествующий колошению и во время выколашивания пшеницы. Исследования над другими растениями: просом, периллой и кок-сагызом (Зайцева, 1940) показали также, что у них существует определенная зависимость между развитием растений и накоплением хлорофилла.

Нас интересовали также изменения и в углеводном обмене, поскольку В. И. Палладин (1891) обратил внимание на необходимость присутствия в листьях растворимых углеводов для того, чтобы могло идти зеленение листьев этиолированных проростков после выставления их на свет. Этиолированные листья проростков конских бобов и желтого люпина (*Vicia Faba*, *Lupinus Lutens*), выдерживавшихся в темноте на поверхности дистиллированной воды, по выставлении на свет оставались желтыми, а через несколько дней погибали, так как в них отсутствовали растворимые углеводы. Листья проростков тех же растений, помещенные на поверхности 10-процентного раствора глюкозы или сахарозы, по выставлении на свет зеленели и оставались жизнеспособными. Листья же пшеницы, погруженные в дистиллированную воду, зеленели по выставлении на свет, что объясняется, как показали анализы, достаточным содержанием в них растворимых углеводов. С. Манская (1922), продолжая исследования В. И. Палладина, подтвердила его данные и показала, что с возрастом этиолированные листья растений, даже способные синтезировать хлорофилл на свету, теряют это свойство, ввиду исчезновения из них растворимых углеводов в результате дыхания. Прибавление растворимых углеводов к воде, куда погружались листья, восстанавливало эту способность. На существование связи между углеводами и синтезом хлорофилла указывают также работы А. А. Зайцевой (1940). Проростки твердых пшениц (гордеиформе 0432 и гордеиформе 010) выращивались ею в темноте при $t = 18-20^{\circ}\text{C}$, затем подвергались охлаждению при $t = 2^{\circ}\text{C}$. Такие проростки после выставления на свет, одновременно с контролем, не подвергавшимся охлаждению, показали, что в них накапливалось хлорофилла в $2\frac{1}{2}$ раза больше, чем у контроля (Зайцева, 1940). Увеличение количества хлорофилла в результате временного охлаждения А. А. Зайцева объясняет образованием растворимых сахаров. Этим же объясняется более сильное зеленение при яровизации, так

как при пониженной температуре накапливается большее количество растворимых углеводов (Зайцева, 1940). Под влиянием частичной яровизации также наблюдается более усиленное накопление хлорофилла молодыми проростками пшеницы в первые периоды развития. Под воздействием низких температур в проростках озимых злаков хлорофилла синтезируется больше, чем в проростках яровых (Чайлахян, 1933).

Таким образом, на основании указанных выше работ (Палладин, 1891; Манская, 1922; Зайцева, 1940) можно сделать вывод, что накопление хлорофилла в листьях связано с наличием растворимых углеводов.

Непрерывное накопление углеводов в процессе развития растений сопровождается преобладанием то одних, то других форм углеводов, в зависимости от возраста растений. В молодом возрасте идет накопление полисахаридов (Смирнов, 1928). У злаков, например, значительное увеличение нерастворимых углеводов наблюдается между кущением и колошением (Савостин и Окунцов, 1934). Высокое синтезирующее действие инвертазы отмечается в молодых листьях подсолнечника, табака, свекловичных растений (Смирнов, 1928; Сисакян, 1938). При закладке же цветов увеличивается количество растворимых углеводов. Бидульф (1936) наблюдал ясные изменения в углеводном обмене при переходе растения к цветению, к этому времени увеличивалось количество растворимых углеводов за счет уменьшения крахмала. Подобное явление наблюдал и Польстер (1938).

Обращаем особое внимание на монозы (глюкозу), так как, повидимому, именно они более связаны с синтезом хлорофилла, чем ди- и полисахариды, ибо в зеленых частях листьев пестролистных растений имеются глюкоза и сахароза, а в бесцветных частях листьев обнаружена только сахароза, глюкозы же не оказалось в 10 из 12 случаев. (Вьюерс, 1926).

Разница в накоплении углеводов в листьях наблюдается и по ярусам. У целого ряда растений (сливы, яблони, персика, вишни, абрикоса, хлопчатника, подсолнечника, цинии, пшеницы, монарды и мяты) листья нижних ярусов обладают ослабленной гидролитической функцией инвертазы, листья средних ярусов — сильной, верхушечные листья, как и нижние ярусы, обладают ослабленной гидролитической или усиленной синтетической функцией (Нилов и Павленко, 1940).

В отношении содержания сахарозы по ярусам С. Д. Львов и Д. Н. Березнеговская (1933) наблюдали значительные и беспорядочные колебания в их содержании. Но отклонения в энзиматических процессах всегда могут иметь место как в растении в целом, так и по ярусам. Нарушение одних физиологических процессов в растительном организме дает значительные отклонения в других физиологических процессах.

Помимо углеводов, большую роль в синтезе хлорофилла играет азот, что явствует из строения молекулы хлорофилла и современных представлений о нем как о зеленом белке (В. Н. Любименко, 1923; Т. Н. Годнев, 1947; Сапожников, 1948). Данные М. Х. Чайлахяна (1944) указывают на необходимость азота для образования хлорофилла. Так, растения, выращенные на полной питательной смеси Д. Н. Прянишникова с $\frac{1}{4}$ нормы и 2 нормами азота, дали разные результаты в окраске растений; растения, получившие 2 нормы азота, имели более темнозеленую окраску, по сравнению с растениями, получившими $\frac{1}{4}$ нормы, последние были светлозеленой окраски. Подобную зависимость между зеленением и наличием азотистых веществ наблюдали в своей работе А. А. Рихтер, К. Т. Сухоруков и Л. А. Остапенко (1945). Отсутствие азота в почве вызывает хлороз растений (Борещ, 1913; Буслова, 1939).

Тесная зависимость между азотистым и углеводным обменом отмечена впервые крупными исследованиями Д. Н. Прянишникова (1895, 1899, 1916, 1935). Эта связь подтверждается многими другими работами. Так, например, при недостатке углеводов накапливается аммиак (Смирнов, 1928); по мере поступления углеводов идет синтез кислот. А. И. Смирнов предполагает, что количество растворимых углеводов в молодых листьях уменьшается, в связи с потреблением их на построение белков, количество которых к этому времени возрастает.

Динамика азотистых веществ связана также с изменением длины дня. Так, у озимой пшеницы, подвергавшейся влиянию короткого дня, уменьшалось количество белковых веществ и увеличивалось содержание растворимого азота в листьях.

Однако, несмотря на все отступления, которые могут быть связаны как с изменениями внешних условий, так и с природой растения, содержание азотистых веществ изменяется в процессе развития растений в направлении уменьшения содержания их в листьях как с возрастом листа, так и с возрастом растения в целом.

Если обратиться к распределению азотистых веществ по ярусам, то есть указания, что листья верхних этажей богаче общим азотом (Смирнов, 1928). Синтезирующая способность протеиназ возрастает от нижних ярусов к верхним (Смирнов, 1928; Курсанов и Брюшкова, 1940). Повышенное содержание общего и белкового азота в верхних ярусах обуславливается, с одной стороны, большей сосущей силой молодых листьев, которая определяет собой количество азотистых веществ, накапливающихся в верхних листьях за счет нижних ярусов (Смирнов, 1928), с другой — питанием и ростом молодых листьев за счет старых (Мотес, 1931).

Подводя некоторые итоги сказанному, можно отметить, что количество хлорофилла в растении изменяется на протяжении его индивидуального развития. Изменяется количество хлорофилла и в отдельных листьях, как это показали исследования Любименко (1916), а также Вильштеттера и Штоля (1918). Однако ход изменений в содержании хлорофилла в онтогенезе растений в указанных работах авторам представляется по-разному. Одни связывают увеличение содержания хлорофилла в листьях с переходом растения к цветению (Кар, 1937; Зайцева, 1939, 1940). Другие (Кокин, 1925) указывают на уменьшение количества хлорофилла к началу цветения. Третьи делают вывод, что максимальное содержание хлорофилла достигается в начале плодоношения.

Из вышеизложенного следует, что вопрос о динамике накопления хлорофилла в онтогенезе растений требует дополнительного изучения.

В процессе индивидуального развития изменяется и углеводный обмен. Большинство авторов высказывается за повышение содержания растворимых углеводов при подготовке растений к цветению (Бидульф, 1936; Сисакян, 1939).

По вопросу азотистого обмена веществ существуют разные мнения. Одни авторы (Смирнов, 1928; Мотес, 1931) связывают это изменение с переходом растения к цветению, другие (Парвис, 1934; Польстер, 1938) этой связи не находят.

МЕТОДИКА

С целью выяснения динамики накопления хлорофилла, растворимых углеводов и азотистых веществ в онтогенезе растений нами были поставлены вегетационные опыты с периллой (сорт «Урожайная»).

Растения выращивались в сосудах с огородной почвой. Посев производился по 20 семян на сосуд: по мере роста проростков, производилось их прореживание, к цветению оставалось в сосуде по 3 растения. Влажность почвы поддерживалась на уровне 70% от полной влагоемкости. Для лучшего роста и развития, после появления первых листьев, растения поливались один раз в неделю питательной смесью для комнатных растений. Чтобы проследить за обменом веществ в различных условиях развития, опыты были поставлены в двух вариантах:

1. Растения выращивались при коротком дне (32 сосуда).
2. Растения выращивались при ленинградском длинном дне (50 сосудов).

Короткий день давался в течение 20 суток, по 12 час. (с 7 до 19 час.) Это воздействие заканчивалось перед началом бутонизации.

Для определения хлорофилла пробы листьев брались через 7—10 дней. При наступлении репродукции было взято три пробы: во время бутонизации, цветения и плодоношения.

Навески листьев измельчались ножницами и опускались в пробирки с десятью кубиками спирта, к которому добавлялись следы углекислого кальция во избежание окисления пигментов. Пробирки оставались на сутки в темноте. За это время хлорофилл извлекался полностью. Раствор сливался декантацией и поступал в анализ, который производился спектроколориметрическим методом В. Н. Любименко. Вычисление хлорофилла на 1 кг свежей массы производилось также по известной формуле В. Н. Любименко (Сборник, посвященный Бородину, 1927).

Перечисление делалось не только на вес свежей и сухой массы (материал доводился до постоянного веса при температуре $+60^{\circ}\text{C}$), но и на площадь. Перечисление велось тремя способами, так как каждый из них имеет свои положительные и отрицательные стороны. Положительной стороной метода перечисления содержания хлорофилла на единицу свежей массы является то, что определение ведется во взятой навеске, чем устраняются лишние перечисления. Тем не менее, применять этот метод нужно с известной осторожностью, так как колебания в содержании воды в листе могут отразиться на точности установления абсолютного количества хлорофилла. Определение количества хлорофилла на единицу веса сухой массы имеет свое преимущество, так как в этом случае вода не мешает установлению абсолютного содержания хлорофилла. При перечислении хлорофилла на единицу площади получается такой же, примерно, ход кривой, как и в двух предыдущих случаях, поэтому в целях экономии места в нашей работе мы приводим лишь только кривые перечисления количества хлорофилла на единицу веса свежей массы.

Для анализов растворимых углеводов (глюкозы, сахарозы) и азотистых веществ в листьях и стеблях пробы брались с 20—40 растений.

Для устранения деятельности ферментов, свежесобранные листья и стебли выдерживались в стерилизаторе при закрытой крышке на пару в течение 10 мин. Затем материал вынимался, проветривался и раскладывался тонким слоем для просушивания при температуре $+22$ — $+25^{\circ}\text{C}$. Листья и стебли доводились до постоянного веса при температуре $+60^{\circ}\text{C}$. Высушенный материал измельчался в фарфоровой ступке и просеивался через тонкое сито. Сахара извлекались по Кизелю. Определение глюкозы производилось методом Хагедорн-Иенсена. Гидролиз сахарозы производился 5 мин. в присутствии 2-процентной соляной кислоты при температуре $+70^{\circ}\text{C}$. После нейтрализации раствора прокаленной содой глюкоза определялась вышеупомянутым способом. Разница между II и I определением глюкозы умножалась на коэффициент 0,95.

Анализы по азотистым веществам выполнялись методом микро Кьельдаля. Определялся общий азот, белковый азот (по Мору), и по разнице вычислялись растворимые азотистые вещества.

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ

Посев был произведен 23 мая; 31 мая появились всходы. Температура во время вегетационного периода измерялась три раза в день: в 8 час., в 13 час. и в 20 час. Растения росли и развивались при средней температуре 15—18° в 8 час. утра и 22—25° в 13 час. дня. Бутонизация у растений, выращивавшихся при коротком дне, началась 10 июля, при появлении пятой пары листьев; они зацвели 20 июля; 29 июля приступили к плодоношению.

Растения, выращивавшиеся на длинном дне, продолжали расти до появления 12-й пары листьев. 7 сентября наступила бутонизация; 13 сентября — цветение; 24 сентября — плодоношение.

Таким образом, период роста и развития растений, выращенных при коротком дне, равнялся 60 дням, в то время как растений, выращенных при длинном дне, — 100 с лишним дням. Растения, выращенные при длинном дне, отличались более мощным развитием вегетативной массы, более обильным цветением.

На рис. 1 представлены данные о содержании хлорофилла у растений, выращенных на длинном дне.

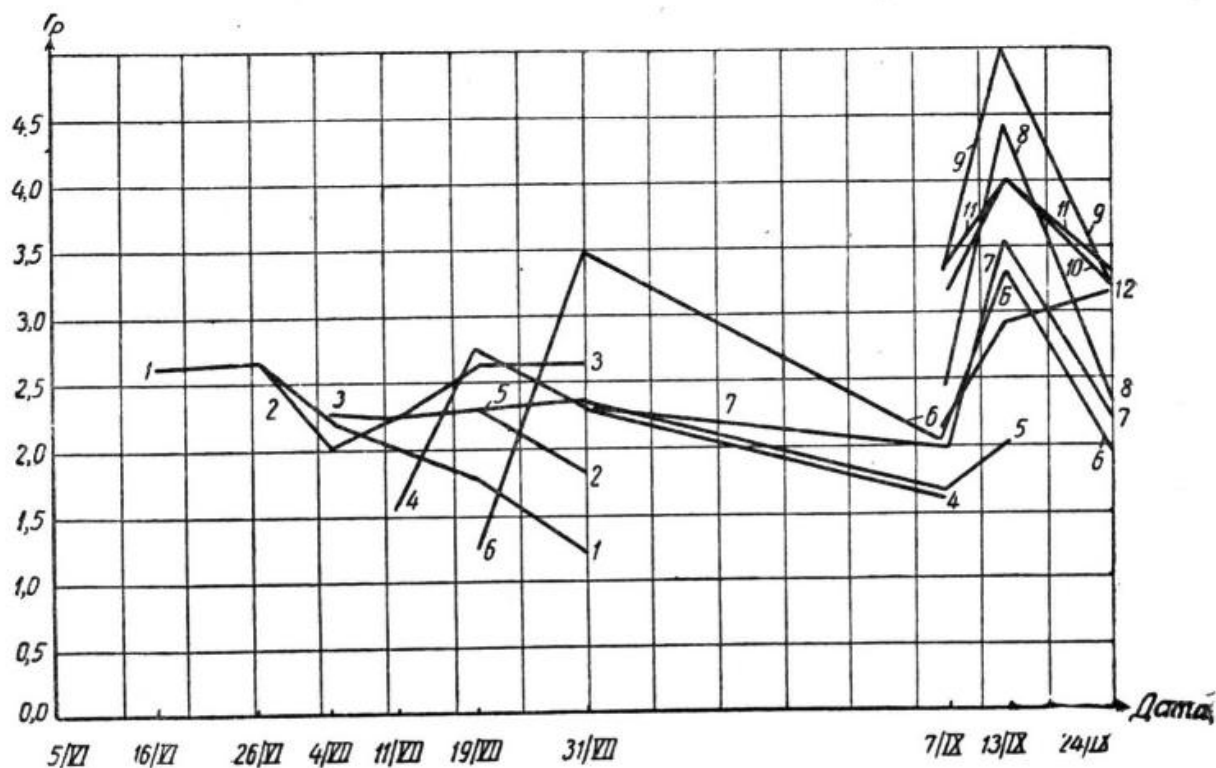


Рис. 1. Количество хлорофилла в листьях (в г на 1 кг свежего веса) растений, выращенных при длинном дне

Этот рисунок показывает динамику накопления хлорофилла с момента всходов и до плодоношения. Проследив за количеством хлорофилла, вычисленным на килограмм свежей массы листьев, мы убеждаемся, что в течение развития растений содержание хлорофилла в листьях сначала растет, а потом постепенно падает. Если взять данные 4 яруса, то можно заметить, что у совсем молодых листьев хлорофилла было 1,5 г

(11/VII); по мере роста листа количество пигмента доходит до 2,71 г, при старении листа количество хлорофилла постепенно уменьшается; так, к концу вегетативной фазы хлорофилла было 2,30 г (31/VII). Изменение в содержании хлорофилла выражается обычной биологической кривой. Так протекают эти изменения во время роста. Переход к цветению сопровождается заметным увеличением содержания хлорофилла. Как видно на рис. 1, количество хлорофилла к этому времени возрастает во всех ярусах листьев, оставшихся на растении. Интересное явление можно заметить в 6 ярусе, где 19.VII (до наступления цветения) в листе содержалось 1,22 г хлорофилла, в дальнейшем в связи с ростом листа, хлорофилла накапливается до 3,45 г (31.VII). Затем лист стареет, и количество хлорофилла падает до 2 г (7.IX). Но во время цветения в растении происходит активизация ряда физиологических процессов, которые, вероятно, могут способствовать и синтезу хлорофилла. К этому времени наблюдается и новый скачок в накоплении хлорофилла. Его количество достигает во время цветения 3,30 г. (13.IX). Во время же плодоношения содержание хлорофилла снова падает до 1,90 г. Наши данные соответствуют работам Б. К. Кар (1937) и А. А. Зайцевой (1939, 1940), которые также показали,

что содержание хлорофилла в листьях во время цветения возрастает. Однако вряд ли можно считать, что повышение количества хлорофилла является причиной зацветания растений, как на это указывает Б. М. Кар. Мы склонны объяснять увеличение количества хлорофилла во время цветения накоплением большого количества растворимых сахаров, в частности, глюкозы, в листьях (рис. 3).

Изменения содержания хлорофилла легче проследить по ярусам листьев.

Как видно из рис. 2, в нижних ярусах листьев (1, 2, 3 ярусы) в накоплении хлорофилла наблюдается два максимума. Первый максимум приходится на середину периода от всходов до бутонизации, второй — на период закладки репродуктивных органов, причем второй максимум в листьях I яруса падает на время бутонизации, в то время как в листьях остальных ярусов количественное увеличение наблюдается во время цветения.

Обращает на себя внимание разное содержание хлорофилла в растениях, выращенных при длинном и коротком дне. Из наших экспериментальных данных (рис. 1—2) видно, что на содержание хлорофилла отразились условия развития растений, что подтверждено и другими работами (Гюббенет, 1940). Растения, выращенные при длинном дне, содержали большее количество хлорофилла как на протяжении всей вегетации, так, особенно, во время цветения (рис. 1). Кроме того, наблюдалась также связь между содержанием хлорофилла и интенсивностью цветения. Растения, выращенные при длинном дне, при большем содержании хлорофилла дали более обильное цветение.

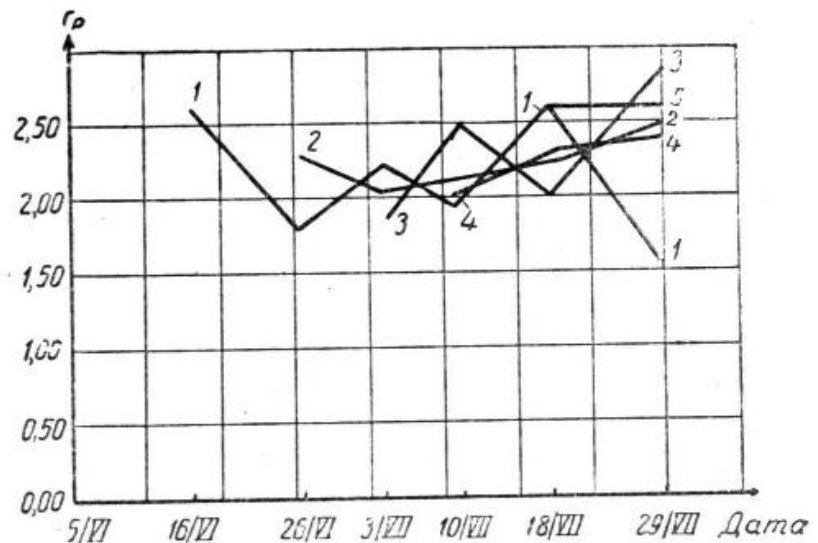


Рис. 2. Количество хлорофилла в листьях (в г на 1 кг свежего веса) растений, выращенных при коротком дне

ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ РАСТВОРИМЫХ УГЛЕВОДОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ ПЕРИЛЛЫ

Для определения глюкозы и сахарозы пробы брались вначале вегетационного периода (26.VI), в середине периода от всходов и бутонизации (30.VII), во время цветения (12.IX) и, наконец, во время плодоношения (24.IX).

Приводим отдельно данные, полученные для глюкозы и сахарозы.

Из рис. 3 видно, что по мере развития растения количество глюкозы постепенно повышается, достигая максимума во время цветения во всех ярусах, что подтверждает работы А. И. Смирнова (1928, 1933, 1938). Ко времени плодоношения количество глюкозы уменьшается, но ее остается

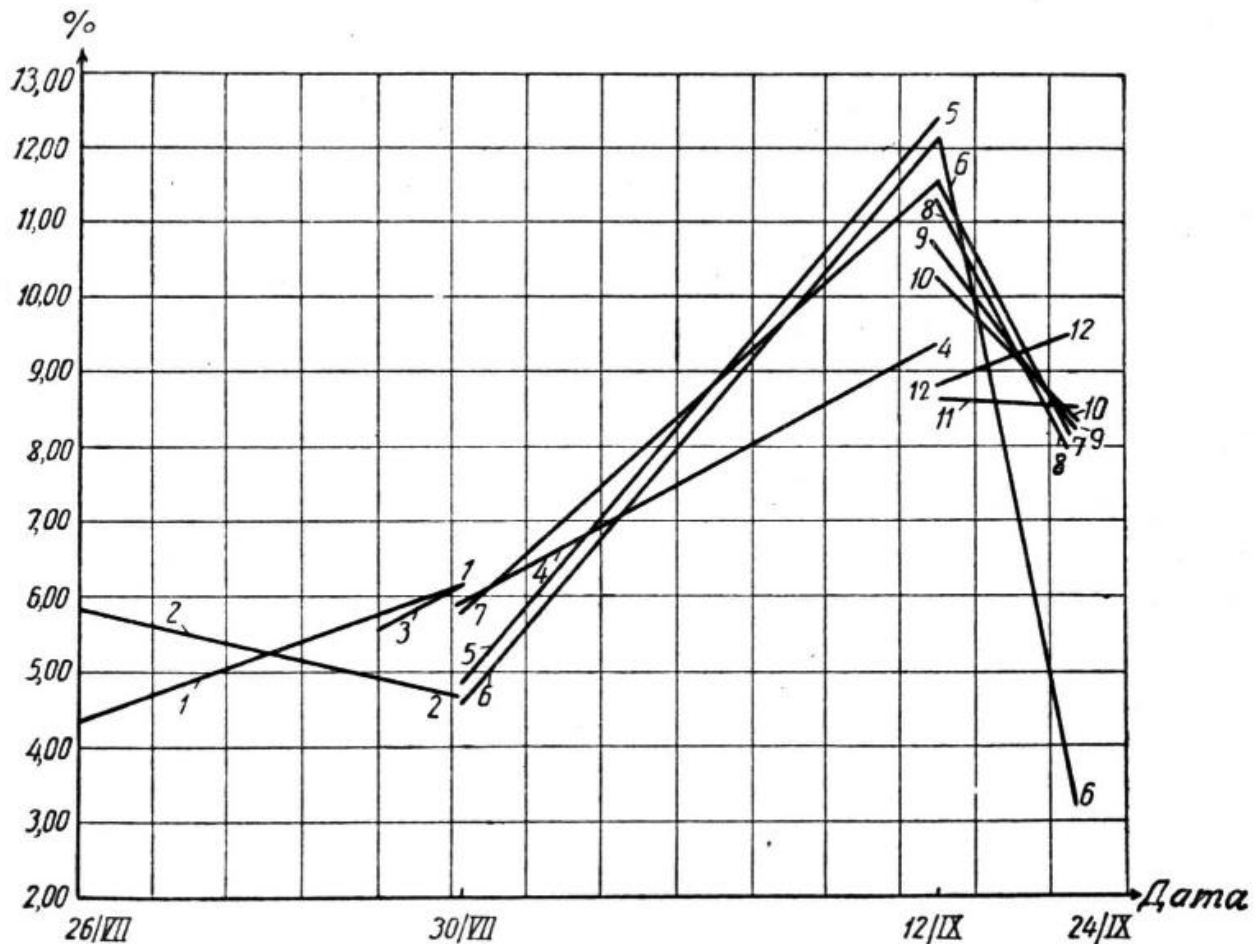


Рис. 3. Количество глюкозы в листьях периллы (в процентах от сухого веса)

все же больше, чем до цветения. Таким образом, во время цветения наблюдается увеличение количества хлорофилла и глюкозы. К моменту плодоношения количество хлорофилла уменьшается с одновременным уменьшением количества глюкозы. Одновременность изменения количества хлорофилла и глюкозы, очевидно, не случайно. Замечено, что глюкоза находится только в зеленых частях листьев пестролистных растений, а в бесцветных частях листьев она большей частью отсутствует, тогда как сахароза имеется как в зеленых, так и в бесцветных частях листьев (Вьюерс, 1926). Это наводит на мысль о важной роли глюкозы в синтезе молекулы хлорофилла.

Если обратиться к распределению глюкозы по ярусам листьев, то из рис. 3 можно видеть, что во время цветения идет закономерное повышение количества глюкозы от верхних ярусов к нижним (исключение

представляет только 4 ярус). То же подтверждено работами С. Д. Львова и Д. Н. Березниговской (1933). При рассмотрении распределения моно-

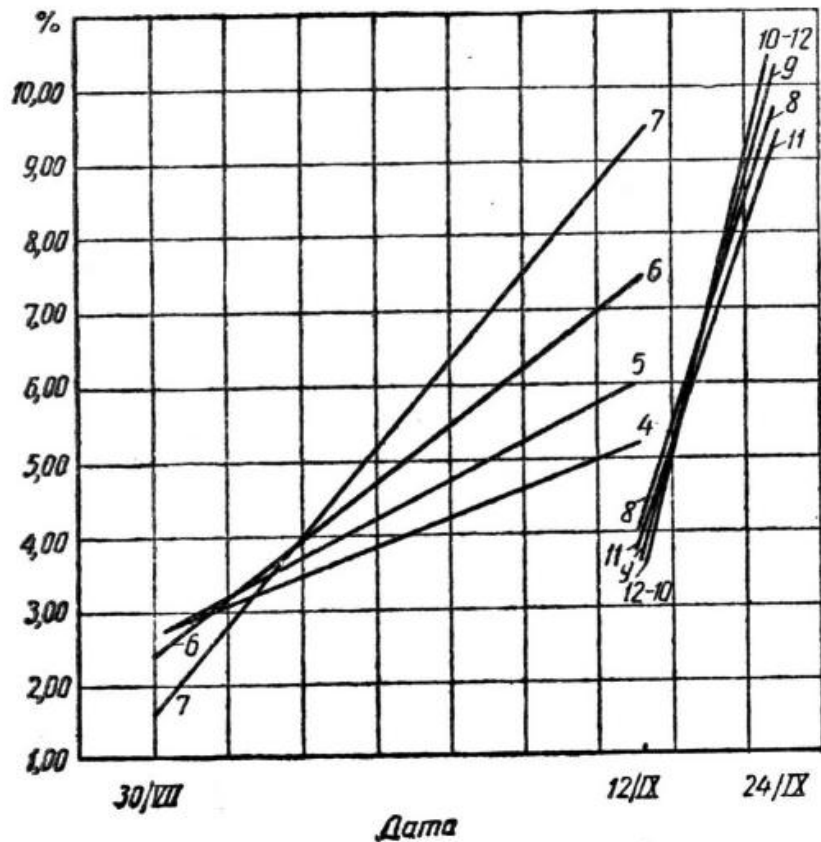


Рис. 4. Количество сахара в листьях периллы (в процентах от сухого веса)

сахаридов по ярусам, они также нашли меньшее количество моноз в верхних ярусах и большее в нижних.

Во время плодоношения замечается очень большое отклонение в количестве глюкозы по ярусам с наименьшим содержанием в нижнем (6) и повышению в верхнем (12) ярусе.

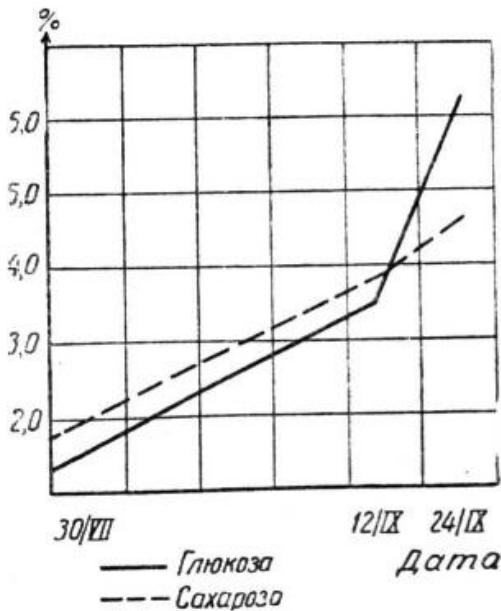


Рис. 5. Содержание растворимых углеводов в стеблях периллы (в процентах от сухого веса)

Рис. 4 показывает, что в период до цветения количество сахара колеблется в пределах 1,5—2,7% от веса сухой массы. С переходом к цветению количество ее увеличивается и наибольшей величины достигает во время плодоношения, к концу вегетации. Это соответствует данным А. И. Смирнова (1928), который также обнаружил во время плодоношения максимальное содержание сахара.

Что же касается распределения сахара по ярусам, в период до закладки репродуктивных органов наблюдаются небольшие колебания по ярусам (2,4; 2,6; 2,7). Во время цветения можно заметить падение ее содержания от нижних (8, 7, 6) к верхним (9, 10, 11, 12) ярусам. Во время плодоношения наблюдается обратная тенденция увеличения количества сахара в верхних ярусах листьев.

Анализы по определению количества глюкозы и сахарозы в стеблях показали (рис. 5), что в период до закладки репродуктивных органов так же, как и в листьях, наблюдается сравнительно небольшое количество глюкозы и сахарозы. В период цветения содержание этих углеводов повышается. Ближе к плодоношению замечается небольшое накопление сахарозы и заметное увеличение содержания глюкозы. Происходит, возможно, перемещение глюкозы из листьев в стебли, так как к этому времени количество глюкозы в листьях падает.

НАКОПЛЕНИЕ АЗОТИСТЫХ ВЕЩЕСТВ В ОНТОГЕНЕЗЕ ПЕРИЛЛЫ

Динамика азотистого обмена веществ, особенно белкового азота, имеет до некоторой степени обратный характер по сравнению с углеводным обменом. Белкового азота у периллы больше в период до цветения, при переходе к цветению количество его уменьшается, что видно из рис. 6.

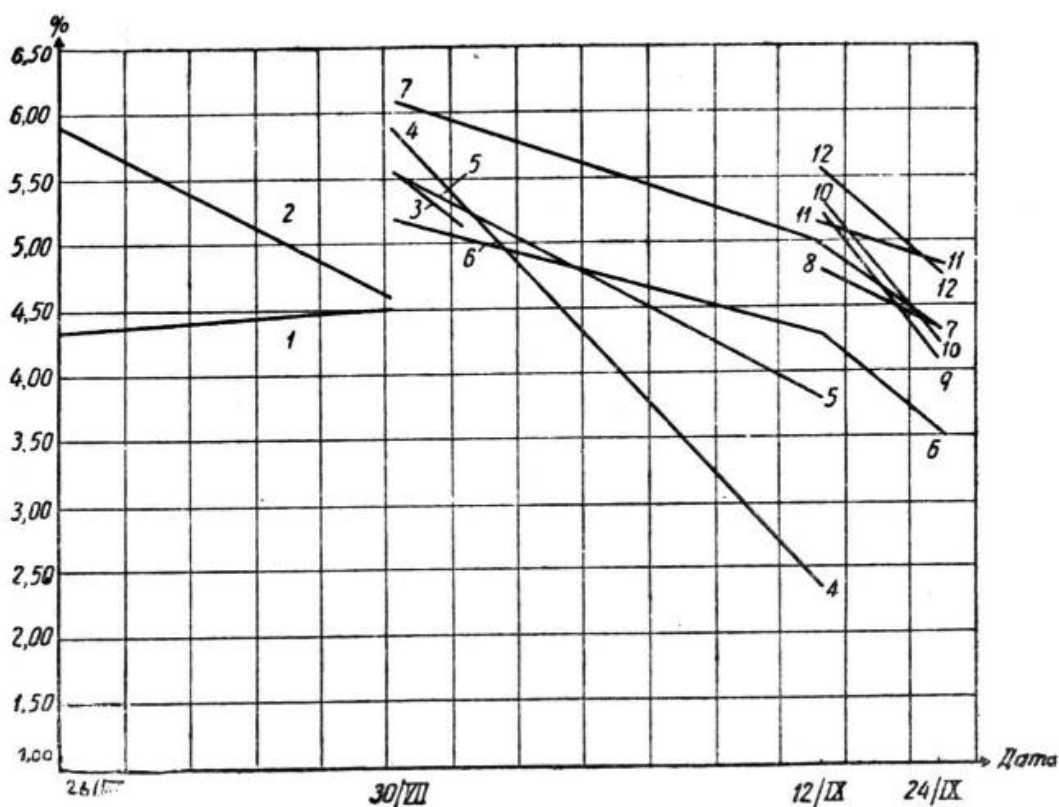


Рис. 6. Количество белкового азота в листьях периллы (в процентах от сухого веса)

Содержание белкового азота изменяется и по ярусам. Наблюдается закономерное уменьшение его от верхних ярусов к нижним с небольшими отклонениями.

Количество общего азота как в процессе развития, так и по ярусам, изменяется подобно белковому азоту.

Что же касается растворимых азотистых веществ, то, вопреки данным Польстера (1938), из рис. 7 видно, что их количество, так же, как и белкового азота, при переходе к цветению уменьшается (исключение — 6 ярус). Правда, это уменьшение наблюдается в нижних ярусах, в верхних — можно заметить тенденцию к повышению их содержания. Интересно, что в этих же верхних ярусах (11, 12) во время плодоношения количество растворимых азотистых веществ падает с увеличением их

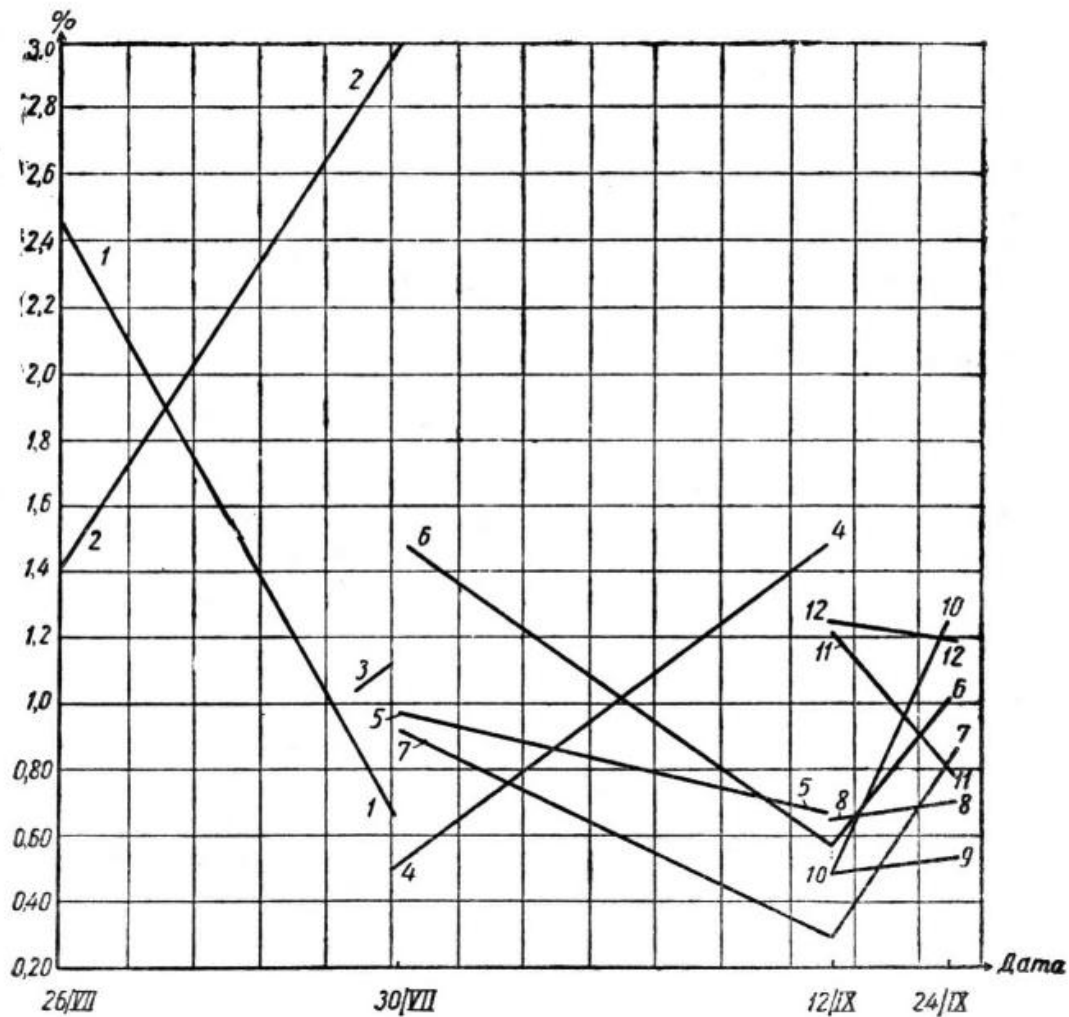


Рис. 7. Содержание растворимого азота в листьях периллы (в процентах от сухого веса)

в остальных ярусах. Это уменьшение азотистых веществ в верхних ярусах, прилегающих к репродуктивным органам, связано, очевидно, с использованием азотистых веществ на построение плодов.

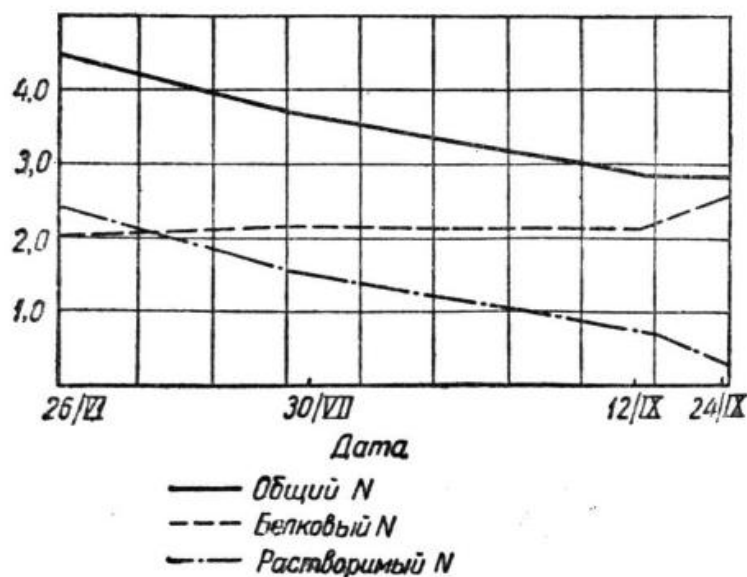


Рис. 8. Содержание азотистых веществ в стеблях периллы (в процентах от сухого веса)

Данные, приведенные на рис. 8, показывают, что в начале развития в стеблях периллы находится максимальное количество общего азота, которое, по мере роста и развития растения, уменьшается. Белковый азот в стеблях на протяжении развития растения изменяется сравнительно незначительно; небольшое увеличение наблюдается во время плодоношения. Происходит, очевидно, отток белкового азота из листьев в стебли, так как содержание его в листьях в это время уменьшается. Количество растворимых азотистых веществ так же, как и общего азота, в стеблях уменьшается по мере развития растений, а к концу вегетации доходит до минимума.

ВЫВОДЫ

На основании изложенного мы приходим к следующим выводам:

1. Условия развития растений отражаются на количественном изменении накопления хлорофилла. Абсолютное содержание хлорофилла у периллы, выращенной при коротком дне, ниже, чем у растений, выращенных при длинном дне.

2. Во время цветения содержание хлорофилла в листьях всех ярусов увеличивается как у периллы, выращенной при коротком дне, так и у выращенной при длинном дне. Причем у периллы, выращенной при длинном дне, наблюдается больший подъем количества хлорофилла по сравнению с растениями, выращенными при коротком дне.

Наблюдается прямая зависимость между интенсивностью цветения и изменением содержания хлорофилла в листьях.

3. У растений периллы во время цветения в листьях наблюдается значительное увеличение количества растворимых углеводов, особенно глюкозы. Максимальное содержание хлорофилла и глюкозы во время цветения и падения их во время плодоношения дает повод предполагать, что глюкоза играет важную роль в синтезе молекулы хлорофилла.

4. В противоположность содержанию растворимых углеводов азотистых веществ больше в период до бутонизации и меньше во время цветения. Уменьшение их содержания как в листьях, так и в стеблях во время цветения связано, по видимому, с усиленным расходом азотистых веществ на построение репродуктивных органов.

5. В стеблях, так же как и в листьях, во время цветения увеличивается количество глюкозы и сахарозы. В отличие от листьев, в стеблях содержание глюкозы и сахарозы продолжает расти и во время плодоношения, что связано, очевидно, с оттоком растворимых углеводов из листьев в стебли.

ЛИТЕРАТУРА

- Буслова Е. Д., К диагностике минерального голодания хлорозных растений, журн. Ин-та бот. АН УССР, № 23 (31), 1939, стр. 145—159.
- Годнев Т. Н., Строение хлорофилла и возможные пути его образования в растении, Тимирязевские чтения, 1947, 51 стр.
- Гюббенет Е. Р., К физиологии Theobroma Cacao L. II, Влияние укороченного дня на рост и развитие сеянцев Theobroma Cacao, Бот. журн. СССР, т. 25, № 6, 1940, стр. 480—496.
- Зайцева А. А., Содержание хлорофилла в связи с развитием пшеницы, ДАН СССР, т. XXV, № 8, 1939, стр. 696—700.
- Зайцева А. А., Роль сахара в зеленении проростков пшеницы, ДАН СССР, т. XXVII, № 1, 1940, стр. 60—63.
- Зайцева А. А., Влияние охлаждения на скорость зеленения этиолированных проростков пшеницы, ДАН СССР, т. XXVII, № 3, 1940, стр. 271—273.
- Зайцева А. А., Содержание хлорофилла в проростках пшеницы в связи с яровизацией, ДАН СССР, т. XXVII, № 3, 1940, стр. 268—270.
- Зайцева А. А., О зависимости между накоплением хлорофилла и развитием растения, ДАН СССР, т. XXVII, № 8, 1940, стр. 854—857.
- Кизель А. Р., Практическое руководство по биохимии растений, Биомедгиз, 1934.
- Кокин А. Я., О соотношении между количеством хлорофилла и накоплением сухого вещества, Тр. Ленинград. об-ва ест. испыт., т. LIV, вып. 1, 1925, стр. 45—62.
- Кузьменко А. А., Физиологическая характеристика рас и сортов культурных растений. Изв. Главн. бот. сада, т. XXVII, 4, 1928, стр. 387—415.
- Курсанов А. и Брюшкова Н., Действие ферментов в листьях различных ярусов в связи с их индивидуальным развитием и общим развитием растения, Биохимия, т. 5, вып. 2, 1940, стр. 188—195.
- Лысенко Т. Д., Теоретические основы яровизации, М., 1935.
- Львов С. Д. и Березниговская Д. Н., К вопросу о динамике углеводов и водного баланса в листьях табака в зависимости от яруса и производимых ломов, Тр. Бот. ин-та Акад. наук СССР, 4, экспер. бот., вып. VI, 1933, стр. 135—170.
- Любименко В. Н., О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения, Зап. Акад. наук, т. XXXIII, № 12, 1916.
- Любименко В. Н., О связи хлорофилла с белками пластид, Изв. Росс. АН, 1923, стр. 129—150.
- Любименко В. Н., Новый спектроскопический и спектроколориметрический прибор, Юбил. сб., посвященный П. П. Бородину, 1927.
- Максимов Н. А., Физиологические основы засухоустойчивости растения, Л., 1926.
- Максимов Н. А. и Можяева Л. В., Возрастные изменения коллоидно-химических свойств протоплазмы растительных клеток. Сообщ. I, Изменения проницаемости и вязкости плазмы в клетках чешуй лука и кочанов капусты, ДАН СССР, т. XLII, № 5, 1944, стр. 236—240.
- Максимов Н. А. и Можяева Л. В., Возрастные изменения коллоидно-химических свойств протоплазмы растительных клеток. Сообщ. II, Изменения проницаемости и вязкости плазмы в клетках листьев конских бобов и овса, ДАН СССР, т. XLII, № 6, 1944, стр. 291—294.
- Манская С., Влияние сахарозы на зеленение этиолированных семядолей, изолированных в различных стадиях прорастания, Biochem. Ztschr.; B. 132, H. 1(3), 1922.
- Нилов В. П. и Павленко О. П., Изменение направленности инвертазы у листьев различных ярусов, Биохимия, т. 5, вып. 1, 1940, стр. 41—46.
- Палладин В. И., Физиологические исследования над этиолированными листьями, Тр. об-ва испыт. природы при Харьковском ун-те, т. XXVI, 1891—1892, стр. 67—98.
- Палладин В. И., Влияние сахара на образование хлорофилла в растениях. Тр. СПб. об-ва естеств. т. XXXVII, вып. 1, 1906, стр. 143—145.
- Прянишников Д. Н., О распадении белковых веществ при прорастании, Изв. Московск. с.-х. ин-та, 1895, стр. 153—196.
- Прянишников Д. Н., Белковые вещества и их распадение в связи с дыханием и ассимиляцией, Изв. Московск. с.-х. ин-та, 1899, стр. 284—307.
- Прянишников Д. Н., Аммиак как альфа и омега обмена азотистых веществ в растении, Сб. стат. посвящ. Тимирязеву, 1916, стр. 241—264.
- Прянишников Д. Н. и Иванова В. С., О влиянии внутренних и внешних условий на отношение растений к аммиачному и нитратному азоту. Из резуль. вегет. опыт. и лаборат. работ, т. XVI, 1935, стр. 1—26.

- Рихтер А. А., Сухоруков К. Т. и Остапенко Л. А., Фотосинтез и рост, ДАН, т. XLVI, № 4, 1945, стр. 181—183.
- Сапожников Д. И., Получение искусственного фотохромопротеида, ДАН, т. LXII, № 5, 1948, стр. 665—667.
- Савостин П. К. и Окунцов М. М., К вопросу о биохимических особенностях яровизированных растений, Тр. Томск. гос. ун-та, т. 86, 1934, стр. 64—82.
- Сисакян Н. М., К характеристике действия ферментов в живой растительной клетке, в связи с яровизацией семенного материала. 1. Влияние яровизации на направление действия инвертазы. Биохимия, 2, вып. 2, 1937, стр. 263—272.
- Сисакян Н. М., Физиологическая роль ферментов, Изв. Акад. наук СССР, биол. сер., № 1, 1939, стр. 33—41.
- Смирнов А. И., О химических особенностях старения листьев, Planta, B. 6, 1928, стр. 687—766.
- Смирнов А. И., Физиолого-химические основы обработки табачного сырья, Табаководение, т. 3, 1933.
- Смирнов А., Стром Э. и Кузнецов С., Вариации в углеводном и азотном обмене у высших растений в зависимости от фосфатов, Изв. Акад. наук, серия биол., № 2, 1938, стр. 265—308.
- Тимирязев К. А., Основные задачи физиологии растений, соч. Тимирязева К. А., т. V, Сельхозгиз, 1938.
- Чайлахян М. Н. Образование и разрушение хлорофилла в листьях озимых и яровых пшениц, ДАН СССР, № 3, 1933, стр. 127—128.
- Чайлахян М. Н., Азотистое питание как фактор ускорения цветения и плодоношения растений, ДАН, т. XLIII, № 2, 1944, стр. 79—83.
- Чайлахян М. Н., К теории и практике применения азотистых удобрений, ДАН СССР, т. XLIII, № 9, 1944, стр. 407—410.
- Biddulph O., Histological variations in cosmos in relation to photoperiodism, Bot. Gaz., 97, 1935—1936, p. 139—155.
- Bogesch K., Die Färbung von Cyanophyceen und Chlorophyceen in ihrer Abhängigkeit vom Stickstoffgehalt des Substrates, Jahrbüch. f. wiss. Bot. B. LII, H. 2, 1913, p. 145—185.
- Kar B. K., Über das Verhalten der Plastidenfarbstoffe photoperiodisch reagierender Pflanzen bei verschiedenem Lichtgenuss., Planta, B. 26, H. 3, 1937, p. 420—462.
- Mothes K., Zur Kenntnis des N Stoffwechsels höherer Pflanzen. 3. Beitrag unter besonderer Berücksichtigung des Blattalters u. des Wasserhaushaltes, Planta, B. 12, H. 4, 1931, p. 686—732.
- Polster H., Kohlenhydrat (Stickstoff. Verhältniss und Blütenbildung. Beiträge z. Biol. der Pflanz. B. 25, № 7, 1938, p. 228—259.
- Purvis O. N., An analysis of the influence of temperature during germination on the subsequent development of certain winter cereals and its Relation, Ann. of Bot., t. XLYIII, NC XCII, 1934, p. 919—955.
- Weevers, 1926. Цит. по Смирнову, Planta, B. 6, 1928.
- Willstätter R. u. Stoll A., Untersuchungen über die Assimilation der Kohlen-säure, 1918.

О ФОРМАТИВНОМ ЗНАЧЕНИИ БИОХРОМОВ И ПЛАСТИД

С. И. РАДЧЕНКО

Изучая пути нарушения онтогенеза озимых злаков, мы стремились направить его в сторону получения многолетних корневищных форм, достаточно устойчивых и к неблагоприятным условиям перезимовки и к засухе. Открытые акад. Т. Д. Лысенко возможности изменения озимых злаков в яровые и наоборот вселяли уверенность в реальности поставленной задачи.

С этой целью в полевых условиях Ленинградской области нами применялись в 1946—1949 гг. июньские посевы неярковизированных семян ржи («Вятка», «Саратовская 1») и озимой пшеницы («Украинка», «Чехословацкая» и др.). При этом имелось в виду поставить неярковизированные проростки озимых в необычные для них (весенне-летние) условия существования и вместе с тем продлить срок вегетации, чтобы дать время



Рис. 1. Озимая рожь «Саратовская 1» весной на второй год жизни; широко-рядный посев 7 июня 1946 г. с окучиванием.
К — корневище

для расшатывания их наследственной основы и проявления желаемых формообразовательных процессов. Для обеспечения благоприятных условий корневищеобразования применялся широко-рядный посев (50—60 см) и окучивание растений (в июле и августе) по мере их роста.

К моменту ухода растений под зиму, у них были обнаружены корневища, причем, в зависимости от сорта растения, качества и глубины окучивания, влажности и рыхлости почвы, загущенности посева и т. д., они имели разную длину как у ржи, так и у пшениц (рис. 1).

Отметим, что при повторном окучивании в год посева затемненные верхушечные стеблевые почки двигались в рост. Достигая, однако, поверхности земли, они прекращали рост и образовывали новый узел кушения. Таким образом получался второй ярус кушения. Все стеблевые образования ниже верхнего узла кушения формировались по типу корневища, имевшего укороченные междоузлия (от 2 до 50 мм) и вторичные корни.

На второй год жизни корневища ветвились, давали побеги, образуя мощный куст до 80 и более почти одновременно созревающих стеблей.

Была также обнаружена большая изменчивость в форме куста, высоте стеблей, в длине и окраске колосьев, в количестве цветков в колосках и колосе, в остистости колосьев и т. д., причем как в пределах одной семьи, так и между отдельными кустами (рис. 2).

Это свидетельствует о том, что в опытах действительно имело место расшатывание наследственной основы озимых растений, вследствие необычных условий выращивания.



Рис. 2. Озимая рожь „Саратовская I“:
0—контроль (осенний рядовой посев); 1—4—изменчивость колосьев в пределах куста у растений летнего широкорядного посева 1946 г. с окучиванием

Кроме возможности наследственного закрепления свойства озимых злаков образовывать корневища и получения многолетних культурных форм, нас интересовали и физиологические причины роста основных и пазушных стеблевых почек, сопровождающегося специфическими формообразовательными процессами при окучивании.

Исследования последних лет позволяют сделать вывод, что фотосинтезирующий аппарат (пигменты, хлоропласты и сложные энзиматические системы) выполняют в организме более широкие биологические функции, чем полагали до сих пор. Так, опыты Н. В. Цицина (1940) и М. Моисеевой (1945) косвенным образом указывают на участие хлорофилла в срастании тканей при прививках и, как нам кажется, через образующие продукты его распада. Опыты А. А. Зайцевой (1940) указывают

на отношение хлорофилла к развитию растений. Е. Р. Гюббенет и Р. И. Лерман (1945) приписывают хлорофиллу в ряде явлений роль своеобразного запасного вещества. Что же касается желтых биохромов, то по данным Виртанена (1933), Лазара (1936), Бека (1940) и др., каротин ускоряет ростовые процессы у растений.

Исходя из этих данных, нельзя не согласиться с мнением А. А. Ничипоровича (1949), что при участии фотосинтезирующего аппарата, несомненно, образуются и многие более специфические вещества, наличие которых в разных соотношениях и количествах придает, в зависимости от условий, разную направленность процесса роста, развития и формообразования растений.

Однако на основании наших опытов можно предположить, что не только специфические вещества фотосинтеза, но и продукты распада самих биохромов и пластид могут влиять на рост и формообразовательные процессы растения. Мы пришли к этому заключению на основании следующих наблюдений. В результате окучивания имело место затемнение значительной площади зеленой массы растения, вслед за которым наблюдалось постепенное пожелтение, а затем и полное побеление даже частично окученных листьев. При распаде биохромов и пластид, как нам кажется, образуются, с одной стороны, специфические вещества, необходимые для ростовых процессов, а с другой, — в затемненных зеленых

органах меняется направленность биохимических процессов и роль в них энзиматического аппарата. В частности, под влиянием этих изменений, как мы предполагаем, происходит стимулирование кущения и роста корневищ.

В подтверждение этой точки зрения можно привести еще пример из наших опытов. На второй год жизни опытных растений (т. е. после прохождения стадии яровизации), ранней весной в тканях будущих стеблевых узлов наблюдается обильное накопление хлорофилла, находящегося в неактивном состоянии в смысле фотосинтеза. После же завершения световой стадии и в связи с ростом и уплотнением «трубки», хлорофилл подвергается постепенному затемнению и распаду. Продукты распада, очевидно, стимулируют деятельность меристематических тканей зоны интеркалярного роста, и стебель начинает втягиваться. По выходе же из «трубки» на свет рост освещенной части междоузлий стебля, как показывают данные В. Г. Барышникова (1949), опять прекращается.

В подтверждение нашего предположения, что хлорофилл на свету действительно связывает значительную часть ферментов на восстановительные процессы фотосинтеза и тем самым как бы блокирует ростовые процессы, можно отметить, что ночью растения растут быстрее, чем днем (Н. А. Максимов, 1941), а листья, например, груши, растут только ночью. Опыты В. Г. Барышникова (1949) над выяснением роли листового влагилица в ростовых процессах злаков также показали, что обнаженные листочки, междоузлия, пазушная почка, бутоны и другие образования не гибнут, а, наоборот, зеленеют, но не увеличиваются более в своих размерах. Если орган обнажен ночью, то он растет до утра, если же обнажен днем, то рост его прекращается.

Следовательно, образование хлорофилла в молодых тканях некоторых растений прекращает их рост и изменяет внутреннюю дифференцировку.

Так, подземные побеги пырея, картофеля и другие, лишенные хлорофилла (т. е. в земле), также формируются по типу корневища. По выходе же на свет они зеленеют, образуют листья и перестраиваются по типу обычного стебля.

Отметим, что и раннее накопление хлорофилла в тканях узла злака также, видимо, ограничивает рост и способствует более раннему одревеснению (старению) узла, что является полезным (в смысле устойчивости стебля) для вида биологическим приспособлением. Равным образом и ограничение длины междоузлий, путем образования в их тканях хлорофилла по выходе стебля из «трубки», также имеет приспособительное значение, особенно в условиях плотного фитоценоза.

Таким образом, формативное действие света на растение является сложным физиологическим процессом, который мы склонны связать, в первую очередь, с наличием или отсутствием в освещаемых тканях (органах) биохромов пластид, а также генетически близких продуктов, из которых образуются биохромы и пластиды или на которые они распадаются. В одних условиях, например, на свету, они используются преимущественно на синтез хлорофилла и пластид, а в других (в темноте) — на ростовые процессы.

В заключение отметим, что в формативных процессах растений, очевидно, имеет большое значение соотношение зеленых и желтых пигментов. Можно допустить, что чем больше относительное количество желтых пигментов (в частности, каротина), тем лучше протекают ростовые процессы на свету, что имеет место у ряда видов растений, хлорофиллоносные органы которых растут и днем. Это свойство является результатом

естественной приспособленности вида к условиям освещения и температуры. Кроме того, желтые пигменты, легко окисляясь, очевидно, способны на свету освобождать больше энергии и продуктов для ростовых процессов растения, чем другие вещества клетки. Их роль как светофильтров при этом также оказывается полезной для ростовых процессов.

ЛИТЕРАТУРА

- Барышников В. Г., Бюлл. М. общ. исп. природы, 1949, т. LIV, № 3.
Гюббенет Е. Р. и Лерман Р. И., Сов. бот., 1945, № 5.
Гюббенет Е. Р., Докл. Всес. совещ. по физиол. раст., вып. 1, 1946.
Лысенко Т. Д., Агробиология, 1948.
Максимов Н. А., Физиология растений, 1941.
Моисеева М., ДАН СССР, 1945, т. 46(3).
Ничипорович А. А., Предисл. к сб. рефер. „Фотосинтез растений“, 1949, вып. 1.
Радченко С. И., Тр. Ин-та физиол. растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1949, т. VI, вып. 2.
Радченко С. И. и Сказкин Ф. Д., Учен. зап. Ин-та им. Герцена, 1949, т. 82.
Цицин Н. В., Яровизация, 1940, № 5(6).
Зайцева А. А., ДАН СССР, 1940, XXXVI, № 8.
Virtanen A. J., Bioch. Ztschr, 1933, B. 264, H. 1—3.
Lazar Q., Compt. rend. Soc. biol. 1936, B. 121.
Beck W. A., Pl. Physiol., v. 15, 1940.
-

ЗНАЧЕНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ, СВЕТА И ВОДЫ ДЛЯ РОСТА И СОЗРЕВАНИЯ ПЛОДОВ ТОМАТА

С. И. РАДЧЕНКО

ВВЕДЕНИЕ

Большинство, а, может быть, и все культурные сорта томата, как предполагают, произошли из тропических районов Мексики и Гватемалы, из районов с повышенной температурой и пониженной влажностью воздуха. Поэтому томаты принято считать, прежде всего, теплолюбивыми растениями. Однако оптимальная температура среды для растений не является постоянной величиной. Как показали специальные исследования (А. А. Авакян, 1936) и практика выращивания томатов (В. М. Марков и М. К. Хаев, 1945), она колеблется в пределах от 15 до 29°C, в зависимости от возраста растений и времени суток.

Не менее требовательны томаты и к свету. Особенно это резко проявляется в период выращивания рассады, когда даже незначительное затенение вызывает вытягивание растений.

Наконец, томат считается засухоустойчивым растением. Однако оптимальная относительная влажность воздуха для него принимается в 50—60%, а почвы — 60—70% от полной влагоемкости.

Исходя из этой краткой биологической характеристики томата, не трудно понять, что в климатических условиях нечерноземной полосы, в частности, в Ленинградской области, растения томата оказываются во внешних условиях, совершенно противоположных их естественной приспособленности. Здесь они в период вегетации в открытом грунте имеют более низкую температуру среды, большую длину дня и значительно повышенную влажность воздуха и почвы.

Вследствие этого почти во всех районах возделывания томата в СССР применяется рассадный способ культуры, причем рассада выращивается в парниках, начиная с марта—апреля, т. е. в период, соответствующий более короткой естественной продолжительности дня. Поэтому имеются в литературе попытки (А. А. Авакян, 1936) объяснить более ярко выраженную реакцию на укороченный день селекционных сортов томата, по сравнению с их дикими аналогами, приобретением этих свойств в результате продолжительного воздействия специфического способа выгонки рассады в ранний весенний период.

Выращивание рассады в парниках, равно как и возделывание ранних сортов томата, не везде обеспечивают раннее созревание плодов и высокий урожай зрелой продукции. В связи с этим в северных районах применяют целый комплекс агротехнических мероприятий, как, например, короткая прищипка, формовка куста на 1—2 ствола, своевременное пасынкование, подвязка растений к кольям и ряд других, направленных на ускорение роста и созревания плодов. И все же пока не удается сокра-

тить вегетационный период менее чем до 120—150 дней, а срок от посева до первого сбора урожая зрелых плодов — менее чем до 100—130 дней (в зависимости от сорта). В условиях же Ленинградской области начало созревания плодов томата относится к концу августа и началу сентября. В это время обычно наблюдается значительное понижение температуры (особенно ночью), преобладание облачных дней и осадков. Вследствие этого к началу осенних заморозков созревает лишь небольшой процент плодов. Во влажные же годы с ранним наступлением осенних похолоданий, каким был, например, 1947 год (первые заморозки были отмечены 4 сентября), фактически не удается получать зрелой продукции. Основную массу урожая, как правило, приходится убирать, когда плоды еще не закончили рост. Для получения большего количества зрелой продукции прибегают к искусственному дозариванию плодов путем ссыпки зеленых плодов в бурты, устройства куч из растений томата с неотрванными плодами в теплицах и парниках и других помещениях при температуре 16—25° и влажности воздуха в 70%, а также применением этилена.

Однако при искусственных способах дозаривания плоды не достигают должных вкусовых, питательных, транспортабельных и прочих качеств. Поэтому вопрос естественного созревания плодов томата на самом растении в условиях Севера оставался нерешенным. Вместе с тем он попрежнему оставался актуальным для овощеводства.

Акад. Т. Д. Лысенко (1948) еще в 1927 г. установил, что каждая фаза у одного и того же растения начинается при различном напряжении тепловой энергии. Например, если всходы ячменя Екатеринославского (0254) могут начаться при 2,5°, то колошение только при 7,2°, цветение при 9,2° и созревание при 15,6°.

Таким образом выяснилось, что каждая фаза у растений начинает свое развитие при строго определенной направленности термической энергии и требует определенной суммы градусо-дней. Известно также, что для созревания плодов томата в полевых условиях Ленинградской области недостает тепла. Как увидим ниже, для ускоренного созревания плодов томата имеет значение не только температура среды, но и напряженность световой энергии.

Так как изменить напряженность температуры и света в естественных полевых условиях культуры томата невозможно, мы решили искать иных факторов, коррелирующих с созреванием плодов, через которые можно было бы добиться поставленной цели.

Нам казалось, что нужно искать таких доступных для практики средств, при помощи которых можно было бы заставить растение томата стареть во-время, т. е. в сроки, обеспечивающие, по возможности, максимальное и близкое к естественному процессу созревание плодов.

Этот вывод вытекал из того, что в условиях Севера, с достаточной влажностью воздуха и почвы, длинным днем и в то же время оптимальной температурой для роста, томат проявляет исключительную пластичность ростовых процессов вегетативных органов, удлиняя вегетационный период и таким образом передвигающую созревание плодов на более поздние сроки. В особенности это свойство томатов проявляется во влажные годы, когда даже своевременное применение хирургических мер для угнетения ростовых процессов (прищипка, пасынкование и т. д.) не приводит к положительным результатам. Очень часто, особенно на хорошо удобренной почве, можно наблюдать, наоборот, «жирование» растений томата, израстание соцветий в листья или в целые ветки с листьями, даже заметное увеличение роста (крупности) плодов, однако созревание их задерживается.

Исходя из имеющихся в литературе данных о физиологии созревания плодов и личных опытов и наблюдений над ростом и развитием томатов в условиях Ленинградской области, мы пришли к заключению, что косвенным физиологическим фактором, могущим ускорить процесс старения растения и созревания плодов на корню в указанных внешних условиях, может быть искусственное нарушение водного режима в определенный момент жизни растения. Нам казалось, что если удастся уменьшить поступление воды из почвы в растение в определенные сроки, мы сможем затормозить ростовые процессы вегетативных органов и ускорить вызревание плодов.

С этой целью еще в 1946 г. мы применили так называемый метод «подсечки» томатов, сущность которого заключается в том, что в начале белой спелости плодов производилась подрезка (подсечка) главного корня растения ниже уровня корневой шейки. Результаты предварительных опытов показали, что после этого наблюдается ускорение созревания плодов томата на $1\frac{1}{2}$ —2 недели, по сравнению с неподсеченными. Однако нам не удалось произвести учета урожая, т. е. учесть хозяйственную эффективность подсечки. Поэтому в 1947 г. эти опыты были повторены, причем мы ставили задачу получить возможные данные о физиологии созревания плодов томата в условиях пониженной температуры внешней среды. Анализ этих данных и является предметом настоящей статьи.

МЕТОДИКА ОПЫТОВ

Опыты проводились на опытном участке лаборатории физиологии растений Естественно-научного института им. П. Ф. Лесгафта в совхозе им. Петрорайсовета Ленинградского треста пригородных совхозов. Рассада томата (сорт «Фарго Пушкинский») была высажена на участок 12 июня в фазе 6 листьев, с площадью питания 60×70 см; 22 июня была произведена подкормка раствором фекалиев.

Начало цветения отмечено 25 июня, а плодообразования — 7 июля. 16 июля произведено невысокое окучивание. Формовка растений произведена на 2 ствола, остальные пазушные побеги посыновались по мере их появления. Прищипка верхушек стеблей сделана 2 августа, причем оставались 3 кисти на каждом стебле.

Для выяснения значения сроков подсечки, она произведена в два срока: 1) 2 августа, одновременно с прищипкой; в это время на нижних кистях имелись уже выросшие, но еще зеленые плоды и 2) 16 августа, через 2 дня после первой уборки плодов с растений 1-го срока подсечки.

Подсечка производилась специальным ножом — подсечкой (рис. 1). Такой нож может быть изготовлен в любой кузнице из полового или круглого железа, с последующей закалкой рабочего конца. По весу и размеру подсечка должна приближаться к лопате, что облегчает работу.

Техника подсечки заключается в том, что нижним концом ножа в земле, сбоку куста, примерно на уровне корневой шейки, нащупывается корень, а затем нажимом или легким ударом корень отсекается от стебля.

Подсечку лучше производить с подветренной стороны (если имеется более или менее постоянное направление ветров), чтобы ветер не повалил подсеченные растения.

Подвязки растений к кольям не производилось. В опыте было по 60 растений в контрольном и опытных вариантах.

Сбор зрелых плодов производился в фазе слабого порозовения их.

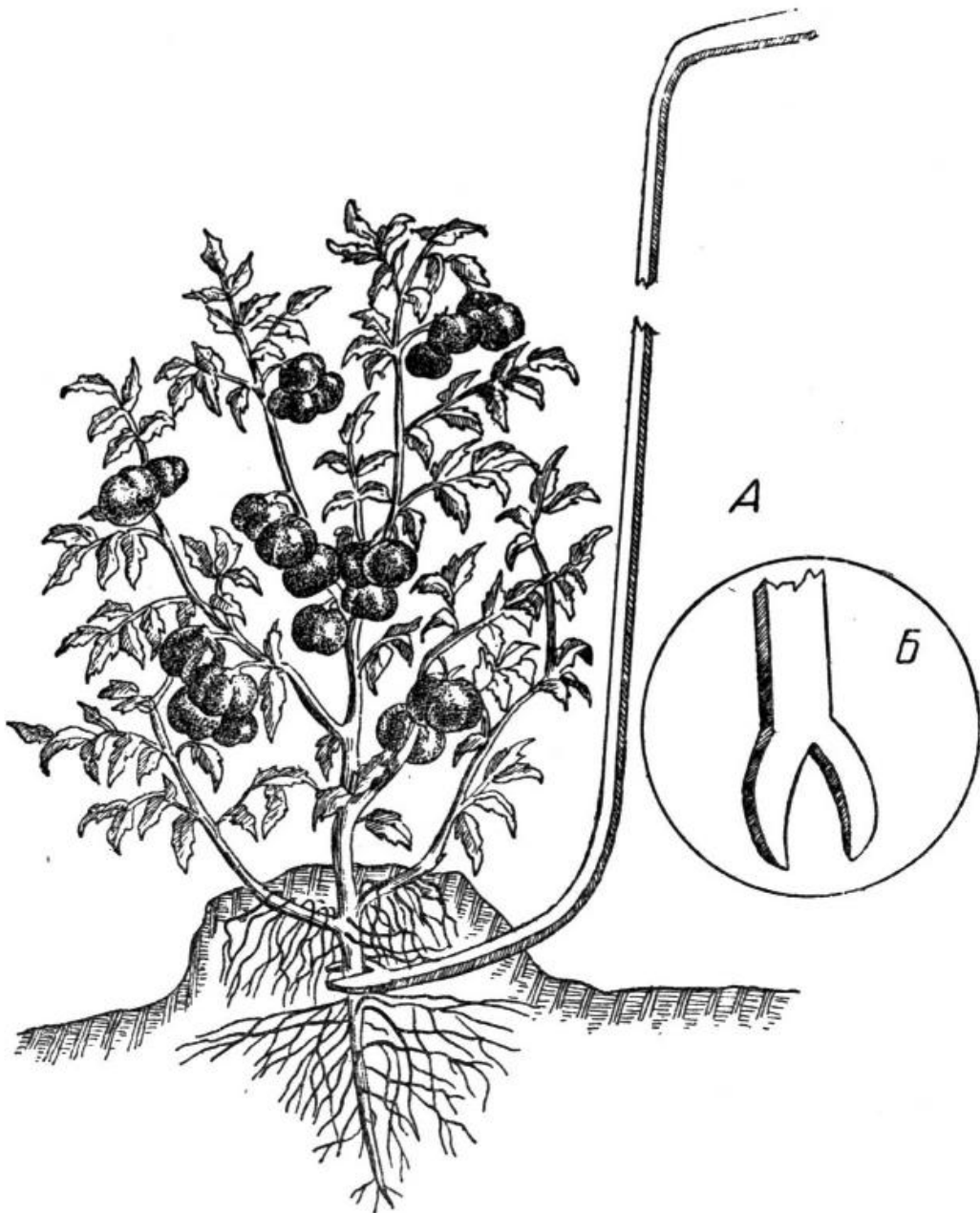


Рис. 1. Схема техники подсечки томата;
А—нож-подсечка; Б—рабочий конец подсечки.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

После подсечки растение лишается значительной части корневой системы, уходящей в более глубокие слои почвы. Однако при этом сохраняется поверхностная корневая система, преимущественно стеблевого происхождения, развивавшаяся после окучивания. Она придает растению устойчивость и обеспечивает необходимый приток воды и минеральных веществ из плодородного и к тому времени влажного поверхностного слоя почвы. Так как первому сроку подсечки (2.VIII) предшествовал довольно влажный, но еще теплый период, то после операции, уже через 2—3 часа, можно было отметить некоторое подвядание молодых плодов верхних кистей томата. Однако к утру следующего дня тургор плодов почти восстановился, что свидетельствовало о том, что поступающих в растение воды и минеральных элементов достаточно для обмена веществ в растении. Тем не менее, ростовые процессы молодых органов растения были депрессированы, что и было целью подсечки.

1. Динамика созревания плодов томата

Для выявления закономерностей в созревании плодов томата, сбор последних производился довольно часто, через каждые 2—5 дней, в зависимости от погоды. Эти сроки были приняты с таким расчетом, чтобы можно было произвести дифференцированный учет созревания плодов каждого последующего яруса кисти томата. Кроме того, за 4 дня до второго срока подсечки (16 августа) был произведен уравнильный сбор плодов с таким расчетом, чтобы неподсеченные растения могли служить контролем для обеих серий.

Таблица 1

Динамика созревания и урожай зрелых плодов томата (60 растений)

Дата сбора урожая	С какого числа растений собраны плоды		Количество плодов		Общий вес (в кг)	
	контр.	подсеч.	контр.	подсеч.	контр.	подсеч.
Серия I. Подсечка 2.VIII.1947 г.						
I уборка 14.VIII.47 г.	—	30	—	30	—	4,20
II „ 16.VIII.47 „	10	10	10	10	0,72	0,73
III „ 19.VIII.47 „	1	30	1	30	0,87	3,55
IV „ 22.VIII.47 „	11	40	16	50	0,79	2,93
V „ 25.VIII.47 „	31	60	42	110	3,02	6,30
VI „ 27.VIII.47 „	27	60	38	90	2,23	5,60
VII „ 2.IX.47 „	30	50	49	90	3,06	4,75
Всего . . .	31	60	153	410,	9,92	28,06
% . . .	51,6	100	100	208,1	100	282,8
Серия II. Подсечка 20.VIII 1947 г.						
Собрано до 20.VIII.47 г.	11	11	11	11	0,82	0,82
I уборка 22.VIII.47 „	11	26	16	38	0,79	2,59
II „ 25.VIII.47 „	31	33	42	50	3,02	3,48
III „ 27.VIII.47 „	27	24	38	29	2,23	1,50
IV „ 2.IX.47 „	30	25	46	32	3,06	2,16
Всего . . .	31	33	153	160	9,92	10,55
% . . .	51,6	55,0	100	104,5	100	106,3

Из данных табл. 1 следует, что созревание плодов на опытных растениях первой серии началось только через 12 дней после подсечки. Это связано с тем, что как до, так и после подсечки почва и воздух были слишком насыщены влагой, но ощущался недостаток тепла и солнечной энергии, что видно из данных табл. 2. С другой стороны, они свидетельствуют и о том, что сама подсечка была произведена задолго до того, как внешние условия позволили растениям вступить в пору созревания плодов, т. е. плоды физиологически еще не были достаточно подготовлены

Таблица 2

Характеристика погоды в период созревания плодов томата

Дата наблюдений	Состояние погоды	Оценка погоды по периодам
1.VIII 1947 г. 2.VIII 1947 „ 3.VIII 1947 „ 4.VIII 1947 „ 5.VIII 1947 „ 6.VIII 1947 „	Утром дождь, к вечеру хорошая погода С утра небольшой дождь, сравнительно тепло Облачно, но без осадков С 4 до 9 час. утра дождь, тепло Хорошая погода, тепло, солнечно, слабый ветер, температура 21—26°C К вечеру облачно, западн. ветер Большая влажность почвы Исключительно теплая погода, температура днем до 30°C	Теплая неустойчивая погода
7.VIII 1947 г. 8.VIII 1947 „ 10.VIII 1947 „	Со второй половины дня дождь, ночью гроза, ливень С ночи сильный, небывалый ливень С 12 час. дня безоблачно Среди дня прошел ливень	Дождливая, неустойчивая погода
11—16.VIII 1947 г.	Погода без осадков. Почва перенасыщена влагой	Без осадков
18.VIII 1947 г. 19.VIII 1947 „ 20.VIII 1947 „	В 6 час. утра и в 10—11 час. дня дождь Весь день пасмурно Холодный день, ветер Восточный ветер, прохладно, без осадков	Осадки, низкая температура
21.VIII 1947 г. 22.VIII 1947 „ 23—24.VIII 1947 г.	Очень теплая, солнечная погода, температура выше 20°C Хорошая, солнечная погода Теплая погода без осадков	Хорошая, теплая, солнечная погода
25.VIII 1947 г. 27.VIII 1947 „	С 13 час. пошел дождь, тепло, пасмурно В течение дня 2—3 раза шел ливень, переменная облачность. Ночью дождь с ветром	Дожди, пасмурно, неустойчивая погода
28.VIII 1947 г. 29.VIII — 2.X 1947 г.	Прохладная погода, временами слабый дождь, переменная облачность, вечером дождь Пасмурная, холодная, ветренная погода, влажно, без дождей	Неустойчивая, пасмурная погода, прохладно
3.IX 1947 г. 4.IX 1947 „	Холодная, солнечная погода; ветер В ночь на 4.IX заморозок. Томаты заметно почернели, зрелые плоды побурели Солнечно, прохладно. В ночь на 5.IX второй заморозок	Днем солнечная, прохладная погода, ночью заморозки
5.IX и 6.IX 1947 г.	Тепло, солнечно Днем хорошая, теплая погода	Устойчивая, солнечная, теплая погода

к созреванию, продолжался интенсивный рост самых старых плодов на растении. Тем не менее, при первой уборке 50% подсеченных растений уже имели зрелые плоды, в то время как контрольные медленно вступали в пору созревания, и только к 25.VIII на половине растений появились зрелые плоды, т. е. через 10—11 дней после первой уборки опытных растений.

Далее из этой же таблицы следует, что при каждом сроке уборки не более 50% контрольных растений имели зрелые плоды, тогда как у опытных растений этот показатель достиг 100% уже к 25.VIII, т. е. через те же 10—11 дней после первого сбора зрелых плодов. При этом после 5-й уборки с каждого подсеченного растения собиралось почти по 2 плода, в то время как с контрольных в среднем не более 1,5 плода.

Эти данные свидетельствуют о том, что контрольные растения дали зрелые плоды не только позже подсеченных на 10—11 дней, но что и самое созревание плодов у контрольных растений протекало медленнее, чем у опытных.

Отмеченные особенности и обусловили значительное превышение общего урожая зрелых плодов у подсеченных растений, равное 182,6% по сравнению с контролем. Что касается второй серии опытов, то, как видно из данных той же таблицы, более поздняя подсечка дала незначительный эффект в урожае, равный 6,3% по отношению к неподсеченным растениям. Можно лишь отметить, что у этого варианта только первая уборка после подсечки (т. е. 22.VIII) выделяется резким повышением числа плодоносящих растений и общим весом урожая зрелой продукции. Вместе с тем не наблюдается различий между опытными и контрольными растениями в количестве плодов, собранных с одного растения; в том

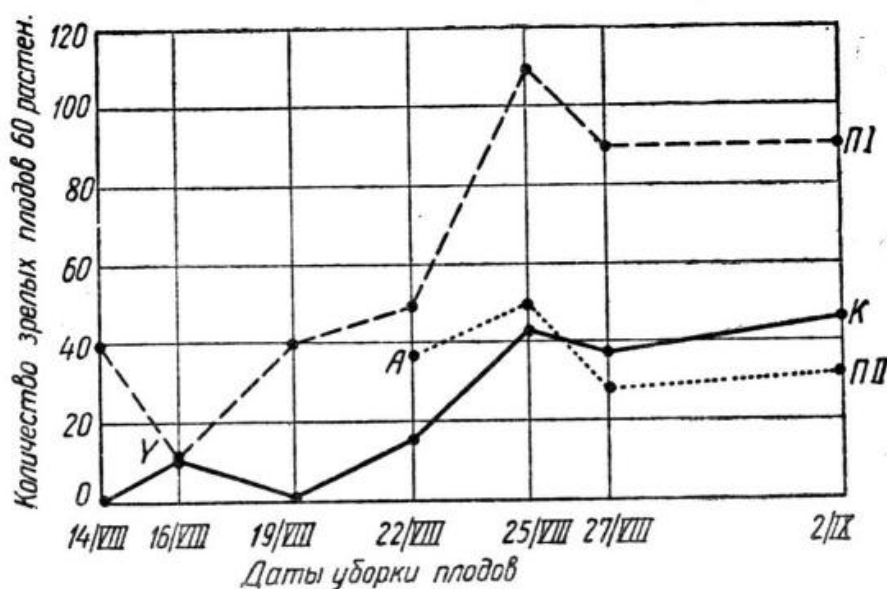


Рис. 2. Динамика количества созревающих плодов томата по срокам уборки:

К—контрольные растения; П I—растения первого срока подсечки; П II—растения второго срока подсечки; V—дата уравнивающего сбора зрелых плодов и производства подсечки второго срока, А—дата первой уборки зрелых плодов растений второго срока подсечки

и другом варианте среднее количество равно 1,5 плода. Это свидетельствует о том, что период около 22 августа является порой естественной готовности растений томата к плодоношению при климатических условиях данного года и принятом в опыте сроке высадки рассады в грунт.

Анализируя данные табл. 1, нельзя не отметить некоторую неравно-

мерность в созревании плодов по срокам уборки как по числу плодоносящих растений, так и по количеству собранных плодов. Это относится как к контрольным, так и к опытным растениям обеих серий. Наилучшими показателями в этом смысле выделяется уборка 25 августа. Сопоставляя эти данные с наблюдениями над состоянием погоды (табл. 2), мы пришли к заключению, что, с одной стороны, период от предыдущей уборки (т. е. 22.VIII) до отмеченной (т. е. 25.VIII) характеризуется теплой и солнечной погодой без осадков.

С другой стороны, это свидетельствует о том, что созревание плодов томата в условиях влажного лета тесно связано с температурой среды, интенсивностью освещения и числом солнечных дней. Это также следует из данных рис. 2, где всего лишь 2—3 безоблачных дня с температурой около 20°C днем уже достаточно резко сказались на количестве созревших плодов.

2. Урожай

К числу зрелой продукции мы присоединили также зрелые плоды последней уборки, произведенной 6 сентября, т. е. после двух ночных заморозков (в ночь на 4 и 5 сентября), значительно ускоривших созревание плодов, что видно из данных табл. 3, серия Б. Однако в этой таблице мы их выделили в отдельную серию (Б), как нетипичную по характеру и условиям созревания плодов, но вместе с тем представляющую специальный интерес.

Отметим также, что лето 1947 г., в условиях Ленинградской области, было исключительно неблагоприятным для созревания плодов томата. Поэтому валовый сбор зрелой продукции, даже с лучших вариантов опы-

Таблица 3

Урожай плодов томата (в кг)
(60 растений)

Серии Варианты опыта	Зрелые плоды			Зеленые плоды				Общий урожай
	собра- но до 6.IX	собра- но 6.IX	всего	разви- тые	недо- разви- тые	мелкие	всего	
	А	Б	—	В	Г	Д	—	
Контроль	9,92	15,44	25,36	20,68	7,96	0,53	29,17	54,53
Подсечка I	28,06	7,50	35,56	6,65	4,25	2,02	12,82	48,48
Подсечка II	10,55	15,02	25,57	20,00	5,70	0,50	26,20	51,77
В % к общему урожаю								
Контроль	18,22	28,3	46,5	37,9	14,6	0,9	53,5	100
Подсечка I	57,9	15,5	73,4	11,5	8,7	6,3	26,6	100
Подсечка II	20,3	29,0	49,3	38,6	11,0	0,4	50,7	100 .
В % к контролю								
Контроль	100	100	100	100	100	100	100	100
Подсечка I	282,8	48,5	140,2	32,1	53,5	38,1	44,2	88,9
Подсечка II	106,3	97,2	100,8	99,7	71,6	99,0	99,8	94,9

та, был незначительным. Особенно это усугубилось сравнительно поздним сроком посадки томата, специально предусмотренными условиями опыта, с целью выяснения эффекта подсечки в созревании плодов в поздние сроки вегетационного периода.

Из данных табл. 3 следует, что наибольший урожай зрелой продукции (нормальных сроков уборки) дала подсечка первого срока, превысившего контроль на 182,8%. Незначительное превышение урожая дала также подсечка второго срока (6,3%).

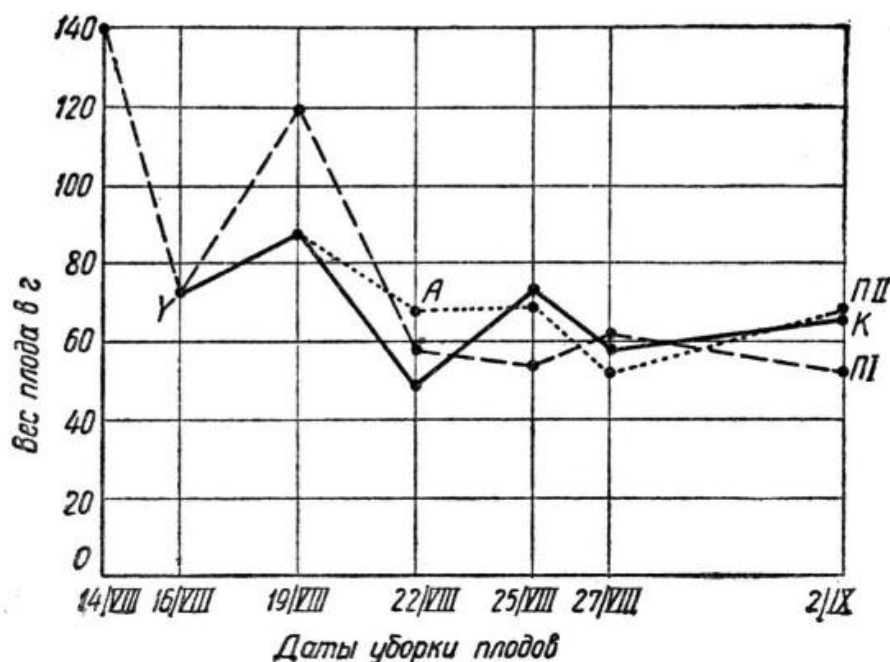


Рис. 3. Динамика среднего веса зрелых плодов томата по вариантам и срокам уборки:

К—контрольные растения; П I—растения первого срока подсечки и П II—растения второго срока подсечки; V—дата уравнивающей уборки плодов и производства подсечки второго срока; А—дата первой уборки зрелых плодов из растений второго срока подсечки

На рис. 3 представлена также динамика среднего веса плода по вариантам опыта и срокам уборки. Из этих данных следует, что подсечка резко и положительным образом влияет на средний вес зрелого плода, особенно в первые сроки уборки. Таким образом, ускоренное созревание, большее количество и средний вес плодов составляют преимущество первого срока подсечки перед контролем.

Резкие колебания среднего веса плода по срокам уборки объясняются цикличностью расположения и созревания плодов на кисти, имеющей направление снизу вверх.

Таким образом, установив, что подсечка томатов значительно ускоряет созревание плодов и повышает урожай зрелой продукции, мы рекомендуем во влажные и прохладные годы подсечку производить в более ранние сроки, т. е. когда заканчивается рост первых плодов и наступает пора созревания их. В разные годы календарные сроки этого периода меняются.

Из данных той же таблицы видно, что последняя уборка сентября отличается значительным процентом зрелой продукции как по отношению к общему сбору за предыдущие сроки, так и к общему урожаю плодов. Это свидетельствует о том, что низкая температура (в период заморозков) стимулирует созревание готовых к этому процессу плодов. В то же время нельзя не отметить, что у растений, подсеченных в первый

срок, сбор зрелой продукции (в тот же срок уборки) почти в 2 раза меньше, чем у остальных вариантов, и почти в 4 раза меньше веса предыдущих сборов.

Вместе с тем урожай у остальных вариантов только в 1½ раза превышает урожай всех предыдущих уборок соответствующих вариантов. Такие различия можно объяснить тем, что к моменту заморозков процент зеленых, но подготовленных к созреванию плодов у варианта I подсечки был меньше, чем у остальных вариантов. Это следует также из данных зеленой продукции, где процент к общему урожаю развитых, но не созревших плодов у отмеченных вариантов почти в 3 раза выше по сравнению с вариантом I подсечки.

Наконец, нельзя не обратить внимания и на сравнительно большой процент урожая мелких плодов у растений I подсечки. Но так как урожай в каждом случае может определяться как количеством плодов, так и их средним весом, то для изучения его закономерностей следует обратиться к данным табл. 4. Из ее данных следует, что как количество, так и средний вес мелких плодов у варианта I подсечки выше, чем у остальных вариантов. Вместе с тем общее число собранных плодов с одного и того же количества растений у подсеченных в первый срок значительно меньше, чем у остальных вариантов. При этом на каждом растении первого срока подсечки почти на 2 плода меньше, чем у контрольных. Они, видимо, опали или просто не развились после подсечки. По этой причине, как следует полагать, не уменьшился средний вес плода всего урожая у растений первого срока подсечки по сравнению с контрольными (последняя графа табл. 4).

Таблица 4

Количества и средний вес плодов томата

Серия Варианты опыта	Зрелые плоды			Зеленые плоды (последней уборки 6.IX)				Общий урожай
	собрано до 6/IX	собрано 6/IX	всего	развитые	недо-развитые	мелкие	всего	
1. Количество плодов у 60 растений								
Контроль	153	240	393	430	370	98	898	1 291
Подсечка I	410	160	570	150	190	240	580	1 150
Подсечка II	160	265	425	550	305	105	960	1 385
2. Средний вес плода (в г)								
Контроль	64,8	64,3	64,5	48,5	21,5	5,7	32,2	42,2
Подсечка I	68,4	46,8	62,4	44,3	22,3	8,4	22,2	42,1
Подсечка II	65,3	56,6	60,1	36,4	18,7	4,7	27,3	37,3

Одновременно с этим у растений второго срока подсечки наблюдается рост числа плодов с параллельным уменьшением их среднего веса по сравнению с контролем. Таким образом, можно прийти к выводу, что после подсечки во второй срок внутри растения создались благоприятные условия для новообразования плодов. Действительно, наблюдения показали, что у этих растений имело место дополнительное цветение, причем часто в пазухах верхних листьев образовывались не пасынки с цветочными кистями, как это обычно происходит, а одиночные цветы.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ОПЫТОВ

Как показали наблюдения, климатические условия Севера омолаживающим образом действуют на растения томата, высаженные в открытый грунт. Оно выражается в том, что при естественном развитии куста томата (т. е. без применения пасынкования и т. д.) все 8—10 боковых ветвей, отходящих от главного стебля, дают побеги второго порядка, которые после 3—6-го листа также заканчиваются соцветием. На этих ветвях образуются боковые ветви третьего порядка. В результате получается сложный куст, на периферии которого имеется до 100 соцветий; но из них многие опадают, не успев раскрыть бутоны. И только 10—12 соцветий, при благоприятных условиях, образуют плоды. Интенсивный и продолжительный рост вегетативной массы тормозит и удлиняет сроки вызревания плодов.

Это происходит вследствие того, что амплитуда приспособления процессов вегетативного роста растений к факторам среды значительно шире, чем процессов генеративного развития. Это вытекает также из данных А. А. Авакяна (1936), в опытах которого растения томата, выращенные при высокой температуре (30—32°C), сильно задерживались в развитии; они дали бутоны после появления 17—19-го листа. В то же время растения, перенесенные на 15-й день после всходов из естественных ленинградских условий в условия высоких температур, бутонизировали на 10—15 дней раньше растений, выращивавшихся все время при высокой температуре. Бутоны у этих растений появились после 9—11-го листа.

Таким образом, процессы развития требуют определенных сочетаний условий, что вытекает из теории стадийного развития акад. Т. Д. Лысенко (1948) и чем следует объяснить более узкую и специфическую амплитуду приспособленности их к внешним условиям. Это также следует из учения Дарвина (1929) о том, что воспроизводительная система растений является более чувствительной к неблагоприятным внешним условиям, чем органы вегетативного размножения.

Этим и следует объяснить иное соотношение между ростом и развитием томата на Юге и на Севере.

Нами замечено, что в созревании плодов на Севере, кроме температуры, имеет большое значение и яркость солнечного света, особенно при пониженной температуре воздуха. Значение света в росте плодов вытекает также из данных Н. В. Веселкина, В. Н. Любименко, З. П. Булгаковой, В. В. Тихальской и П. С. Энгель (1934), исследовавших влияние света на синтез витаминов в плодах томатов.

Ими установлено, что полное затенение плодов замедляло и ухудшало их рост, что видно из следующих данных:

	На свету		В темноте	
	абс.	в %	абс.	в %
Средний вес свежего плода (в г)	89,5	100	63,2	71
„ сухой вес „ „ „	4,66	100	4,21	90
Содержание воды „ „ „	—	94,79	—	93,34

Эпидермис плодов томата, развивавшихся в темноте, как показали и более ранние исследования В. Н. Любименко, совсем не содержит яркожелтого пигмента, обычно образующегося в клеточном соку эпидермальных клеток освещенных плодов при их созревании и придающий коже оранжевый оттенок. Плоды были либо совершенно белые, либо слегка розоватые, причем эта окраска принадлежала ликопину, образующемуся во внутренней мясистой части плода. При выращивании плодов в темноте, хлорофилл разрушается задолго до их созревания, и плоды

становятся совершенно белыми. Но если выставить их на свет, то они снова могут позеленеть.

Вопрос об активном фотосинтезе молодых плодов томата остается пока неясным, а в период же созревания плода, когда кожица околоплодника оказывается непроницаемой для газов и воды, хлоропласты несомненно находятся в неассимилирующем состоянии. На этом основании можно предположить, что они играют в этих условиях иную физиологическую роль. Известно также, что плоды с сочными околоплодниками могут дозревать и в темноте (при искусственных приемах дозаривания), но при повышенной температуре (18—21°C), причем в практике дозаривания плоды при этом затемняются. Все это позволяет предположить, что хлорофилл принимает участие на всех этапах их роста не только в биохимических превращениях веществ и в накоплении витаминов, но также играет роль сенсibilизатора солнечной энергии, превращающейся в плодах в тепловую энергию, активизирующую деятельность протеолитических ферментов и тем самым ускоряющую созревание плодов.

Характер кривой созревания плодов по срокам уборки, представленный на рис. 2, свидетельствует о том, что скорость созревания (если судить по количеству плодов на растении) не снижалась, несмотря на заметное понижение температуры и интенсивности солнечной радиации в период последних уборок (с 27.VIII по 2.IX, табл. 1). Более того, у контроля кривая созревания плодов имеет явную тенденцию непрерывного роста.

С точки зрения закономерностей индивидуального развития растения, это несомненно связано с их старением, при котором верхние плоды нижней кисти (откуда начинается созревание), как и верхние кисти по

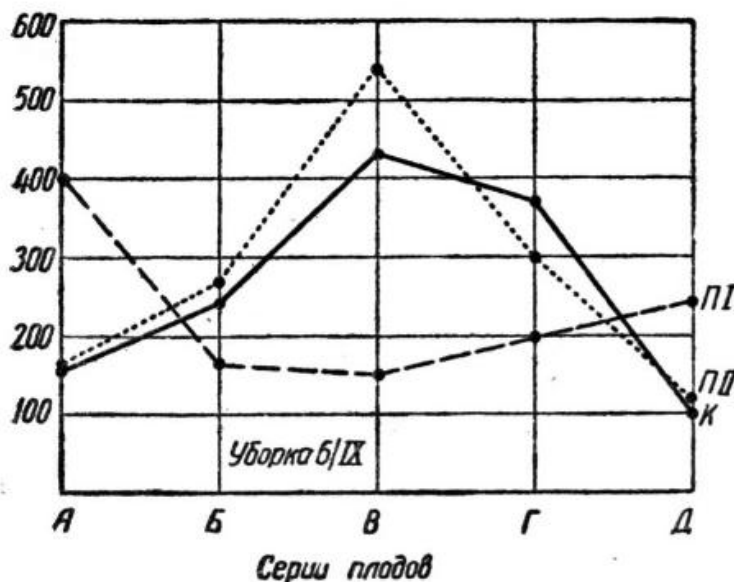


Рис. 4. Распределение общего количества плодов (60 раст.) по сериям:

А—зрелые плоды, собранные до заморозков; Б—зрелые плоды, убранные через два дня после первых осенних заморозков; В—выросшие, но не созревшие плоды; Г—недоразвитые плоды и Д—мелкие плоды

отношению к нижним, хотя и являются более молодыми в собственном возрасте, в то же время оказываются более старыми в стадийном отношении, что и является причиной ускоренного созревания плодов более позднего заложения.

Сокращение сроков развития обычно связано и с меньшим весом плодов, что следует также из данных табл. 3 и рис. 3.

Из данных табл. 3 и 4 следует, что у растений первого срока подсежки основной урожай зрелой продукции томатов относится к периоду, предшествующему наступлению заморозков, (серия А, рис. 4), причем общий сбор как по количеству, так и весу плодов почти в 3 раза выше, чем у

контрольных растений, а также подсеженных во второй срок. Вместе с тем у последних вариантов в одну уборку, произведенную через 2 дня после ночных заморозков, т. е. 6.IX (серия Б, рис. 4), по числу плодов собрали урожай в 2 раза больший, чем за все шесть предшествующих

уборок и почти во столько же раз больший, чем у растений I подсечки. Это несомненно свидетельствует о том, что под влиянием достаточно пониженной температуры произошло ускорение созревания плодов, причем за счет серии плодов, закончивших рост (рис. 4, серия B).

Известно, что пониженная температура способствует гидролитическим процессам в растении. Вместе с тем, при естественном созревании плодов также имеет место превращение крахмала в сахар. Следовательно, пониженная температура, через гидролиз крахмала в зеленых плодах, вызвала такой же физиологический эффект, какой имеет место и при естественном их созревании. Однако наблюдения показали, что плоды, подвергнувшиеся действию пониженной температуры, не краснеют, а буреют, имея оттенок яркожелтого пигмента эпидермиса. Вместе с тем у многих плодов не образуется ликопина, а при искусственном дозревании они не созревают и загнивают. Это дает основание считать, что под воздействием низкой температуры гидролитические процессы в плодах включают в свою сферу и хлорофилл, разрушая его. Отсутствие же ликопина в мякоти плодов томата позволяет думать, что при естественном их созревании идет превращение хлорофилла в ликопин при одновременном синтезе витамина С, который также имеется в небольшом количестве и у недозревших плодов и почти отсутствует у мороженных.

Количественный анализ незрелой продукции, представленный на рис. 4, показывает, что минимум плодов у растений первого срока подсечки соответствует серии B (т. е. плодам, достигшим нормального роста), в то время как у остальных вариантов, наоборот, этой серии соответствует максимум плодов на растениях. Это свидетельствует о том, что процесс созревания плодов первого варианта шел быстрее, чем их рост, т. е. они быстрее старели. Это видно также из данных табл. 4, где средний вес плода этой серии и варианта меньше контрольных растений. Процесс ускоренного старения в свою очередь обеспечил значительно больший процент созревания плодов до морозов.

Совершенно обратное явление имеет место у контрольных растений и частично у растений второго срока подсечки. Там плоды, закончившие свой рост, в силу неблагоприятных условий задерживались в созревании, что не могло быть сглажено даже уборкой после заморозков (рис. 4).

Значительное превышение количества и среднего веса плодов последней серии (рис. 4 и табл. 4) у растений I подсечки по сравнению с остальными вариантами может быть объяснено тем, что питание созревающих плодов после подсечки известный период происходило за счет снижения притока пластических веществ и влаги в молодые плоды. После же нескольких уроков зрелых плодов, угнетавшиеся плоды возобновили рост, и, благодаря уменьшению общего числа плодов на растении, получали больше питательных веществ и влаги, чем плоды этой серии остальных вариантов. Этими причинами следует объяснить общий провал кривой на рис. 4, соответствующий варианту первого срока подсечки.

На основании этого можно предположить, что подсечка первого срока могла бы дать еще больший эффект у растений без применения вершкования, что требует, однако, дальнейшего исследования.

В заключение следует отметить, что «подсечка» как агроприем в условиях короткого вегетационного периода может дать значительный прирост зрелой продукции томатов, без существенного снижения урожая зеленых плодов. Она может быть рекомендована как в засушливые, так и во влажные годы, с той лишь разницей, что в засушливые годы следует ее применять позже (в период белой спелости плодов), а во влажные — раньше, в период окончания роста первых плодов. Такие сроки подсечки

для каждого района и сорта томатов должны быть установлены специальными опытами.

Следует также отметить, что «подсечка» может быть применена и позже указанных сроков, например, после нескольких уборок зрелых плодов естественного созревания, в качестве средства дозаривания зеленых плодов на корню, когда становится очевидным, что изменение погоды не обещает повышения урожая зрелых плодов естественным путем.

Разумеется, что «подсечка» не исключает применяемых в практике искусственных мероприятий дозаривания плодов, оставшихся зелеными и на подсеченных растениях, в связи с общей уборкой урожая томатов.

Что же касается техники самой «подсечки», то нож может быть в дальнейшем заменен более современным и механизированным орудием, если само мероприятие в данном районе окажется достаточно эффективным.

ВЫВОДЫ

1. В процессе естественного созревания плодов томата имеет значение не только температура среды, но и свет.

2. По нашим данным, созревание плодов томата на корню происходит и при относительно пониженной температуре воздуха, если стоит солнечная погода.

3. Мы допускаем, что хлорофилл плодов является сенсбилизатором солнечной энергии, ускоряющей процесс их роста и созревания.

4. Для ускорения созревания плодов томата на корню, в северных районах его культуры можно применять «подсечку» растений.

5. В засушливое лето «подсечка» должна производиться позже — в период белой спелости первых плодов, а во влажное — раньше, в период окончания роста первых плодов томата.

6. Сроки «подсечки» для каждого района и сорта томата должны быть установлены практическим путем.

ЛИТЕРАТУРА

Авакян А. А., О биологии развития томатов, Журн. „Яровизация“, № 2 — 3 (5—6), 1936.

Веселкин Н. В., Любименко В. Н., Булгакова З. П., Тихальская В. В. и Энгель П. С., О влиянии света на синтез витаминов. Изв. Науч. ин-та им. П. Ф. Лесгафта, т. XVII—XVIII, 1934.

Дарвин Ч., Происхождение видов, 1929.

Лысенко Т. Д., Влияние термического фактора на продолжительность фаз развития растений, Сельхозгиз, 1949.

Лысенко Т. Д., Агробиология, Сельхозгиз, 1948.

Любименко В. Н., К вопросу о влиянии света на развитие плодов и семян у высших растений, Зап. Никитского сада, вып. 3, 1909.

Любименко В. Н., О превращениях пигментов пластид в живой ткани растений, Зап. Акад. Наук, Серия VIII, т. XXXIII, № 12, 1916.

Марков В. М. и Хаев М. К., Овощеводство, Сельхозгиз, 1945.

ТЕМПЕРАТУРНЫЙ РЕЖИМ И РОСТ РАСТЕНИЙ

С. И. РАДЧЕНКО

ВВЕДЕНИЕ

Современной физиологии известны некоторые общие закономерности роста растений в связи с температурой окружающей среды. Так, например, для большинства культурных растений установлены кардинальные температурные точки прорастания семян, дающие представление о границах приспособленности вида к температуре.

Существенным является тот факт, что температурные интервалы между кардинальными точками неодинаковы. Если между минимумом и оптимумом интервал достигает 25—30°C, то между оптимумом и максимумом он не превышает 5—10°C. После оптимума быстро сказывается вредное действие высоких температур. Это обстоятельство позволяет считать, что приспособление растительных организмов к более низким температурам является естественной направленностью эволюционного процесса.

Следует отметить также, что рост растений в отношении температурных границ оказывается в географическом отношении более широким биологическим явлением, чем процессы развития и размножения. Так, например, многие виды растений тропического происхождения могут успешно расти в зоне умеренных температур, но тогда у них часто отсутствуют репродуктивные процессы, а также приспособления к перенесению низких температур в период зимы. Не случайно поэтому, что чем дальше на север, тем чаще встречаются виды с вегетативными способами размножения. Однако данные о кардинальных точках теряют свое общебиологическое значение, как только мы пытаемся проанализировать закономерности роста растений в онтогенетическом аспекте или пожелаем найти связь между ростом и закономерностями сезонной и суточной динамики температурного режима естественных условий обитания растений. Это объясняется, прежде всего, тем, что высшее растение в своем онтогенезе проходит через ряд этапов роста и развития, каждый из которых требует определенных условий внешней среды, в том числе и температурного режима. Можно утверждать, что на современном уровне развития физиологии растений знания закономерностей роста клетки и индивидуального развития растения, особенно после работ акад. Т. Д. Лысенко (1948), стоят на несравненно более высоком теоретическом уровне, чем наши представления о росте растения как организма в целом. Последние еще настолько неопределенны, что не могут быть положены в основу практики выращивания растений. И только на базе обобщения

опыта выращивания растений в закрытом грунте в овощеводстве имеется попытка применить искусственное регулирование температурного фактора среды в соответствии с наметившимися периодами роста овощных растений, особенно в начальном их возрасте.

Для примера рассмотрим лишь интересующие нас этапы роста овощных растений, где управление температурным режимом культивационных помещений является основным условием их выращивания.

В первый год жизненного цикла, например, двухлетних растений, в практике овощеводства (Марков и Хаев, 1945) выделяют следующие периоды роста: 1) период прорастания, 2) период приспособления к внешним условиям, 3) период накопления запасов и, наконец, 4) период созревания и перехода к покою. Каждый из названных периодов, в свою очередь, сопровождается свойственными ему фазами роста. Так, в период прорастания можно установить фазы: набухания семян, появления первичного корня и раскрытия семядолей. В период вегетативного роста можно также выделить фазы: первого, второго, третьего листа и т. д.

Первый период — период прорастания — можно назвать эмбриональным периодом в онтогенетическом развитии растения, так как при этом имеют место не только первоначальные процессы роста осевых органов зародыша — подсемядольного колена и корня, но и гетеротрофное питание его за счет запасов семени. Заканчивается же этот период тем, что на поверхность земли выносятся семядольные листья.

Еторой период — период приспособления к внешним условиям среды — является наиболее критическим в жизни растения и связан с переходом проростка на автотрофное питание. Он длится всего лишь несколько дней и заканчивается появлением из верхушечной почки первого настоящего листа.

Установление внутренних причин действия температуры на развитие отдельных органов и на растение в целом необходимо как для понимания сущности ростовых процессов, так и для искусственного управления ростом растений.

Так как в период эмбрионального развития проростки питаются за счет запасов семени, то качество и крепость их определяются характером использования запасов, в котором участвуют два важных физиологических процесса: дыхание и рост растения. В овощеводстве (Марков и Хаев, 1945 и др.) принято считать, что в период прорастания семян температура почвы (в парниках) должна быть высокой, так как при этой температуре процесс деления клеток идет энергично и всходы появляются быстрее. В период же приспособления всходов к внешним условиям, температура должна быть значительно ниже, чем во время прорастания, так как в этот период положительный фотосинтез еще не имеет места, а высокая температура вызывает быстрый рост и повышает дыхание растения. Рост же без образования ассимилятов (т. е. этиолированный рост), как известно, истощает растение. В период же вегетативного роста, когда накопление запасов питательных веществ происходит под влиянием температуры и зависит от условий освещения, то в солнечную погоду температура культивационных помещений должна быть выше, чем в пасмурную и ночью.

Так как оптимальные температуры для разных овощных культур, на разных этапах их роста экспериментально не изучены, то на основании обобщения опыта выращивания рассады овощей (Марков и Хаев, 1945) разработана эмпирическая формула оптимального температурного режима, которая выражается так: $t^{\circ} \pm 7^{\circ}$, где t° обозначает оптимальную

температуру в пасмурный день в период вегетативного и репродуктивного роста.

Чтобы раскрыть подлинный смысл этой весьма неопределенной формулы, рассмотрим конкретный пример. Принимая оптимальную температуру (найденную эмпирически) для капусты в пасмурный день за 13°C , получим следующие данные:

температура в период прорастания должна быть . . .	$13 + 7^{\circ} = 20^{\circ}$
" " " приспособления	$13 - 7^{\circ} = 6^{\circ}$
" после пикировки	$13 + 7^{\circ} = 20^{\circ}$

В остальные периоды роста:

1) в пасмурную погоду	$13 \pm 0^{\circ} = 13^{\circ}$
2) в солнечную "	$13 + 7^{\circ} = 20^{\circ}$
3) в ночные часы	$13 - 7^{\circ} = 6^{\circ}$

Кроме удобства пользования, эта формула ($t^{\circ} \pm 7^{\circ}$) имеет и то достоинство, что она допускает непостоянство температурного оптимума в процессе индивидуального развития растения, что нами было отмечено в работе 1940 г. (Радченко, 1940). Однако предложенная формула имеет и ряд недостатков.

К числу существенных ее недостатков относится отсутствие учета температуры почвы. Поэтому остается непонятным, к чему относятся эти данные — к температуре воздуха или почвы. Общие же указания в руководствах по овощеводству (например, Маркова и Хаева, 1945 и др.) о том, что температура почвы должна быть близкой к оптимальной температуре воздуха, являются неопределенными и по существу неправиль-

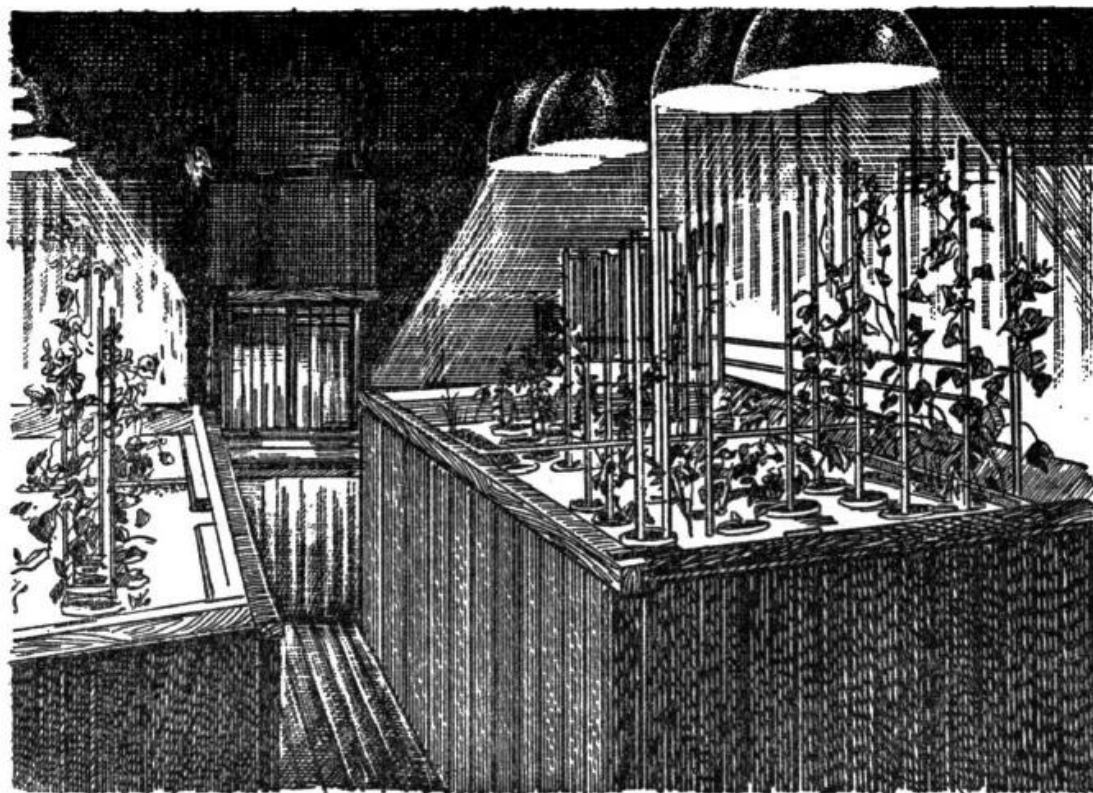


Рис. 1. Общий вид лаборатории с установкой для точного регулирования температуры воздуха и почвы при физиологических экспериментах (установка автора в Научном институте им. П. Ф. Лесгафта)

ными. Наши исследования (Радченко 1934—1947) над ролью температурного градиента между воздухом и почвой в онтогенезе высших растений показали, что многие растения приспособлены к условно названному нами отрицательному температурному градиенту, т. е. к такому режиму, при котором температура почвы должна быть ниже температуры воздуха.

Как величина градиента (т. е. разности температур между воздухом и почвой), так и сами температуры, образующие градиент, не могут быть общими для больших групп растений или постоянными в течение онтогенеза. Они определяются степенью теплолюбия каждого вида и сорта растения, а также другими биологическими свойствами приспособительного характера.

Экспериментальное исследование этих закономерностей, как справедливо отмечает Н. А. Максимов (1949), представляет большие трудности, так как они связаны с необходимостью иметь специальные установки и т. д. (рис. 1). Однако для решения ряда физиологических и общебиологических вопросов, а также для практических целей такие исследования крайне необходимы. Отождествление же температурных оптимумов воздуха и почвы является ошибочным, в силу лишь недостаточности экспериментальных данных. Оно не вытекает, прежде всего, из естественной динамики температуры воздуха и почвы, где в период вегетации температура почвы днем, т. е. в часы созидательной деятельности автотрофного растения, всегда ниже температуры воздуха. Далее, признание необходимости повышенной температуры почвы в период прорастания семян также не вытекает из естественных условий произрастания растений. Как весной, так и осенью, когда семена могут высеваться искусственно или семяноют почву естественным путем, температура почвы всегда ниже, чем в период вегетации тех же растений. Указанное же мнение вытекает из устаревших представлений о кардинальных температурах.



Рис. 2. Характер развития надземных и подземных органов у рассады капусты (сорт „Номер первый“), выращенной на положительном (слева) и отрицательном (справа) температурных градиентах

В свете современных успехов в области учения об индивидуальном развитии растений и приспособления растений к условиям существования, данные о кардинальных температурных точках для прорастания семян должны быть пересмотрены с учетом учения о температурных градиентах. В связи с этим и правило Вант-Гоффа в приложении к росту растений также теряет свое значение. Дело в том, что, например, дыхание растения возрастает непосредственно до смертельных температур (т. е. для него максимум совпадает с оптимумом), а другие физиологические процессы (в том числе и рост) начинают ослабевать значительно раньше. Поэтому оптимальная для скорости роста температура вовсе не является наиболее благоприятной для общего развития растения. Поэтому Н. А. Максимов (1949) отмечает, что от чисто физиологического оптимума, указывающего на наибольшую скорость развития, следует отличать гармонический оптимум, при котором получаются наиболее крепкие растения.

Не трудно догадаться, какое капитальное значение приобретает этот вопрос для овощеводства. Вместе с тем нельзя не выразить сожаления, что до сих пор вопросу гармонического оптимума не придавалось долж-

ного значения даже в руководствах по овощеводству. Вопрос о температурном градиенте также еще не нашел всеобщего признания. Между тем, как показали наши исследования, температурный градиент имеет не только физиологическое, но и формативное значение (рис. 2). При отрицательном градиенте коренным образом изменяется (в положительную сторону) соотношение в развитии органов как в период выращивания рассады, так и в дальнейшем развитии растения. При отрицательном температурном градиенте морфологическое развитие корневой системы резко отлично от развития при положительном градиенте. Надземные органы рассады при отрицательном градиенте приобретают некоторые черты ксероморфной структуры, что затем сказывается как на более успешной приживаемости ее после высадки в открытый грунт, так и на дальнейшем росте, развитии и урожае растения.

Наконец, даже чисто теоретически, нельзя себе представить, чтобы подземные и надземные органы, столь различные приспособительные формы, развивающиеся в средах с разными физическими свойствами, отличающиеся историей своего происхождения и функционально нетождественные, могли быть приспособлены в одинаковой степени к температурному фактору.

В настоящей работе мы излагаем дополнительные данные опытов за 1947 г. о влиянии температурного режима на рост и урожай некоторых овощных растений.

МЕТОДИКА ОПЫТОВ

Опыты проводились в совхозе им. Петрорайсовета Ленинградского треста пригородных совхозов со шпинатом (неизвестный сорт), салатом (сорт Бетнера), редисом (сорт Портлинд) и капустой (сорт Слава). Для

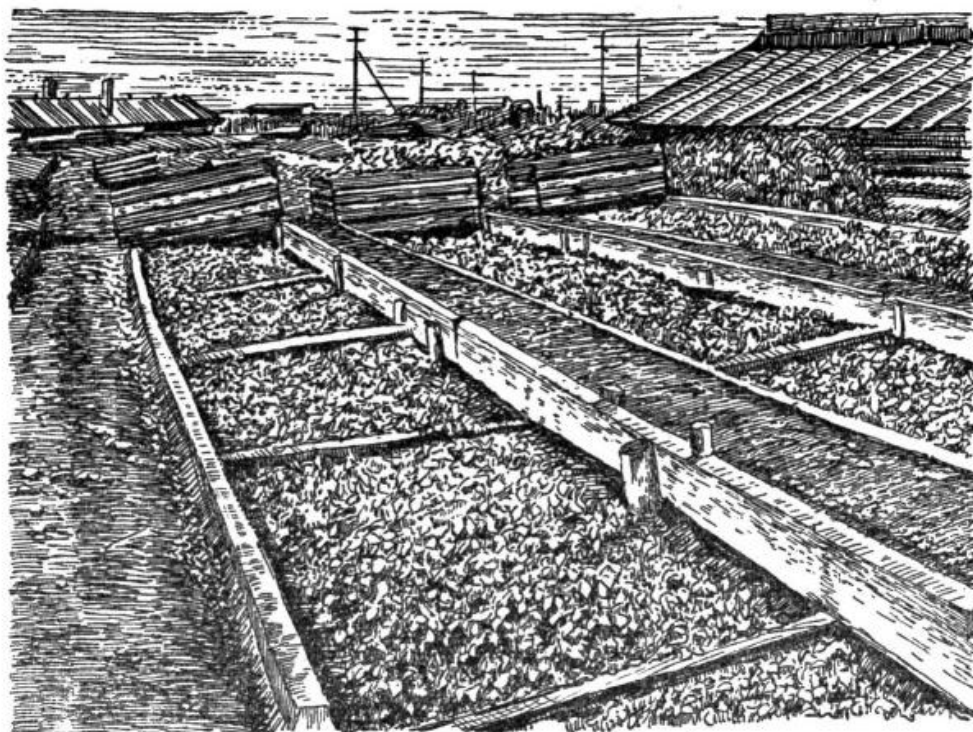


Рис. 3. Общий вид опытных парников

этой цели было использовано 4 парника по 16 рам каждый. В двух парниках выращивались шпинат, салат и редис. В остальных двух парниках выращивалась рассада капусты.

Парник разбивался на секции по 2 рамы, за исключением крайних, состоявших из 3 рам. В качестве перегородок употреблялись старые доски и парубки, причем перегородки устраивались только в верхней части парника, в 2 яруса досок. Каждая вторая секция набивалась не биотопливом, а землей, употребляемой для парникового грунта. Для этой цели может быть использована любого качества земля и даже песок, с применением хорошей почвы для общего слоя парникового грунта, как мы поступали в предыдущих опытах (Радченко, 9). Общая схема набивки парников показана на рис. 3 и 4.

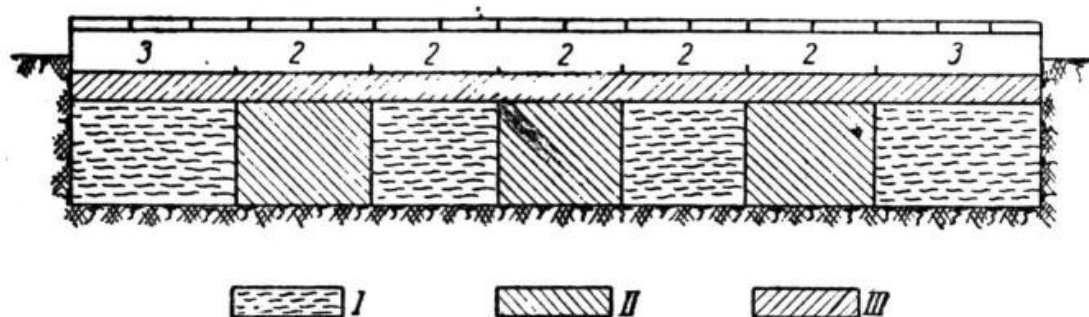


Рис. 4. Разрез опытного парника:

I—биотопливо, II—земля, III—парниковый грунт. Цифры обозначают число рам в секции

В качестве биотоплива была использована смесь конского навоза с городским мусором. Так как помойка, по ряду обстоятельств, была скисшей, к ней было подмешено 50% свежего конского навоза. Толщина слоя биотоплива 35—40 см.

Набивка парников биотопливом и засыпка холодных секций мерзлой, колотой землей производились одновременно 9 апреля.

Через 5 дней (14 апреля) был наложен общий слой парникового грунта во всех секциях, толщиной в 15 см, причем земля была также мерзлая, свежесколотая, не дезинфицированная.

Ввиду значительного похолодания после набивки биотоплива, задержавшего разогревание биотоплива и оттаивание парникового грунта, посев семян в парниках был произведен только 21 апреля.

Таким образом, в каждом парнике было секций:

1. С биотопливом	по 3 рамы	— 2,	всего 6 рам
2. „	„	2 „ 2	• 4 рамы
3. Без биотоплива	„ 2	„ 3	• 6 рам

Итого 7 секций, 16 рам

Следовательно, в каждом парнике 37,5% площади (или количества рам) было без биотоплива. Обогрев же холодных секций происходил за счет тепла соседних теплых секций, причем обогрев парникового грунта холодных секций происходил преимущественно сверху, через воздух. Воздух холодных секций обогревался как за счет конвекционных токов тепла с теплых секций, так и за счет солнечной энергии в дневное время.

Как показали наблюдения, существенной разницы в температуре воздуха над теплой и холодной секциями не было (табл. 1).

Температурный режим теплых секций соответствовал положительному градиенту (температура почвы была выше температуры воздуха), в холодных — отрицательному градиенту (температура почвы ниже температуры воздуха).

Таблица 1

Температурный режим парников

Дата наблюдений	Часы наблюдений	Наименование растений	Положительный градиент (секции с почвенным подогрев.)		Отрицательный градиент (секции без почвенного подогрев.)		Температура наружного воздуха	Состояние погоды и вентиляции парников
			Температура					
			почвы	воздуха	почвы	воздуха		
30.IV	14 ч. 30 м.	Салат . . .	9,0	5,9	4,9	5,6	3,9	Солнечно, рамы опущены
13.V	15 „ 45 „	Капуста . .	24,0	23,0	18,0	22,5	16,0	То же
	16 „ 00 „	Редис . . .	21,0	23,0	16,0	23,0	16,0	„ „
15.V	13 „ 15 „	Капуста . .	21,0	24,5	17,0	24,0	17,0	„ „
	13 „ 25 „	Салат . . .	19,0	23,5	14,0	21,0	17,0	„ „
	13 „ 35 „	Редис . . .	22,5	23,5	15,0	24,0	17,0	„ „
17.V	8 „ 45 „	Редис . . .	16,5	17,0	8,7	15,0	12,3	Северный ветер, солнечно, рамы приподняты
	9 „ 00 „	Салат . . .	14,5	17,5	8,5	15,5	12,3	То же
	9 „ 15 „	Капуста . .	14,7	18,0	9,5	15,0	12,3	„ „
18.V	13 „ 00 „	Редис . . .	16,5	14,5	8,6	14,6	8,5	Пасмурно, парники на вентиляции
	13 „ 10 „	Салат . . .	13,5	12,5	8,5	12,5	8,5	То же
20.V	13 „ 30 „	Капуста . .	15,0	11,7	8,0	12,0	8,5	„ „
	8 „ 35 „	Капуста . .	14,0	11,7	6,5	11,5	7,0	Ясно, рамы опущены
	9 „ 00 „	Редис . . .	15,0	12,3	7,5	10,5	7,0	Рамы приподняты
	9 „ 20 „	Салат . . .	14,5	16,2	7,0	14,0	7,0	„ опущены
	9 „ 45 „	Шпинат . .	15,0	10,5	6,5	8,5	7,0	„ приподняты

Следовательно, после всходов рассада в секциях с положительным градиентом находилась в условиях постоянного падения температуры снизу вверх, а корни развивались при более высокой температуре среды, чем надземные органы. В вариантах же с отрицательным градиентом растения находились в противоположном температурном режиме.

Следует также отметить, что, по ряду причин, укрытие парников мамами не применялось до конца выращивания растений в парниках.

Таким образом, несмотря на сравнительно поздний посев и учитывая значительное похолодание в период прорастания семян в парниках, можно сказать, что выращивание рассады, особенно в холодных секциях, происходило при более суровых температурных условиях, чем в ранних теплых парниках. Так, наблюдения над температурным режимом парников, представленные в табл. 1, показали, что в период всходов температура почвы в холодной части парников понижалась до $4,9^{\circ}\text{C}$, при температуре наружного воздуха 30.IV в 2 часа 30 мин. в $3,9^{\circ}$.

17 мая была произведена перепикировка рассады капусты по одной секции в каждом парнике (т. е. по 4 рамы) по следующей схеме:

1-й вариант — из отрицательного градиента на положительный (т. е. из холодной секции в теплую);

2-й вариант — из положительного градиента на отрицательный (т. е. из теплой части в холодную);

3-й вариант — отрицательный градиент, пикировка на месте.

Рассада остальных секций выращивалась без пикировки до высадки в открытый грунт.

Уборка урожая зеленой массы шпината, салата и редиса произведена 31 мая. Высадка рассады капусты произведена: непикированной — 29 мая, пикированной — 3 июня.

Уход за растениями в парнике и на участке осуществлялся в общем порядке рабочими совхоза. Полив холодных и теплых секций парника производился одновременно и в одинаковом количестве.

20 мая была произведена минеральная подкормка в жидком виде непикированной рассады капусты. Пикированная рассада капусты и растения шпината, салата и редиса не подкармливались.

В открытом грунте было произведено несколько подкормок капусты. 20 июня была произведена минеральная подкормка в сухом виде; 18 июля и 29 июля — раствором фекалий непикированной рассады. Под пикированную ранее рассаду последняя подкормка не производилась. Кроме того, была произведена легкая конная пропашка междурядий капусты (17.VI) и одна полка сорняков в конце августа. Окучивание не производилось.

Уборка урожая капусты производилась выборочно — по мере созревания кочанов, но одновременно по всем вариантам, имевшим двойную повторность. Учетные площади непикированной капусты составляли около 500 кв. м, а пикированной — 200 кв. м каждого варианта.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

1. Температурный режим парников

Некоторые данные наблюдений над температурой парников и наружного воздуха представлены в табл. 1.

Температура почвы определялась на глубине 5 см, температура воздуха — на уровне высоты рассады и температура наружного воздуха — в тени на высоте 1 м над поверхностью почвы, в градусах Цельсия.

Из данных табл. 1 следует, что даже на глубине 5 см наблюдаются существенные различия в температуре почвы и воздуха как в секциях с почвенным обогревом, так и без такового. С увеличением глубины эти различия также увеличиваются, достигая $3-6^{\circ}$ у положительного градиента и $5-7^{\circ}$ у отрицательного, причем это происходит за счет повыше-

ния температуры почвы в условиях положительного градиента и понижения ее в условиях отрицательного градиента.

Характеризуя далее температурный режим вариантов опыта, следует обратить внимание также и на ту закономерность, что различия между температурами почвы в теплой и в холодной секции достигает в среднем 5—7°C, в то время как разницы в температурах воздуха тех же секций практически не наблюдается.

В пасмурные и холодные дни, а также ночью, температурный градиент в теплых секциях увеличивается, причем преимущественно за счет понижения температуры воздуха, приобретая при этом еще большее положительное значение своей величины. В солнечную же и теплую пору, наоборот, температурный градиент приближается к нулю, а иногда приобретает даже отрицательный знак. Это происходит за счет повышения температуры воздуха в секциях.

Совершенно противоположный температурный режим имеет место в секциях без подогрева почвы. В пасмурную и холодную пору дня и ночью температурный градиент уменьшается, но, как и в контрольном варианте, не меняет своего знака, так как температура воздуха не падает ниже температуры почвы. В солнечное же и теплое время суток температурный градиент растет, достигая максимальной величины отрицательного значения, причем рост его происходит за счет температуры воздуха в парнике.

Таким образом, из изложенного следует, что как прорастание семян, так и дальнейшее эмбриональное и постэмбриональное развитие рассады в парниках происходили при разных температурных условиях, причем, если прорастание семян в теплых секциях происходило в среднем при температуре 17,7°, а в холодной — при 11,8°, т. е. с разницей в 6°, то, в период приспособления к внешним условиям и вегетативного роста рассады до высадки в грунт или до уборки растений в парниках, они подвергались совершенно противоположному по характеру температурному режиму как днем, так и ночью. Эти различия и являются причиной различий в урожае зеленой массы разных вариантов опыта.

2. Рост опытных растений

Как и в предыдущих наших исследованиях (Радченко, 1947), всходы растений при отрицательном градиенте задерживаются в зависимости от вида растения на 2—3 дня, что вполне естественно. Но уже через 2—3 недели можно отметить более интенсивный рост как надземной, так и подземной части растения при отрицательном градиенте. Наблюдаются также определенные различия в морфологическом строении растений, особенно корневой системы. При отрицательном градиенте корневая система вырастает более ветвистой, главный корень обычно слабо выражен. При положительном градиенте, наоборот, вырастает достаточно мощный стержневой корень, относительно длинный, слабо ветвистый. Листья молодых растений на отрицательном градиенте мельче, на более коротком черешке, чем на растениях положительного градиента; однако в дальнейшем картина меняется, что видно из данных табл. 2.

Из данных этой таблицы следует, что через 18 дней с момента первого анализа интенсивность роста растений, развивающихся на отрицательном температурном градиенте, почти удвоилась по сравнению с теми же растениями, но воспитывавшимися на положительном градиенте, а общий вес надземной массы первых не только сравнялся с весом вторых, но уже превышал их почти в 1¹/₂ раза.

Таблица 2

Интенсивность роста растений при разном знаке температурного градиента

Объекты и дата анализа	Капуста		Редис	
	положительный градиент	отрицательный градиент	положительный градиент	отрицательный градиент
13 мая 1947 г.				
Рост надземной части (в см)	6,80	5,60	6,40	6,20
Длина подсемядольного колена (в см) . .	2,70	2,70	1,40	1,30
Длина корней (в см)	6,80	6,10	7,20	6,90
Сырой вес надземн. органов (в г)	0,49	0,35	0,74	0,66
31 мая 1947 г.				
Рост надземной части (в см)	18,60	22,0	15,90	23,40
Длина стебля (в см)	7,80	8,90	—	—
Сырой вес листьев (в г)	2,14	2,74	4,60	8,14
„ „ стебля „ „	0,64	0,79	—	—
„ „ корнеплода „ „	—	—	2,45	3,06
„ „ всех надземн. органов	2,78	3,53	7,05	11,20
Коэффициент прироста веса надземных органов	5,70	10,10	9,50	17,0

Такой характер роста растений отрицательного градиента имел место и у других опытных растений и, несомненно, связан с правильным гармоническим формированием растений в эмбриональный период, а также с нормальным дальнейшим развитием растений в условиях парника.

3. Урожай

В отношении овощных растений, вегетативная масса которых является предметом их выращивания, можно сказать, что интенсивность (точнее, продуктивность) роста и урожай практически совпадают, т. е. при нормальных условиях возделывания этих культур урожай есть функция роста растения.

Представленные в табл. 3 и 4 данные об урожае одновременно свидетельствуют и о степени оптимальности температурного режима данного варианта для ростовых процессов растений.

Из данных табл. 3 следует, что температурный режим, соответствующий отрицательному температурному градиенту, является физиологически более нормальным для роста растений, чем условия положительного градиента. Это следует также из данных табл. 4.

При оценке действия фактора на урожай очень важны также сроки созревания растений. Из данных рис. 5 и 6 видно, что выращивание рассады на отрицательном температурном градиенте в парниках определило в дальнейшем более раннее созревание растений и повысило общий урожай.

Таблица 3

Урожай зеленой массы салата, шпината и редиса

Наименования растений	Средн. сырой вес одного растен.(в г)		Урожай на раму (в кг)		В % к контролю
	положит. градиент (контр.)	отрицат. градиент (опытный вариант)	положит. градиент (контроль)	отрицат. градиент (опытный вариант)	
Салат	1,72	3,43	2,0	4,38	219,0
Шпинат	1,82	3,77	3,25	6,70	209,2
Редис (корнеплод)	2,45	3,05	—	—	165,2

Таблица 4

Урожай капусты (сорт „Слава“)

Варианты опыта	В тоннах на 1 га	В % к контролю		
		по весу урожая	по числу убранных растений	по среднему весу кочана
Серия I. Не пикированная рассада				
Положительный градиент (контроль I) . .	26,6	100	100	100
Отрицательный градиент	34,2	128,6	116	111,0
Серия II. Пикированная рассада				
Пикирование из отрицательного градиента на положительный (контроль II) . .	44,5	100	100	100
Пикирование из положительного на отрицательный градиент	58,2	131,7	125,2	104,6
Рассада, выращенная на отрицательном градиенте, пикирована на месте	64,2	144,4	132,7	108,3

Рассада, пикированная с положительного градиента на отрицательный, также дала не только более высокий урожай кочанов, но и ускорила сроки поступления продукции по сравнению с рассадой, пикированной из отрицательного на положительный градиент.

4. Обсуждение результатов

Как предыдущие наши исследования, так и данные настоящих опытов показывают, что действие отрицательного градиента на проростки морфологически проявляется в задержке ростовых процессов органов и в образовании мочковатой корневой системы. Это действие является сравнительно длительным процессом и в зависимости от растения продол-

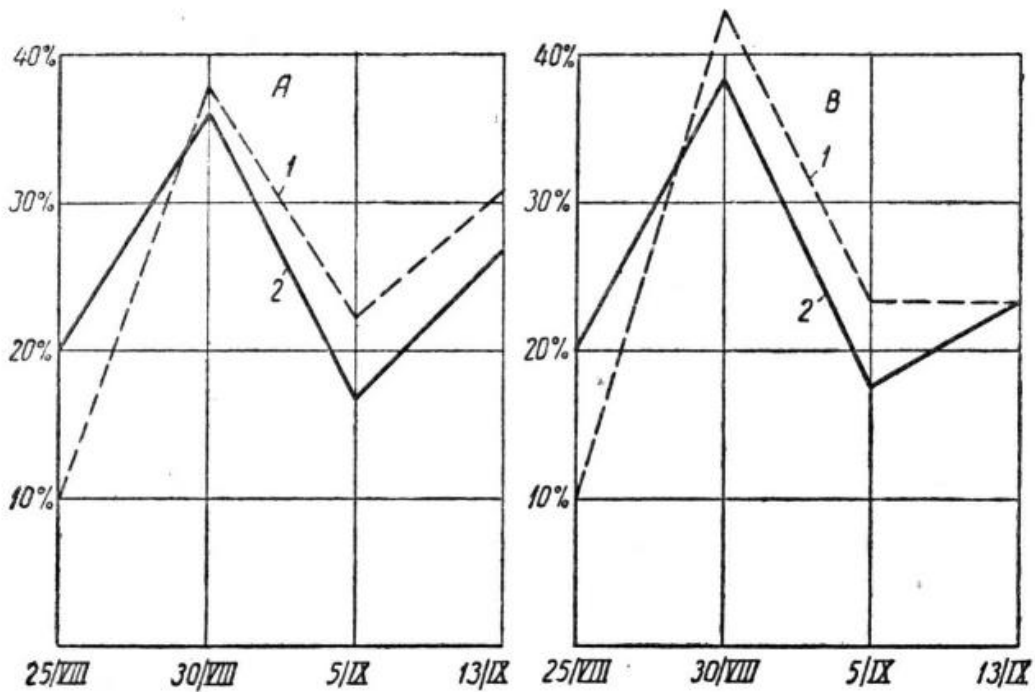


Рис. 5. Динамика созревания и урожая непикированной капусты „Слава“:

А—созревание растений; В—поступление урожая по срокам уборки; 1—положительный градиент; 2—отрицательный градиент, непикированная рассада

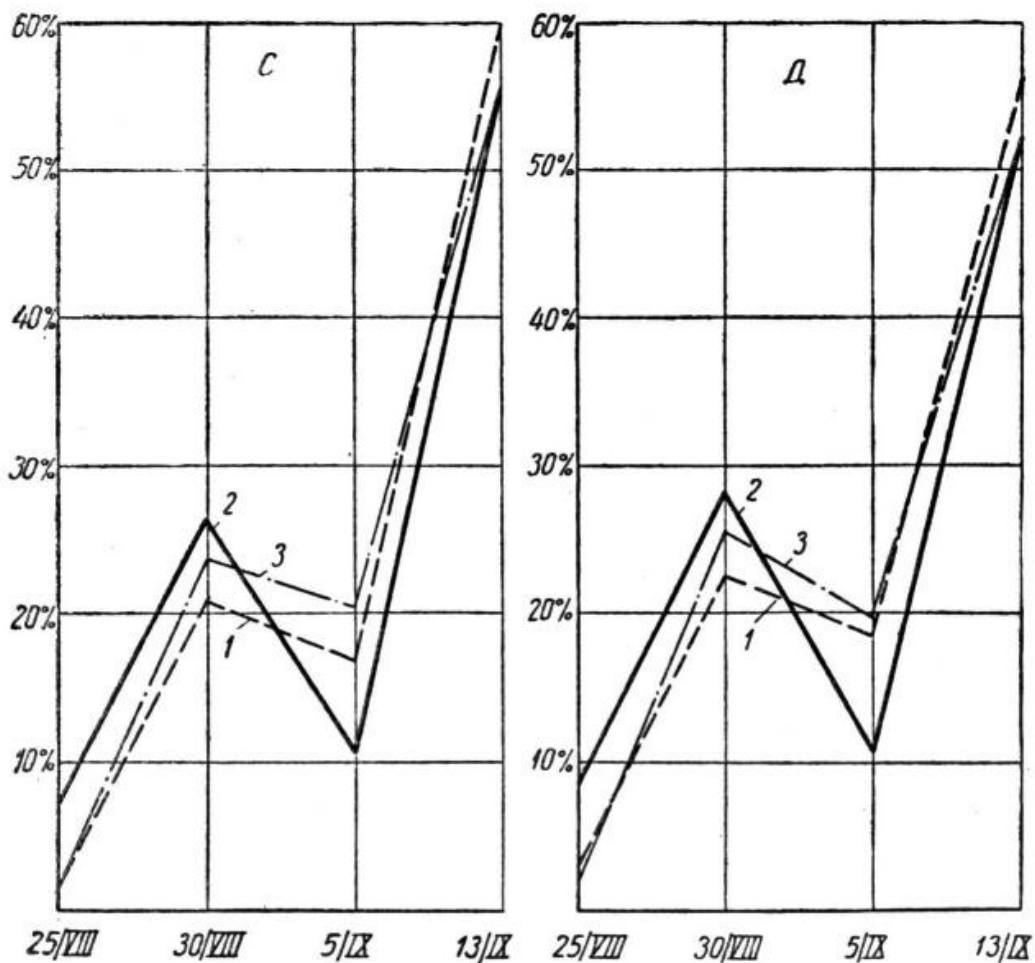


Рис. 6. Динамика созревания и урожая пикированной капусты „Слава“:

С—созревание растений; Д—поступление урожая по срокам уборки; 1—контроль—рассада, пикированная из отрицательного градиента на положительный; 2—рассада, пикированная из положительного на отрицательный градиент; 3—рассада отрицательного градиента, пикированная на месте

жается в течение 2—3 недель и больше от начала прорастания семян. После этого периода, конец которого, по нашим наблюдениям, соответствует переходу проростков на самостоятельный образ воздушного питания, наблюдается обратное явление — усиление интенсивности ростовых процессов, и, как следует из данных табл. 2, она превышает почти в два раза интенсивность контрольных растений. Далее, анализируя данные табл. 2, 3 и 4, нельзя не отметить, что коэффициент превышения интенсивности роста растений на отрицательном градиенте по отношению к положительному, равный, примерно, 200%, сохраняет свое значение лишь до тех пор, пока растения произрастают в условиях парника, т. е. пока действуют противоположные градиенты. После же пересадки растений в открытый грунт, т. е. в одинаковые температурные условия, он значительно снижается, и, например, у капусты, если судить по превышению процента среднего веса кочана (табл. 4), равен всего лишь 11%. Это объясняется тем, что растения, выращиваемые ранее на положительном градиенте, при пересадке в грунт подвергаются исправлению (омоложению) благодаря правильному температурному градиенту естественных условий. Но при этом происходит задержка в созревании растений.

Здесь важно как с биологической, так и с хозяйственной точки зрения отметить, что во влажные 1937 и 1947 гг. тот же сорт капусты «Слава» имел превышение урожая растений (рассада которых выращивалась на отрицательном градиенте) на 11—19% по сравнению с контролем, тогда как в засушливый 1938 г. оно достигало 53%. Эта закономерность (отмеченная нами и в отношении капусты сорта «Номер первый и других растений) не может не привести к заключению, что как снижение продуктивности роста растений, воспитанных в раннем периоде на положительном градиенте, так и превышение ее у растений отрицательного градиента в засушливые годы несомненно связаны, в первую очередь, с качеством формообразовательных процессов корневой системы, имевших место в эмбриональный период развития растений. Но, вероятно, не только это определило известную засухоустойчивость растений отрицательного градиента. Некоторые черты ксероморфности рассады, заложенные в период произрастания ее на отрицательном градиенте, видимо, также имели свое значение в приспособительных процессах растений к недостатку влаги в почве. При высадке же рассады в грунт в годы с достаточным увлажнением эти различия, как отмечено выше, постепенно сглаживаются в процессе ростовых изменений в одинаковых внешних условиях. Однако и здесь они не сравниваются. Таким образом, мы можем констатировать последствие температурных градиентов на рост и развитие растений. Сила же и продолжительность его зависят от дальнейших условий произрастания растений и, в первую очередь, от влаги.

Вместе с тем морфологический и весовой анализ, а также урожай растений, рассада которых воспитывалась на отрицательном градиенте, не свидетельствует о каком-либо явно выраженном специфическом, как бы стимулирующем действии отрицательного градиента. Следовательно, сущность различий в биологическом эффекте градиентов состоит во вредном влиянии положительного градиента на ростовые процессы растения. Оно выражается в физиологической депрессии проростков в период их эмбрионального развития и проявляется позже в виде последствия. В том, что действительно физиологическая депрессия имеет место в самом начальном возрасте растений, можно легко убедиться на основании данных табл. 5.

Если обратить внимание на последний вариант табл. 5, т. е. на качественное состояние растений, рассада которых выращивалась на отрицательном градиенте и после пикировки, то нельзя не заметить, что и среди

**Анализ качественного состояния растения капусты „Слава“
перед началом уборки
(21.VIII.1947 г.)**

В а р и а н т ы о п ы т а	Всего проанализировано растений	Из них в % к общему числу растений					
		здоровых			больных и погиб.		
		разви- тых	недо- разви- тых	всего	больных	выпад.	всего
Серия I. Непикированная рассада							
Положительный градиент	890	36,6	23,8	60,4	8,6	31,0	39,6
Отрицательный градиент	961	38,9	30,2	69,1	10,8	20,1	30,9
* Серия II. Пикированная рассада							
Пикирована из отрицательного градиента на положительный	404	45,8	33,4	79,2	4,8	16,0	20,8
Пикирована из положительного градиента на отрицательный	555	55,5	30,6	86,0	4,3	9,7	14,0
Рассада отрицательного градиента, пикирована на месте	437	67,9	23,0	90,9	2,3	6,8	9,1

них имеет место выпад растений после высадки рассады в открытый грунт, равный 6,8%. Эта величина, несомненно, связана как бы с естественным заражением рассады черной ножкой еще в парниках, где употреблялся непродезинфицированный парниковый грунт. В момент же высадки рассады на участок заболевание черной ножкой не всегда ясно обнаруживается, что затрудняет как учет, так и удаление больных растений. Однако оно проявляется позже, уже в открытом грунте.

В том, что указанная цифра действительно верна, легко убедиться из сравнения процентов больных и погибших растений остальных двух вариантов пикированной рассады 16,0 и 9,7%, где разность их равна 6,3%, (т. е. близка к величине 6,8%), причем это увеличение выпада на 6,3% принадлежит варианту, где имела место перепикировка рассады из отрицательного градиента на положительный. Следовательно, произошло дополнительное заболевание рассады черной ножкой. Что большее заболевание черной ножкой наблюдается именно у рассады на положительном градиенте, следует также из сравнения тех же показателей у непикированной рассады, но там оно равно 8,7%. Превышение на 1,9%, видимо, связано с более продолжительным пребыванием рассады на положительном градиенте, сопровождавшемся большей физиологической депрессией и заболеваемостью.

Указанная величина депрессии очень близка также и к разности процентов больных растений первых двух вариантов, (8,6 и 10,8%), причем снижение ее на 2,2% у контрольных растений произошло за счет гибели означенного количества растений и зачисленных в графу выпада.

Установленная выше величина последствия также близка к проценту больных растений у варианта отрицательного градиента, где рассада пикировалась на месте (2,3%). Наконец, величина 2,2% является

величиной одного порядка с разностью процентов (2%) между больными растениями отрицательного градиента, пикированными на месте (2,3%), и пикированными из положительного градиента на отрицательный (4,3%). Здесь, видимо, сказалось последствие пребывания их на положительном градиенте.

Все изложенное убеждает нас в том, что основное отрицательное действие положительного градиента относится к самому раннему периоду развития растений в парниках.

Если теперь попытаться установить начальную величину физиологической депрессии роста растений на положительном градиенте (т. е. до высадки непикированной рассады в открытый грунт), то она, следовательно, должна быть равна, примерно: $6,8 + 1,9 + 2,2 = 10,9\%$, т. е. сумме процентов заболевания черной ножкой и величины физиологического последствия.

Действительно, если обратиться к данным табл. 4, то нельзя не заметить, что эта величина совпадает с процентом превышения урожая по среднему весу кочана растений отрицательного градиента (непикированной рассады), по сравнению с контролем, равным 11%.

Что же касается пикировавшейся рассады, то, ввиду отсутствия варианта положительного градиента с пикировкой рассады на месте, установить прямо такую же закономерность трудно. Тем не менее, если учесть, что у варианта, где пикировка рассады производилась из отрицательного градиента на положительный (взятый за контроль) (табл. 4), здесь также имела место физиологическая депрессия, равная 8,3%. При пересадке же рассады из положительного градиента на отрицательный она восстановилась почти на половину указанной величины (4,6%). Присоединяя коэффициент исправления у контроля (2,2%) к проценту превышения среднего веса кочана растений, рассада которых выращивалась все время на отрицательном градиенте (т. е. 3%), получим, примерно, те же 11%, показанные в табл. 4 для непикированной рассады.

На основании произведенного анализа мы можем также прийти к заключению, что между процентом заболевания рассады черной ножкой и физиологической устойчивостью растений существует прямая зависимость. Заболевание же рассады этой болезнью можно рассматривать как следствие физиологической депрессии организма. Далее, на этом основании можно констатировать, что в условиях нашего опыта на положительном градиенте имел место удвоенный размер заболевания растений черной ножкой по сравнению с отрицательным градиентом, причем в I серии опытов оно равно: $6,8 + 6,8 = 13,6\%$. Следовательно, в начальном возрасте физиологическая устойчивость растений, произрастающих на отрицательном градиенте, на 50% выше устойчивости растений, воспитываемых на положительном градиенте, или, что то же самое, физиологическая депрессия рассады на положительном градиенте в начальном возрасте выше на 50% по сравнению с растениями отрицательного градиента. Это подтверждается данными той же табл. 5, где в I серии опытов, после первой неудачной подкормки концентрированным раствором фекалий, имел место значительный выпад растений, равный у контрольных растений 31,0%, а у опытных — 20,1%. Это обстоятельство определило и общее снижение урожая с единицы площади первой серии по сравнению со второй, где неудачная подкормка не имела места (табл. 4).

Как отмечено ранее, такая же величина депрессии сохраняется у этого же сорта капусты и в засушливые годы и несомненно связана с корневой системой.

Таким образом, можно отметить, что если в начальном возрасте растений коэффициент физиологической депрессии растений был равен 50%,

то к концу уборки он снизился до 11,0%, т. е. произошло снижение на 39%. Это снижение определяется эффективным исправлением или омоложением ростовых процессов естественным температурным режимом в достаточно влажный год после высадки рассады в открытый грунт.

Вместе с тем, отсутствие сколько-нибудь резко выраженных качественных или специфических морфолого-физиологических признаков у индивидуумов, развивавшихся в рассадный период и позже в парниках (например: салат, шпинат, редис) на отрицательном градиенте, позволяет считать, что в условиях отрицательного градиента растение получает лишь нормальные температурные условия и гармоническое развитие. Этим обеспечивается в дальнейшем нормальный ход процессов в растении, если даже позже оно будет перенесено в другие, не резко выходящие за пределы его естественной приспособленности температурные условия.

Положительный же градиент, даже находящийся в границах общей приспособленности вида к температуре среды, является неестественным температурным профилем для высших растений. Поэтому все культивиционные помещения, температурный режим которых основан на положительном градиенте (т. е. с почвенным обогревом или соответствующий ему), являются неподходящими для нормального роста растений.

Этим и объясняется снижение урожая и повышение заболеваемости овощных растений на положительном градиенте. К тому же при повышенной температуре почвы усиливается биологическая активность вредной микрофлоры, а молодые, неокрепшие растения подвергаются физиологической депрессии. Это и является причиной большой инфекции рассады в парниках с почвенным обогревом.

На основании своих продолжительных исследований в этом направлении мы пришли к глубокому убеждению, что физиологическая сущность температурного градиента, будь это в парниках или в естественных условиях, относится ли это к прорастающему семени или к вегетирующему растению, состоит в функционально правильном распределении и использовании пищи, воды и ферментов между подземными и надземными органами растения, а в семени — между первичными осевыми органами, а также условиями деятельности ферментативных процессов. Морфологически эта координация в растении выражается в тех формообразовательных процессах, которые характерны для отдельных этапов онтогенетического развития растения на отрицательном градиенте, и которые суммарно мы назвали, пользуясь термином Максимова (1949), нормальным гармоническим развитием.

Действие температурного градиента проявляется в самом начале прорастания семени при любой, даже постоянной, температуре среды. Оно проистекает из различной исторической приспособленности корней и надземных органов растения к температуре среды.

Поэтому, даже при прорастании семени (т. е. в период гетеротрофного питания) будет лучше развиваться та часть зародыша, для которой данная температура среды окажется более благоприятной. У каждого вида растений, естественно, имеются какие-то оптимальные температуры, при которой проростки достигают нормального гармонического развития. Эти оптимумы еще экспериментально не установлены, но они не те, которые известны в настоящее время как кардинальные точки для прорастания семян.

5. Выводы

1. Температурный градиент как необходимая разность температур между надземными и подземными органами является исторической приспособленностью организмов к температуре среды.

2. Высшие растения приспособлены к отрицательному температурному градиенту, т. е. их корневая система приспособлена к более низкой температуре, чем надземные органы.

3. Приспособленность к температурному градиенту проявляется в самом начале эмбрионального развития растений и выражается в разной интенсивности роста и формативных процессов осевых органов зародыша.

4. На основании наших исследований, величина отрицательного градиента не должна превышать, примерно, 6—8°C. Увеличение градиента в условиях культуры растений может привести к нарушению гармонического развития надземных и подземных органов проростка и их функций.

5. Отрицательное действие положительного градиента (т. е. когда температура почвы выше температуры воздуха) проявляется в физиологической депрессии роста и устойчивости растений к разным заболеваниям, что ведет к снижению урожая.

6. В наших опытах с капустой, рассада которой выращивалась в парниках с недезинфицированной почвой, заболеваемость черной ножкой на положительном градиенте достигала 13,6%, а на отрицательном градиенте в 2 раза меньше.

7. На отрицательном градиенте проростки и рассада приобретают некоторые черты ксероморфной структуры и устойчивость к недостатку влаги и пониженным температурам.

8. Однако положительное действие отрицательного градиента не сопровождается сколько-нибудь определенно выраженными морфологическими видоизменениями органов или специфическим стимулирующим действием на физиологические процессы. Поэтому мы считаем, что отрицательный градиент соответствует оптимальному температурному режиму, к которому весьма близка естественная приспособленность высших растений к температуре среды и чему не соответствует положительный градиент.

9. Разработанный нами способ использования парников на биотопливе с устройством секций с отрицательным градиентом (т. е. без почвенного обогрева) пригоден не только для повышения урожая овощей, но одновременно дает экономию биотоплива от 37 до 45%.

ЛИТЕРАТУРА

- Лысенко Т. Д., Агробиология, Сельхозгиз, 1948.
- Максимов Н. А., Краткий курс физиологии растений, Сельхозгиз, 1949.
- Марков В. М. и Хаев Н. К., Овощеводство, Сельхозгиз, 1945.
- Радченко С. И., О влиянии температурного градиента среды на развитие корней и надземных органов растений, „Сов. ботаника“, № 6, 1934.
- Радченко С. И., Об отношении овощных культурных растений к температурному режиму почвы и воздуха, Изв. Научн. ин-та им. П. Ф. Лесгафта, т. XX, вып. 2, 1937.
- Радченко С. И., Роль температурного градиента в онтогенезе высших растений, Докл. Акад. наук СССР, т. XXVI, № 3, 1940.
- Радченко С. И., Влияние температурного градиента на рост и развитие высших растений, Труды Бот. ин-та Акад. наук СССР, сер. IV, вып. 4, 1940.
- Радченко С. И., Роль температурного градиента в онтогенезе овощных растений, Изв. Научн. ин-та им. П. Ф. Лесгафта, т. XXIII, 1940.
- Радченко С. И., Новая методика выращивания растений при разной температуре почвы и воздуха, Труды Бот. ин-та Акад. наук СССР, сер. IV, вып. 5, 1940.
- Радченко С. И., Экономия биотоплива и урожай овощей в парниках, „Сад и огород“, № 12, 1947.
-

ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ И НАСЛЕДСТВЕННОСТИ У РЖИ В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ

С. И. РАДЧЕНКО

Гетерозиготная природа ржи как перекрестноопылителя является основной причиной изменчивости ее сортовых признаков. В селекционной работе это создает необычайные трудности при распознавании сортов.

В зависимости от гетерозиготности сорта, его признаки могут изменяться в связи с переменой условий культуры и продолжительностью его выращивания в данных условиях. И только производя постоянный поддерживающий отбор по определенному типу растений, селекции удастся привести сортовую популяцию к большей однородности, выравниванию и дать характеристику сорта по комплексу морфологических, физиологических, хозяйственных и других признаков.

Поэтому акад. Т. Д. Лысенко (1948), говоря о мичуринской теории в селекции, писал: «Создание наилучших агротехнических фонов для семеноводческих посевов ржи, т. е. правильное воспитание семенных растений и применение непрерывного отбора, — вот основное, на чем, на мой взгляд, должно зиждиться семеноводство ржи».

Но если для сортоведения и семеноводства гетерозиготная природа ржи действительно является известной помехой, то для селекционно-генетических целей она оказывается ценнейшим качеством, особенно в тех случаях, когда ставится вопрос о выведении новых сортов. С точки зрения мичуринского учения, как известно, ботанические формы с неустойчивой наследственной основой легко расшатать и, умело подставляя новые условия, изменить ее, получить нужный нам сорт. Однако акад. Т. Д. Лысенко (1948) в своем докладе «О двух направлениях в биологии» еще в 1936 г. отметил: «В общих чертах всем ясно, что внешние условия играют колоссальную роль в бесконечном процессе формирования растительных организмов. Но, насколько мне известно, никому еще не удалось экспериментально показать и доказать, каки е условия, ко гда, в каки е моменты развития растений необходимы для того, чтобы в заданном направлении изменять природу растений последующих поколений». В последующие годы акад. Т. Д. Лысенко (1948), на примере изменения озимых злаков в яровые и наоборот, блестяще показал, каким образом следует понимать эти положения и как практически их осуществлять. Однако в селекционной работе часто приходится прибегать не к коренной переделке природы сорта, а к улучшению отдельных ценных его качеств или признаков. В этих случаях возникает вопрос об исходных формах, уже уклонившихся в нужном нам направлении. Но так как в природных условиях не всегда могут оказаться в на-



Рис. 1. Рожь „Саратовская I“
после перезимовки;
широкорядный посев с окучиванием,
К—корневище

личии желаемые формы, то в этих случаях метод расшатывания наследственной основы возделываемых сортов ржи может оказаться весьма эффективным путем для достижения поставленной цели. Исследования акад. Т. Д. Лысенко (1948), академиков А. А. Авакяна (1948), П. П. Лукьяненко (1948), ученых С. А. Филипченко и Н. А. Шеломова (1946), Т. Я. Зарубайло и М. М. Кислюк (1948) показали, что изменением условий прохождения стадии яровизации у злаков можно получить не только направленные изменения, но и ряд новых форм, морфологически отличных от исходного сорта.

Как показали наши исследования (Радченко, 1949; С. И. Радченко и Ф. Д. Сказкин, 1949), применение июньских сроков сева озимых злаков и окучивания приводит к более глубоким изменениям наследственной основы растений, сопровождающимся полиморфной изменчивостью кустов и колосьев и образованием корневищ (рис. 1).

В настоящей работе мы приводим данные о характере этой изменчивости и результаты опытов по наследованию признаков колоса измененных форм.

МЕТОДИКА ОПЫТОВ

В 1946—1948 гг., в целях получения корневищ у озимых злаков методом расшатывания наследственной основы, мы произвели необычный для озимых культур июньский (2, 7 и 15.VI) сев неяровизированными семенами озимой ржи: «Вятка», «РДС» и «Саратовская I». Сев был проведен широкорядный (42, 55 и 60 см), а в дальнейшем применено окучивание (8.VII и подокучивание 15.VII и весной на следующий год жизни растений). Для изучения и усиления факторов изменчивости опытных растений в необычных условиях культуры, мы применили также скашивание растений в год посева в один (20.VII 1946 г.) и в два срока (20.VII и 20.VIII 1946 г.). При этом изучалось также влияние уплотнения широкорядных посевов озимых культур вико-овсяной смесью на изменчивость ржи. В этом случае окучивание производилось после уборки сена и отрастания рядков озими.

Опыты проводились в совхозе им. Петрорайсовета Ленинградской области.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Сравнительно-биологическая характеристика сортов ржи

При июньском посеве основные свойства и признаки изменчивости озимых, как показали наши наблюдения, проявляются на втором году их жизни, но определяются в значительной мере условиями первого года культуры. С точки зрения мичуринского учения так и следовало

ожидать, так как при весенне-летнем посеве проростки озимых из неаровизированных семян попадают в условия внешней среды, не свойственные их предкам в естественных условиях, обитания, ни им самим в условиях культуры. Ясно, что эти условия не могут не сказаться на химизме растения и стадийных процессах, при которых происходит изменение наследственной основы.

Для опытов были взяты сорта, выведенные для разных географических и климатических условий. Так, сорт «Вятка» был взят для опытов как местный стандартный сорт ржи; сорт «РДС» — хороший сорт, но чувствительный к вымоканию, поэтому районирован в западных районах Белоруссии; сорт «Саратовская I» достаточно зимостойкий и засухоустойчивый, выведенный для юго-востока. Поведение этих сортов в первый год жизни в условиях наших опытов показано в табл. I.

Таблица I

Сравнительная характеристика по некоторым морфологическим признакам и реакции озимых сортов ржи на внешние условия при июньском ширококородном посеве
(Оп. 1946 г., первый год жизни растений)

Дата наблюдения	Условия погоды и признаки оценки состояния растения	Порядок занимаемого места (от лучшего к худшему)		
		I	II	III
20.VII 1946 г.	1. До дождей и первого скашивания По общему состоянию	„Сарат.“	„РДС“	„Вятка“
23.VII 1946 г.	2. После скашивания (20.VII) По интенсивности отрастания	„	„	„
6.VIII 1946 г.	3. После дождей (22, 23 и 28.VII) По общему состоянию и окраске листьев По кущению	„РДС“ „Сарат.“	„Сарат.“ „РДС“	„
23.VIII 1946 г.	4. После второго скашивания (20.VIII) По общему состоянию и окраске листьев	„	„	„
21.IV 1947 г.	5. После перезимовки По общему состоянию	„	„	„

Из этих данных следует, что в засушливый 1946 г. лучше всего чувствовал себя сорт «Саратовская I», а затем «РДС». Саратовская рожь отличалась сравнительной равномерностью и достаточной интенсивностью ростовых процессов в течение вегетационного периода.

Особенно же «вялым» в реакции на внешние условия оказался местный сорт «Вятка».

Таким образом, условия июньского срока посева в засушливое лето оказались наиболее благоприятными как по влажности, так и по температуре для более засухоустойчивого сорта Саратовской ржи.

На основании этой реакции мы пришли к выводу, что «пассивность» сорта Вятка в условиях наших опытов объясняется слишком высокой, непривычной для данного сорта температурой лета на данном этапе онтогенетического развития растений. Это также подтверждается и тем, что только к осени (т. е. при пониженной температуре) можно было наблюдать заметное позеленение кустов и более интенсивный рост листьев. Кроме того, в 1947 г., отличавшемся в Ленинградской области достаточно высокой влажностью воздуха и почвы, при более позднем летнем посеве — 15 июня, мы наблюдали в начале кущения растений «Вятки» повреждение шведской мухой. Одновременно с этим растения подвергались заболеваниям ржавчиной и мучнистой росой и, в конце концов, в значительном проценте погибали. В то же время посевы сортов «РДС» и Саратовской ржи развивались значительно лучше.

Установлено также, что наибольший процент растений в репродуктивном состоянии (т. е. прошедших стадийное развитие в первый год жизни при июньском сроке посева) наблюдался у того же саратовского сорта, что видно из данных табл. 2.

Таблица 2

Интенсивность стрелкования сортов ржи в первый год жизни при июньском сроке посева 1946 г. (без окучивания)

Наименования сортов и условия культуры	Число стеблей на 100 кв. м посева	
	широкорядный посев 55—60 см	междурядие 42 см—уплотнение вико-овсяной смесью
„Саратовская I“		
Не скошено	105	—
Скошено один раз (20.VII)	44	34
„ „ „ (20.VIII)	91	0
„ „ дважды (20.VII и 20.VIII)	22	0
„Р Д С“		
Не скошено	15	—
Скошено	0	—
„В я т к а“		
Не скошено	8	—
Скошено	0	—

Наблюдения над интенсивностью роста и развития опытных растений на второй год их жизни показали также, что формообразовательные процессы у Саратовской ржи заканчиваются раньше, чем у других сортов. Сорт «Вятка» позже всех приступает к колошению, причем последние фазы (рост междоузлий соломы, выколашивание и созревание семян) наступают поздно, но протекают чрезвычайно интенсивно. Поэ-

тому онтогенез растений «Вятки» заканчивается почти одновременно с остальными сортами.

Эти данные позволяют сделать вывод, что у исследуемых сортов скорость роста и развития в условиях наших опытов коррелируют и находятся в прямой зависимости.

С другой стороны, при июньском сроке посева ржи, на основании сравнительных наблюдений над поведением сортов (по интенсивности отрастания, по реакции на температуру и т. д.), можно судить о длительности стадии яровизации у данного сорта, а также о скорости ее прохождения. Но интенсивность процессов роста и развития зависит от скорости биохимических реакций, обусловленных, в свою очередь, качеством ферментативного комплекса, создаваемого в процессе вегетации в зависимости от наследственной природы растения, внешних условий и питания. Отсюда мы должны сделать заключение, что если речь идет о стадии яровизации вегетирующего растения, то ее продолжительность у одного и того же сорта может значительно колебаться в зависимости от условий культуры. Так, в наших опытах растения тех же сортов, высеянных раньше (2.VI вместо 7.VI 1946 г.), но на меньшем расстоянии междурядий (42 см вместо 55—60 см) и уплотненных 3 рядками вико-овсяной смеси и, таким образом, развивавшихся при менее благоприятных условиях питания, стрелковали на первом году жизни лишь единичными экземплярами, причем исключительно по краям деланки, т. е. при более благоприятных условиях воздушного питания (табл. 2).

Таким образом, можно утверждать, что при всех условиях, неблагоприятных для питания, или при повышенной температуре (например, для «Вятки» при июньском посеве) подавляются не только ростовые и формообразовательные процессы, но и стадийное развитие растений. В наших опытах это подтверждается и тем, что сорт «Вятка» в условиях Ленинградской области является при обычных сроках посева более зимостойким, чем «Саратовская I», однако при июньском посеве «Вятка» перенесла зиму 1946—1947 г. хуже, чем «Саратовская I» (табл. 1).

Все это позволяет сделать вывод, что в скорости прохождения стадии яровизации растениями озимых злаков в вегетативном состоянии, а также в зимостойкости их имеет существенное значение не только температура и унаследованная продолжительность стадии яровизации, но и предшествующие условия вегетационного периода, в которых росло и развивалось данное растение, в частности, его питание.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЖИ ПРИ ИЮНЬСКОМ СРОКЕ ПОСЕВА

Июньский срок посева озимых злаков ведет к гибели зимой особей с короткой стадией яровизации или частично прошедших ее до наступления зимы и, таким образом, к отбору более зимостойких форм. Однако наши наблюдения показали, что у достаточно раскустившихся с осени семей ржи часто имеют место случаи гибели зимой лишь части куста, обычно более развитой в стадийном отношении. Это явление подтверждает правильность учения акад. Т. Д. Лысенко (1948) о локальном характере процесса яровизации, протекающей в каждой точке роста в зависимости от времени ее заложения и условий развития.

Далее. Так как при июньском широкорядном посеве с применением окучивания образуются корневища, то этот способ агротехники дает возможность получить к моменту ухода озимых под зиму растения (в кусте) с разной ростовой и стадийной развитостью.

В зависимости от характера зимы, могут сохраняться от вымерзания или менее развитые части куста, или кусты в целом. При менее благо-

приятной зимовке посевы могут сохраниться за счет корневища. Таким образом обеспечивается большая сохранность посевов при неблагоприятных зимах. В течение осени, зимы и весны стадийные различия точек роста куста ржи выравниваются, в результате чего сроки созревания стеблей в кусте в общем не растягиваются. Однако разнокачественность отдельных кустов и точек роста в них, обусловленная предшествующими условиями роста и развития, находит свое выражение на второй год жизни в виде изменчивости растений, представленной в табл. 3.

Таблица 3

Типы изменчивости сортов ржи на второй год жизни при июньском сроке посева

Условное обознач. типов	Характеристика изменчивости	У какого сорта
А	Куст высокий, слабозеленой окраски, средней высоты и плотности, сравнительно выровненный по росту и развитию, соломина толстая, колос укороченный и широкий у основания	„Вятка“, „Саратовская I“, „РДС“
Б	Самый высокий тип куста, крупный, но не очень плотный, вверху развилит, очень выровненный, зеленой окраски, колос нормальной величины и формы	„Вятка“, „Саратовская I“, „РДС“
В	Куст средний по высоте и плотности, с весьма толстыми стеблями яркосизой окраски, с редкими широкими и относительно короткими листьями, отходящими от стебля почти под прямым углом Куст не выровнен по росту и развитию. Колос крупный	Преимущественно у „Саратовской I“
Г	Куст невыровненный, у большинства стеблей колос длинный и пониклый, интенсивно сизая окраска, отдельные стебли толстые, куст сравнительно рыхлый	„Вятка“ и „Саратовская I“
Д	Куст средней высоты, очень крупный и плотный, хорошо выровнен по росту и развитию, но позднеспелый	„Саратовская I“
Е	Куст очень невыровненный по высоте, колос от 3 до 10 см, стебли тонкие, куст рыхлый, но крупный	„Вятка“, „РДС“
Ж	Очень мелкий, невыровненный куст, колос мелкий (2—5 см)	„Вятка“

Из данных этой таблицы следует, что все подопытные сорта ржи изменяются в общем однотипно, при этом различия наблюдаются не только между кустами одного и того же сорта, но и в пределах одной семьи (рис. 2, 3, 4).

Касаясь только различий между колосьями, можно отметить, что они, например, у сорта «Вятка» проявляются в форме и величине колоса. в числе колосков в нем, в структуре колоса и т. д. (рис. 2). У сорта «РДС» при июньском посеве изменения в колосе, по сравнению с осенним сроком сева растений, проявляются в форме колоса за счет трехрядности и особенно усиления остистости колоса (рис. 3).

Причиной полиморфной изменчивости как в пределах сорта, так и семьи является разная степень расшатанности наследственной основы организмов под влиянием необычных условий выращивания растений

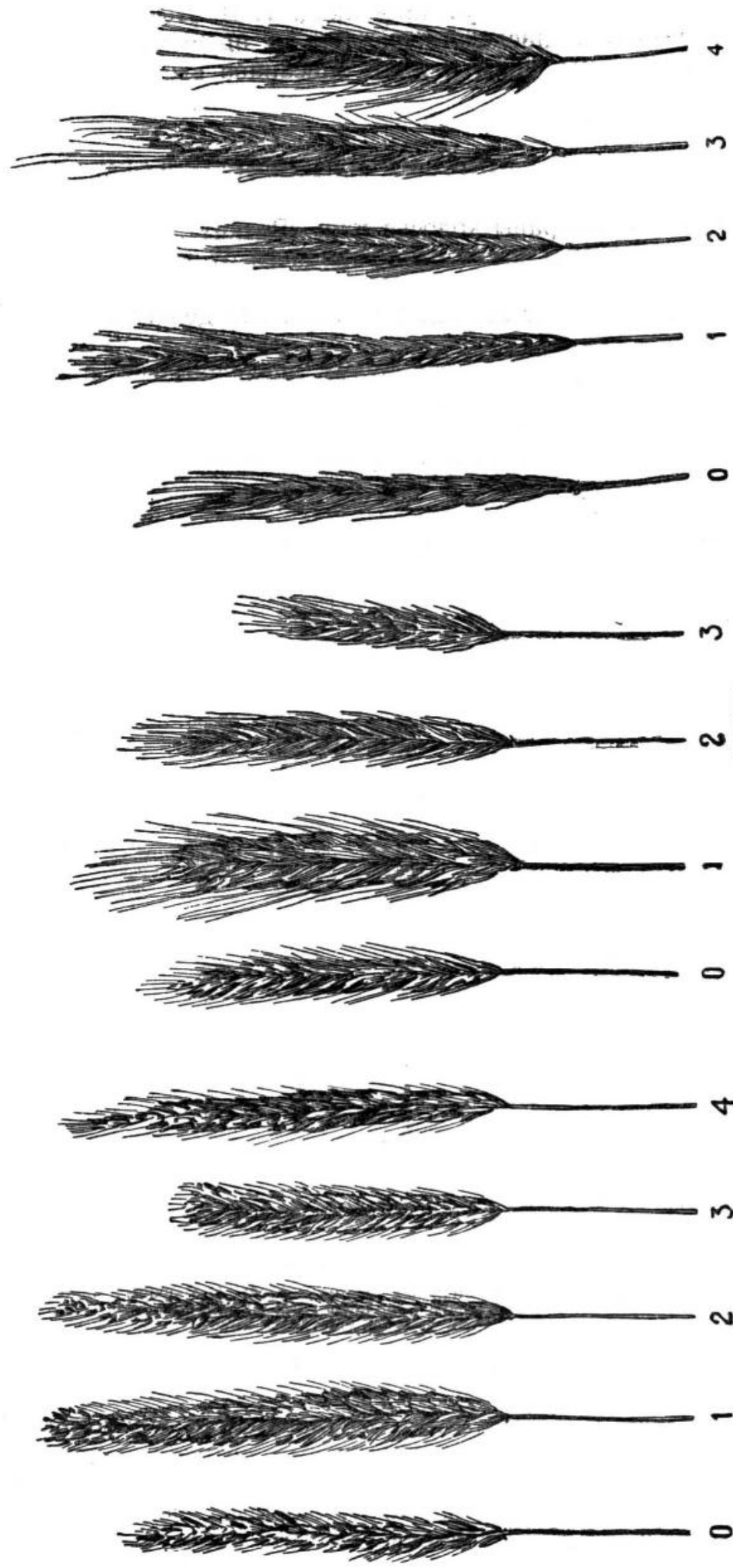


Рис. 2. Рожь „Вятка“:

0— колос контрольных растений (осенний рядовой посев); 1—4— изменчивость колоса в пределах крупного куста июньского широкорядного посева с окучиванием

Рис. 3. Рожь „РДС“:

0— колос контрольных растений; 1—3— изменчивость формы и остистости колоса небольшого куста июньского широкорядного посева с окучиванием

Рис. 4. Рожь „Саратовская 1“:

0— колос контрольных растений; 1—4— изменчивость формы и величины колоса при июньском широкорядном посеве с окучиванием

в наших опытах. В соответствии с учением акад. Т. Д. Лысенко (1948), организмы с расшатанной наследственностью в процессе стадийного развития подвергались изменениям и дали описанное выше разнообразие форм.

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ КОЛОСА У ИЗМЕНЕННЫХ ФОРМ РЖИ

Осенью 1947 г. были отобраны колосья ржи «Вятки» и «РДС» июньского посева 1946 г., наиболее резко отклонившиеся от типовых признаков сорта. Признаки этих колосьев описаны во второй графе табл. 4. Семена их были высеяны в тот же год на отдельные делянки обычным рядовым способом.

Ставилась задача, проследить, как будут наследоваться признаки каждого колоса во втором поколении.

После уборки урожая 1948 г. был произведен морфологический анализ колосьев, представленный в табл. 4 (графа 3) и на рис. 5 и 6.

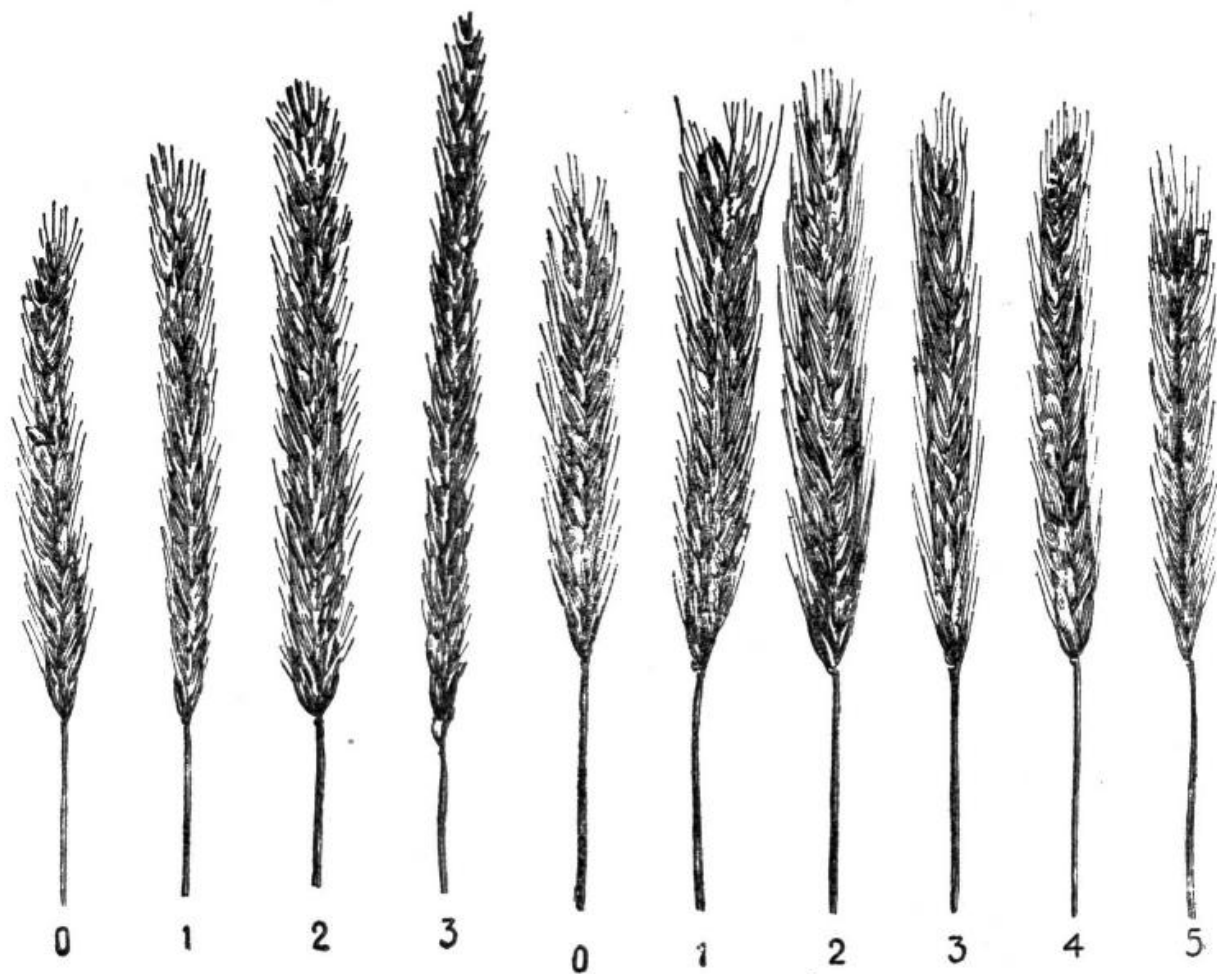


Рис. 5. Рожь „Вятка“:

0—типичная форма колоса; 1—3—форма колосьев второго поколения (1948 г.) изменившихся растений при июньском широкорядном посеве с окучиванием в 1946 г.

Рис. 6. Рожь „РДС“:

0—типичная форма колоса; 1—5—форма колосьев второго поколения (1948 г.) изменившихся растений при июньском посеве с окучиванием в 1946 г.

Из данных табл. 3 и 4 следует, что у каждого сорта и у отдельных измененных форм его нет абсолютно устойчивых признаков, типичных для данного сорта. Вместе с тем намечается у каждого из них определенная группа признаков колоса, более устойчивых, чем остальные. Для облегчения анализа, на основании данных табл. 4, составлена табл. 5. Она показывает, что форма, окраска и остистость колоса яв-

Таблица 4

Морфологическая характеристика колоса некоторых изменившихся форм ржи и их наследования

№ новых форм	Характерные признаки колоса новой (I генерация) формы, полученной при весеннем широкорядном посеве в 1946 г. с применением окучивания (урож. 1947 г.)	Степень унаследования признаков колосьев II генерацией. Урожай 1948 г. (осенний посев в 1947 г. обычным способом)
1. [Сорт „Вятка“		
1	Колос призматической формы, зеленоватой окраски, пониклый, короткий — 10 см, плотность высокая — 82, по середине длины трехрядный. Ости короткие и средние, зерно среднее	Колос призматической формы, зеленоватой окраски, длина — 11 — 12 см, плотность высокая — 50, слабая трехрядность, третий (средний) ряд без зерна, ости короткие и средние; на верхушке зерно крупное
2	Колос призматической формы, остист, наполовину трехрядный, средней длины — 9,5 см, рыхловат на вид, но плотность высокая — 61, зерно крупное.	Колос призматической формы, остист, резко выражена трехрядность, но часть колосков 3-го ряда пустая, длина — 13 см, рыхловат на вид, но плотность высокая — 61. Зерно крупное
3	Длинноконусовидной формы, двухрядный, с частой череззерницей, зерно и колос белые, почти безостый по всей длине. Длина колоса — 11,6 см, ширина — 0,9 см. Плотность высокая — 41. Зерно крупное	Длинноконусовидной формы, двухрядный, встречается череззерница, колос белый, почти безостый (особенно основание и верхушка). Длина колоса — 15 см, ширина — 0,8 — 0,9 см, верхушка рыхловата, плотность — 60. До половины длины трехрядный, но 3-й ряд почти пустой. Зерно среднее
2. Сорт „РДС“		
1	Колос длинный — 12,3 см, остроконусовидной формы; больше $\frac{2}{3}$ длины трехрядный; слабая остистость, верхушка без остей; ширина колоса на половине длины — 1,9 см; плотность колоса — 51	Длина колоса — 11,5 см, призматической формы, больше $\frac{2}{3}$ длины — трехрядный, но в 3-м ряду колоски образовались лишь частично; основание и верхушка безостые, остальная часть достаточно остистая. Ширина колоса — 0,9 см. Плотность — 51
2	Типичный призматической формы колос с квадратным поперечным сечением, с зеленоватой окраской чешуи двухрядный, средняя остистость, длина колоса 9,7 см, ширина 1,8, плотность — 71, зерно крупное	Колос конусовидной формы с зеленоватой окраской чешуи, резко выражена трехрядность, но образовавшихся семян мало; достаточно остист, особенно в верхней половине, внешне кажется достаточно рыхлым. Длина колоса — 12 см, ширина 1,4 см
3	Колос длинный — 12 см, рыхлый на вид, крупноостист, верхушка со слабыми остями; двухрядный, вверху почти однорядный, квадратный, ширина 0,8 см, зерна длинные — 1 см, плотность — 47	Колос длинный — 11 см, плотный на вид, ости крупные, но верхушка с короткими остями, много колосков 3-го ряда, но недоразвитые; квадратной формы. Ширина — 1 см, зерна крупные, длиной до 1 см, плотность — 56
4	Колос призматической формы, тонкий, поэтому кажется очень длинным — 12 см; белой окраски у основания и вверху без остей, по середине небольшая остистость; верхушка без зерна; ширина колоса — 0,6 см, зерна мелкие, плотность — 58	Колос призматической формы, слабые ости по середине и отсутствуют внизу и на верхушке, длина колоса — 11,5 см, ширина — 0,9 см, зерно среднее, белое, имеется череззерница, плотность — 60
5	Короткий и очень плотный колос, длина — 4,2 см, ширина — 0,9 см, кверху расширен, поэтому кажется тупым. Сверху колоса ости крупные, внизу — слабые. Зерно среднее, плотность — 62	Колос почти цилиндрической формы, длина — 10,5 см, ширина — 0,9 см, слабая остистость, верхушка имеет более крупные ости; зерно среднее, плотность — 53

Таблица 5

Наследуемые и варьирующие признаки колоса измененных форм разных сортов ржи

№ форм	Какие признаки повторяются у потомков	Варьируют
Сорт „Вятка“		
1	Форма колоса, окраска колоса, трехрядность колоса, остистость	Длина колоса, плотность колоса (от 82 до 50), крупность зерна (от среднего до крупного) Длина колоса (от 9,5 до 13 см)
2	Форма колоса, остистость, трехрядность колоса, рыхлость колоса, плотность колоса (по зерну) — 61 — 61. Крупность зерна	
3	Форма колоса, двухрядность колоса, череззерница, цвет колоса и зерна, остистость, ширина колоса	Длина колоса (от 11,6 до 15 см), плотность колоса (от 41 до 60), крупность зерна (от крупного до среднего)
Сорт „РДС“		
1	Форма колоса, трехрядность колоса, остистость, плотность колоса (51 — 51)	Длина колоса (от 12,3 до 11,5 см) ширина колоса (от 1,9 до 0,9 см)
2	Окраска колоса, остистость, ширина колоса	Форма колоса, число рядов колосков, длина колоса (от 9 до 12 см)
3	Форма колоса, остистость колоса, крупность зерна	Морфологическая плотность колоса, число рядов колосков в колосе, плотность колоса (от 47 до 56)
4	Форма колоса, окраска колоса и зерна, остистость, череззерница	Крупность зерна (от мелкого до среднего)
5	Ширина колоса, остистость колоса, крупность зерна	Форма колоса, длина колоса, плотность колоса

ляются наиболее наследственно устойчивыми (т. е. наилучше наследуются потомками) признаками ржи. Вместе с тем нельзя не отметить, что форма колоса (табл. 5) у сорта «РДС» является менее устойчивым признаком, чем у «Вятки», так как она попадает у отдельных изменившихся форм «РДС» в графу варьирующих признаков. Остистость же и окраска колоса являются достаточно устойчивыми признаками и у «РДС» и наследуются довольно хорошо. Тем не менее наблюдения и данные табл. 4 показывают, что у более остистых сортов «РДС» и «Саратовская I» (рис. 3 и 4), чем «Вятка» (рис. 2), при изменчивости их в первый год жизни в условиях необычной культуры, принятой в наших опытах, остистость усиливается, а у менее остистого сорта «Вятка» она часто деградирует. При наследовании же этого признака потомками измененных форм наблюдается также большая устойчивость (наследование) остистости у более остистых сортов, чем у «Вятки».

Если признать, что форма колоса определяется числом колосков в колосе и цветков в колосках и их расположением на оси колоса, наконец, что она является у культурных злаков филогенетически более молодым признаком (результатом воспитания), чем, например, ости-

стость (как в прошлом приспособительный признак), то нельзя не прийти к выводу, что филогенетически более молодые признаки наследуются слабее, чем старые. В то же время если обратимся к табл. 4 (графа 2) и рис. 2, 3 и 4, то заметим, что изменчивость формы и величины колосьев в первом поколении (т. е. у исходных форм) была более глубокая, чем остистость тех же форм. Больше того, у слабо остистого сорта «Вятка» (рис. 2) величина остей и их плотность почти одинаковы у всех экземпляров, при глубоком их различии в форме и величине колосьев. Таким образом, мы можем сделать вывод, что при определенных условиях воспитания глубокие изменения породных качеств организмов происходят за счет филогенетически более молодых, но уже наследственно установившихся свойств и признаков. Филогенетически же старые признаки меньше подвергаются изменениям и лучше наследуются, но при определенных условиях культуры способны недоразвиваться или слабо проявляться.

Из данных табл. 5 также следует, что наиболее варьирующими признаками являются длина и плотность колоса, а также крупность зерна. Длина, плотность и ширина колоса, а отсюда и его форма зависят от числа колосков в колосе. По данным Г. В. Заблуда (3), число колосков в колосе, в свою очередь, зависит от темпов прохождения световой стадии. Чем медленнее проходит она, тем продолжительнее фаза формирования колосковых бугорков и тем больше формируется колосков в колосе. Отсюда понятно, почему эти признаки колоса являются столь варьирующими. Вместе с тем важно отметить, что такой достаточно устойчивый сортовой признак, как форма колоса, определяется в конечном счете весьма неустойчивыми признаками — числом колосков в колосе и т. д., зависящими от внешних условий среды и питания растения. Эта закономерность нам кажется весьма важной, так как она дает основание считать, что через наименее устойчивые признаки и свойства организма, т. е. резко реагирующие на изменение условий существования и воспитание, можно не только повышать урожай, но и влиять на наследственную основу растения. Такой вывод согласуется с мичуринским учением, в частности, с мнением акад. А. А. Авакяна (1), что «наследственная природа растения создается путем нарастания превращений тела организма в результате ассимиляции им определенных внешних условий в процессе индивидуального развития, а не предопределяется нацело и окончательно в начальных клетках неизменными веществами, носителями наследственности, получаемыми потомками от своих родителей, как это считают морганисты».

ВЫВОДЫ

1. Летние (июньские) широкорядные посевы озимой ржи с последующим окучиванием могут применяться в целях селекции для расширения наследственной основы и получения новых исходных форм.

2. В условиях наших опытов сорта ржи «Вятка», «Саратовская I» и «РДС» изменялись, примерно, однотипно, но резкие морфологические различия наблюдались не только между отдельными группами кустов, но и в пределах одной семьи.

3. У разных сортов одни и те же признаки (например, форма колоса и др.) изменяются в разной степени.

4. При летних посевах озимых сортов ржи усиливается остистость и опушенность колоса.

5. При необычных условиях культуры ржи (например, при июньских широкорядных посевах с окучиванием), более глубоким и многообраз-

ным изменениям подвергаются наследственно наиболее устойчивые сортовые признаки (форма и окраска куста и колоса и др.), что связано с расшатыванием наследственной основы организма.

6. Филогенетически более молодые признаки сорта (форма куста, форма и величина колоса и др.), в культурных условиях подвергаются более глубоким изменениям и прогрессируют сильнее, чем филогенетические старые (остистость, окраска и др.).

7. Наиболее устойчивыми признаками колоса у разных сортов ржи при наследовании оказались: форма, остистость и окраска; наиболее варьирующими: длина и плотность колоса, а также крупность зерна.

8. Наши опыты по наследованию потомками признаков колоса ранее измененных форм ржи показали, что через наименее устойчивые признаки и свойства растений (т. е. резко реагирующие на условия воспитания) осуществляется не только повышение урожая, но и формирование новой наследственной основы организма, что является, видимо, общим законом природы.

ЛИТЕРАТУРА

А в а к я н А. А., Некоторые вопросы индивидуального развития растений, *Агробиология*, № 2, 1948.

А в а к я н А. А., Наследование приобретаемых организмами свойств, *Агробиология*, № 6, 1948.

З а б л у д а Г. В., Влияние условий роста и развития на морфогенез и продуктивность хлебных злаков, *Агробиология*, № 1, 1948.

З а р у б а й л о Т. Я. и К и с л ю к М. М., Условия прохождения стадии яровизации как фактор наследственной изменчивости, *Агробиология*, № 3, 1948.

Л ы с е н к о Т. Д., *Агробиология*, Сельхозгиз, 1948.

Л у к ь я н е н к о П. П., Изменение природы сортов озимой и яровой пшеницы путем изменения условий прохождения стадии яровизации, *Агробиология*, № 2, 1948.

Р а д ч е н к о С. И., Новое в морфогенезе озимых злаков, *Тр. ин-та физиологии раст. им. К. А. Тимирязева*, т. VI, вып. 2, 1949.

Р а д ч е н к о С. И. и С к а з к и н Ф. Д., Новое в биологии озимых злаков, *Лен. гос. пед. ин-т им. Герцена*, Учен. зап., т. 82, 1949.

Ф и л и п ч е н к о С. А. и Ш е л о м о в а Н. А., О единстве разных форм расшатанной наследственности, *Агробиология*, № 1, 1946.

ЦИТОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ *USTILAGO TRITICI* (PERS.) JENS. В ЗЕРНОВКЕ ПШЕНИЦЫ И *IN VITRO*¹

(К ранней диагностике пыльной головки в зерновке пшеницы)

В. А. ЯБЛОКОВА

ВВЕДЕНИЕ

Заболевание пшеницы пыльной головней значительно снижает урожай этой ведущей зерновой культуры сельского хозяйства нашей страны.

Хорошо известно, что возбудителем пыльной головней пшеницы является паразитный гриб *Ustilago tritici* (Pers.) Jens.

Распыливание спор гриба в природе происходит обычно в период цветения пшеницы. Попадая на рыльце пестика пшеничного цветка, они прорастают, образуя гифы, проникающие через столбик в развивающуюся завязь. Продвижение мицелия пыльной головней в тканях зерна происходит во время его налива и начальной фазы созревания пшеницы. С наступлением обезвоживания зерна рост мицелия постепенно прекращается, и гриб впадает в анабиотическое состояние, в котором он находится до тех пор, пока зерно пшеницы не будет увлажнено и не начнет прорастать. В растущих растениях мицелий пыльной головней

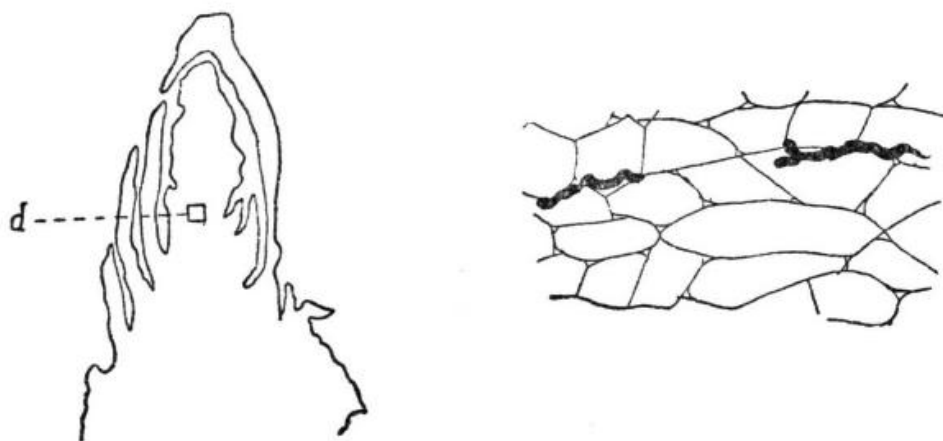


Рис. 1. Микроскопический препарат формирующегося колоса пораженного растения. Фаза развития растения 2—3-й лист. Возраст 13—14 н. (Увел. в 53 раза). Рис. 1-а Деталь к схематическому рис. 1: ткань колоса с нитями гриба (по Сабуровой).

¹ Краткое изложение диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук на тему „К ранней диагностике *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. в зерне пшеницы“. Защищена в 1944 г.

продвигается в осевых органах вместе с ростом тканей конуса нарастания эпикотилия стебля пшеницы. Он проникает в бугорки будущих колосков, закладывающихся в конусе нарастания, и к моменту цветения полностью уничтожает генеративные органы пшеницы (рис. 1—4а).



Рис. 2. Микроскопический препарат верхней части формирующегося колоса пораженного растения. Фаза развития растений — 2-й узел. Возраст 21—22 дня. (Увел. в 53 раза). Рис. 2-а. Деталь к схематическому рис. 2: ткань колоса с отдельными кусочками мицелия с небольшими скоплениями его. (Увел. в 526 раз) (по Сабуровой)

Такие растения не цветут, урожая не дают, а на месте зерна у них образуются большие скопления черной, сильно пачкающей пыли — хламидоспор пыльной головки, служащей источником инфекции для непораженных растений.

В практике единственным критерием жизнеспособности паразита в зерне и является проявление заболевания лишь в фазу цветения в форме пылящих бесплодных колосьев. В тех случаях, когда мицелий не успевает проникнуть в ткани закладывающихся колосков, растение остается непораженным, образуя нормальные колосья.

Ряд условий определяет глубину залегания и мощность развития мицелия пыльной головки в зерне пшеницы; здесь можно указать на время попадания спор на рыльце, метеорологические условия в период

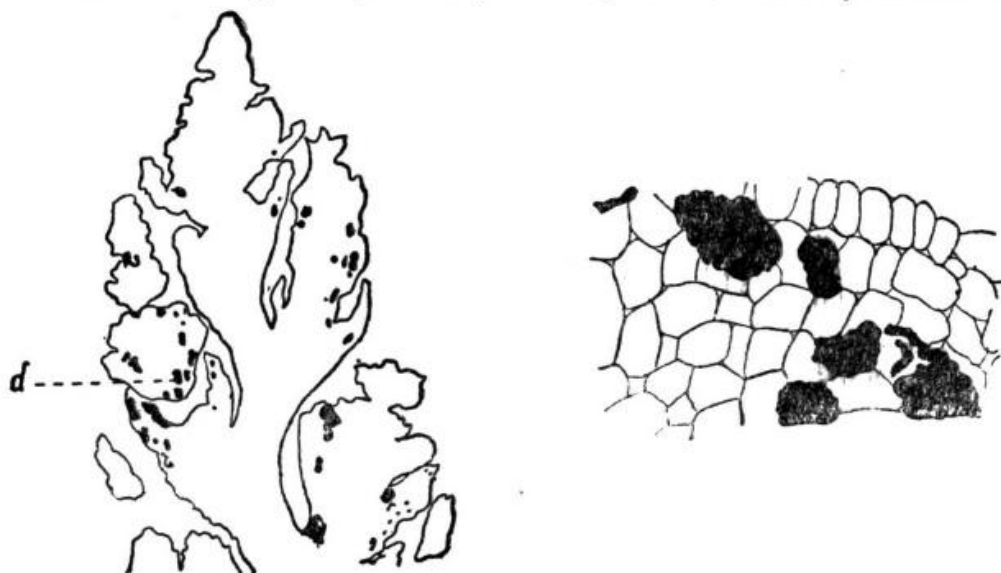


Рис. 3. Микроскопический препарат верхней части формирующегося колоса пораженного растения. Фаза развития растения — 3-й узел. Возраст 26—27 дней. Черными пятнами, расположенными на краях залагающихся колосков, обозначены скопления мицелия. (Увел. в 53 раза). Рис. 3-а. Деталь к схематическому рис. 3: ткань колоса с большими скоплениями мицелия. (Увел. в 526 раз) (по Сабуровой)

цветения и созревания, сортовые различия пшеницы и биологические особенности возбудителя заболевания.

С. Т. Бубенцов (1940) выяснил, что в устойчивых сортах наблюдается поверхностное распространение мицелия. В восприимчивых же—мицелий внедряется в щиток и центральную часть зародыша.



Рис. 4. Микроскопический препарат верхней части формирующегося колоса пораженного растения. Фаза развития растений—4-й узел. Возраст 30 дней. Черными пятнами обозначены скопления хламидоспор. (Увел. в 53 раза). Рис. 4-а. Деталь к схематическому рис. 4: отдельные хламидоспоры и скопление их. (Увел. в 526 раз) (по Сабуровой)

С. С. Скворцовым (1941) пересадкой зародышей была выяснена неравноценность мицелия, проникшего в различные участки зерна для последующего развития заболевания. Мицелий пыльной головни, находящийся в плодовой оболочке зерна и в периферических частях эндосперма, очевидно, не успевает достигнуть формирующегося колоса, и такое растение оказывается непораженным.

Общепринятым способом борьбы с пыльной головней у нас является влажная термическая обработка зерна. Заключается этот способ в том, что зерно выдерживается в воде с температурой 30°C в продолжение четырех часов, а затем при температуре воды в 52°C зерно выдерживается 8 мин. или при температуре воды в 53°C 7 мин.

Однако новейшие исследования советских ученых показывают, что этот метод нуждается в уточнении длительности экспозиции и дозировок температуры применительно к сортам и климатическим зонам репродукции пшениц СССР (Бубенцов, 1940). Это обстоятельство, а также другие работы, развернувшиеся за последние годы по химическому методу борьбы с пыльной головней, побудили нас попытаться найти критерий для суждения о жизненном состоянии мицелия пыльной головни в зерне пшеницы при непосредственном лабораторном микроскопическом контроле над паразитом в ткани растения-хозяина.

За последние годы было предложено несколько различных методов для диагностики инфекции пыльной головни пшеницы. Наилучшим из них является определение пораженности по конусу нарастания при сокращенном сроке выращивания испытуемого растения (Сабурова, 1937) за 1½ декады до колосения.

Способ обнаружения мицелия пыльной головни в зерне пшеницы посредством мета-динитро-бензола (по Штернбергу и Скрыпниковой,

1937) пригоден для экспертизы на зараженность непрогретого зерна, но отсутствие показателей для мертвого мицелия применение его несколько ограничивает¹.

Биологический метод С. Т. Бубенцова (1937) слишком кропотлив, длителен и не специфичен для пыльной головни.

Самым надежным методом определения зараженности зерна пыльной головней является анатомический метод (Брефельд, 1905; Ключникова, 1928; Бубенцов, 1941), который позволяет установить характер и глубину залегания мицелия в зерне. Но этот способ абсолютно не пригоден для оценки жизнеспособности гриба. Поэтому в своем исследовании мы вынуждены были сочетать анатомический метод с методом цитофизиологическим.

ИССЛЕДОВАНИЕ СПОР И МИЦЕЛИЯ *USTILAGO TRITICI* (PERS.) JENS. В ТЕМНОМ ПОЛЕ

Первым этапом работы явилось ультрамикроскопическое исследование живого и мертвого мицелия *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. *in vitro*.

Отправным моментом для ультрамикроскопического исследования послужило утверждение целого ряда авторов, изучавших как растительные (Гайдуков, 1910; Бекерель, 1935; Гиермон, 1930, 1932; Прайс, 1914), так и животные объекты (Макаров, 1935), что в отраженном свете ультрамикроскопа цитоплазма живой клетки оптически пуста, невидима, черна, между тем как включения содержимого протоплазмы такой клетки ярко светятся отраженным светом и находятся в состоянии непрерывного броуновского движения. При отмирании протоплазмы клетки, в момент ее коагуляции, цитоплазма становится оптически видимой, беловатой, слабо опалесцирующей массой, и прекращается движение зернистых включений протоплазмы.

Создавая темное поле, с помощью кардиоида-конденсора, мы смогли заметить различия у цитоплазмы клеток в норме и цитоплазмы мертвых клеток, спор и мицелия *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. в поле зрения ультрамикроскопа (Яблокова, 1937). Было выявлено, что цитоплазма живых клеток и этого паразита *in vitro* оптически пуста; на ее фоне были видны сияющие микрозомы, то большей то меньшей величины, находившиеся на наших препаратах в состоянии непрерывного броуновского движения (рис. 5).

¹ Попытки отделить зараженное пыльной головней зерно пшеницы от здорового по физическим признакам, как то по удельному весу (Залесский и Васюта, 1933), по матовости зерна (Фиалковская и Страхов, 1934) не оправдали себя, а потому не получили широкого применения.

По нашим же собственным экспериментальным данным матовость зерна пшеницы определяется присутствием в оболочках пшеничного зерна грибки совершенно другого грибка, а именно: *Cladosporium*. Присутствие этого грибка очень легко было обнаружить даже макроскопически на непрогретом зерне пшеницы, обработанном в течение 1 часа на свету 1% раствором AgNO_3 . Матовость зерна определяется за счет впадин в оболочках на месте локализации внутри них, округлых стромовидных образований мицелия этого гриба, который чернеет от серебра диффузно по всей плазме его клеток, давая макроскопически черные крапинки на поверхности зерна. В прогретом зерне подобным способом этот гриб не обнаруживается, ввиду того, что тогда не наблюдается почернения его от импрегнации серебром. Обработка непрогретого зерна хлористым золотом по аналогии с азотнокислым серебром также выявляет присутствие упомянутого грибка (*Cladosporium*).

В плазме же других сапрофитных грибков, населяющих оболочки зерна пшеницы, наблюдалось образование серебряных гранул при прочих равных условиях непрогретого зерна. Мицелий же пыльной головни в плодовых оболочках зерна пшеницы от AgNO_3 не чернеет, не образует серебряных гранул, а остается бесцветным.

В очень упитанных клетках (например, в некоторых живых хламидоспорах *Tilletia tritici* W.) оптически пустого пространства в цитоплазме можно и не увидеть из-за обилия микрозом, но тем не менее

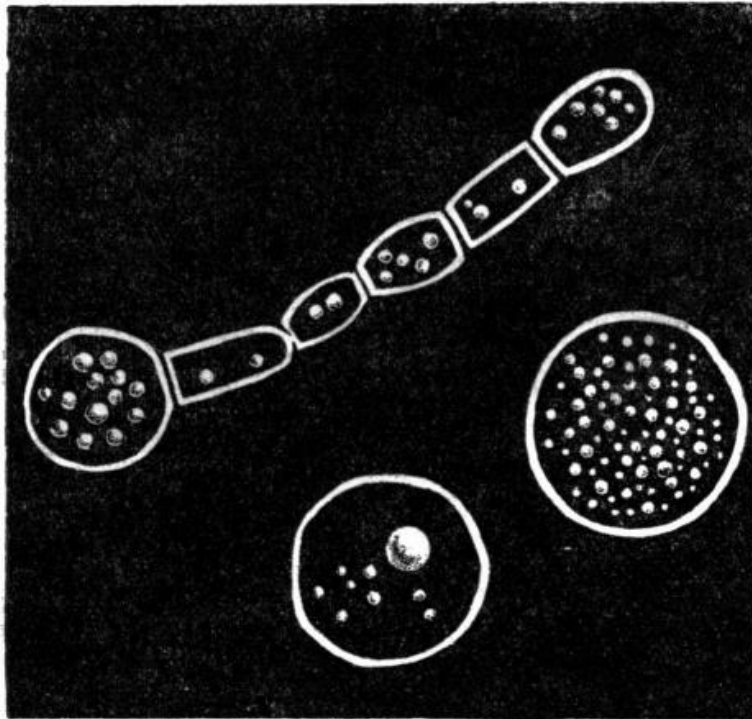


Рис. 5. Мицелий чистой культуры и споры гриба *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. в темном поле зрения в физиологически нормальных условиях, цитоплазма клеток невидима, оптически пуста. Микрозомы (находящиеся в движении) и оболочки клеток ярко светятся (ориг.). Об. 7 и окуляр $\times 25$

и в данном случае, при наблюдениях в темном поле, видно непрерывное броуновское движение этих включений. Аналогичные ультрамикроскопические картины прижизненных явлений удалось видеть, помимо клеток гиф мицелия и спор *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. и спор *Tilletia tritici* W. у спор *Fusarium graminearum*, *Fusarium bucharicum* Jacz и гиф мицелия *Fusarium graminearum*. Движение частиц в живых клетках можно видеть и в проходящем свете светлого поля зрения микроскопа.

После отмирания протоплазмы, под влиянием высоких температур или фиксатора в темном поле зрения наблюдается прекращение движения частиц, характерное для живых клеток пыльной головки. Протоплазма из оптически пустой при отмирании клетки превращалась в оптически видимую, слабо опалесцирующую массу (рис. 6).

При рассмотрении срезов инфицированного зерна пшеницы пыльной головней в темном поле было обнаружено неудобство этого метода для исследования зерна. В данном случае сильно светятся отраженным светом целлюлозные оболочки ткани растения-хозяина и содержимое его клеток при глубоком залегании паразита. В частности, например, в щитке зародыша по соседству с тканью эндосперма, клетки которого плотно набиты запасными питательными веществами (крахмал, белок), получалось очень сильное засвечивание поля зрения ультрамикроскопа, что и затрудняло наблюдение за самим паразитом. В плодовой оболочке зерна пшеницы, клетки которой совершенно лишены содержимого, этот мицелий виден очень хорошо в темном поле (как и в светлом поле даже без всякой окраски) с оптически пустой цитоплазмой и зернистыми

включениями, однако, находящимися в полном покое, что свидетельствует о повышенной вязкости цитоплазмы этих клеток. Прекращение броунирования клеточных включений при известных физиологических состояниях (спорообразование) описывает также Прайс (1914).

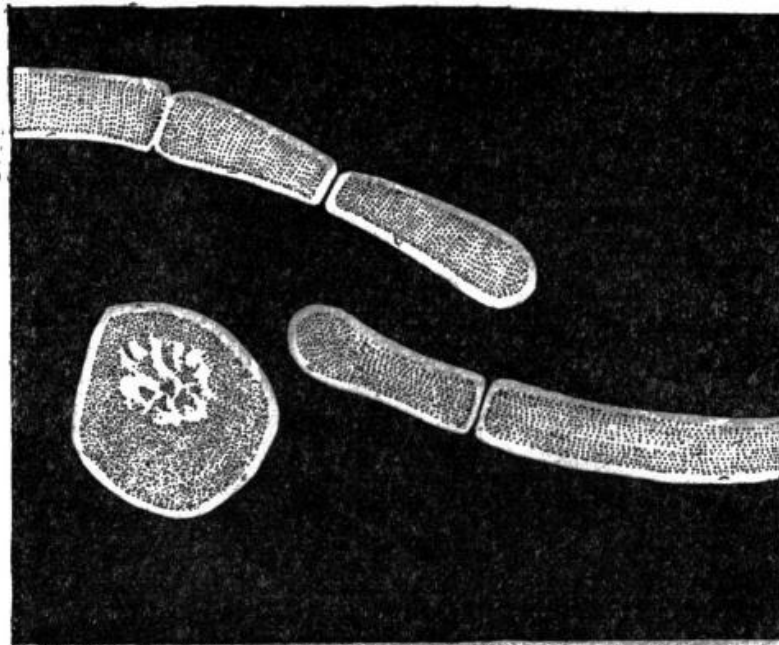


Рис. 6. Мицелий чистой культуры гриба и споры *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. убитые высокой температурой. Протоплазма видима в форме беловатой массы (ориг.)

Ультрамикроскопическое строение грибницы паразита, локализирующегося в плодовой оболочке (при изучении ее в плоскости) прогретого зерна, не отличается от строения паразита оболочек непрогретого зерна. В обоих случаях протоплазма клеток паразита была оптически пуста, с неподвижными включениями. Эти наблюдения говорят о том, что при влажном прогревании зерна паразит погибает не сразу.

В настоящем исследовании ориентироваться только на этот мицелий было невозможно. Как уже упоминалось, поверхностно залегающий мицелий не принимает никакого участия в проявлении заболевания, так как он не успевает проникнуть в формирующийся колос, и растение остается непораженным.

Однако при условии дальнейшей разработки ультрамикроскопического метода можно получить очень ценный по тонкости и скорости способ распознавания живой и мертвой протоплазмы в клетках того или иного гриба и, в частности, пыльной головни, в условиях чистой культуры. Об этом говорят уже полученные нами предварительные данные.

При этом совершенно исключается необходимость применения красителей, а также пересева и проращивания спор для определения их всхожести. Требуется лишь капля свежей воды или физиологического раствора на предметном стекле, в которую и погружается исследуемый объект. Для этого исследования у микроскопа обычный конденсор заменяется кардиодом или параболоидом-конденсором. Кроме того, при наблюдении исследуемого объекта в темном поле рекомендуется устранять покровные стекла, чтобы не создались условия экспериментального анаэробноза, могущего вызвать паранекроз.

В дальнейшем мы перешли к изучению паразита с помощью витальных красок.

МЕТОД ВИТАЛЬНОЙ ОКРАСКИ ПРИ ОПРЕДЕЛЕНИИ ЖИЗНЕННОСТИ СПОР И МИЦЕЛИЯ *USTILAGO TRITICIS* (PERS.) JENS. IN VITRO

Как известно при обработке клетки раствором витальной краски она сначала диффузно окрашивает всю протоплазму, оставляя ядро совершенно неокрашенным. После этой первой стадии слабой диффузной окраски в протоплазме начинают появляться ярко окрашенные гранулы. Вся краска конденсируется в них и плазма становится совершенно бесцветной (Насонов, 1930, 1934; Насонов и Александров, 1934, 1937, 1940).

При выполнении этой работы, была проведена прижизненная окраска клеток мицелия пыльной головки пшеницы (Яблокова, 1936), взятого из чистой культуры. Мы применяли 0,002%-ный свежеприготовленный раствор нейтральрота в водопроводной воде. В каплю этого состава на предметном стекле помещался маленький кусочек культуры гриба, выращенного на картофеле. Затем он расправлялся при помощи тонких препаровальных игл. По прошествии 10—20 мин. в протоплазме живых клеток мицелия можно было наблюдать образование ярко окрашенных в красный цвет гранул (рис. 7).

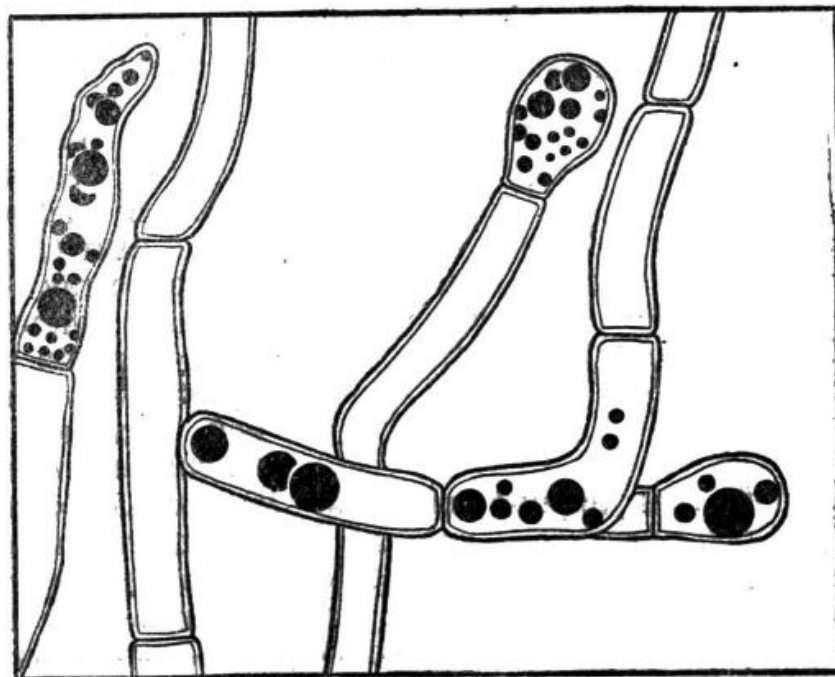


Рис. 7. Мицелий чистой культуры гриба *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. окрашенный 0,003% раствором нейтральрота и находящийся в физиологически нормальных условиях. Краска концентрируется в виде ярко окрашенных гранул. Объектив 7 и окулярх 25 (ориг.)

У этого же гриба, выращенного на других средах (картофельный агар с 3%-ной глюкозой, пивное сусло), образование окрашенных гранул в протоплазме живых клеток наблюдается несколько позднее. Это можно объяснить более угнетенным состоянием клеток мицелия, находящегося в анаэробных условиях жидкой среды (пивное сусло).

Помещенный аналогичным образом в тот же раствор нейтральрота (0,002%) мицелий чистой культуры гриба, убитый предварительно высокой температурой, гранул не образовывал и не окрашивался. Гриб гибнет при 55°C и выше.

Мицелий, прогретый в течение 7 мин. при 53°C или 8 мин. при 52°C, давал гранулы при обработке его нейтральрот в чистой культуре, а в темном поле протоплазма его была оптически пуста, и движение

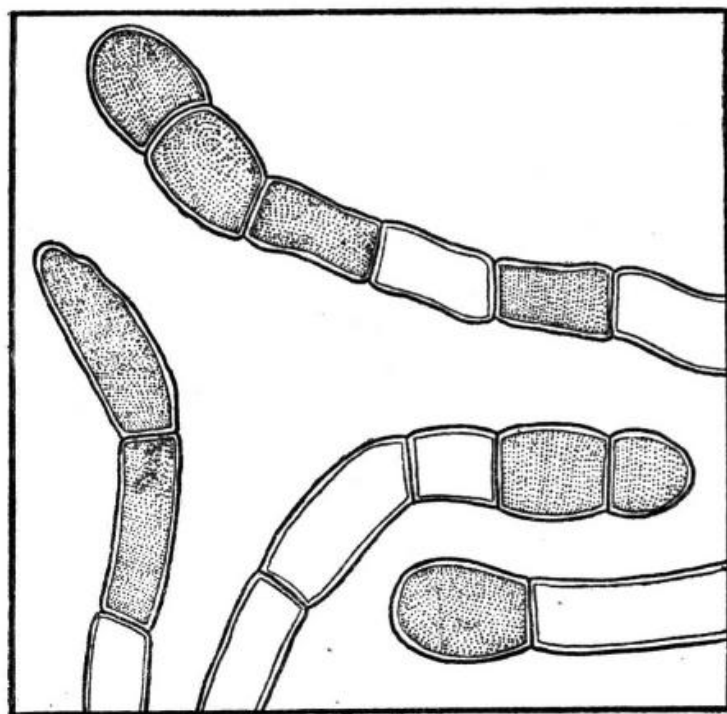


Рис. 8. Мицелий чистой культуры гриба *Ustilago tritici*, убитый высокой температурой и окрашенный 0,003% раствором нейтральрот. Клетки мицелия гранул не образуют, а красятся диффузно. Клетки же, лишенные протоплазматического содержимого, как у живого, так и у мертвого мицелия, остаются бесцветными (ориг.)

зернистых включений не прекращалось. Кардинальными же точками для роста мицелия, по Хербергу, являются: +6°C минимальная; 24—30° оптимальная и 30—34°C максимальная. Прогревание мицелия в чистой культуре при 55°C в течение 1—5 мин. приводит к гибели мицелия (Скворцов, 1938).

При окрашивании мицелия чистой культуры пыльной головни 0,003% раствором краски в протоплазме живых клеток, конденсируются гранулы красного цвета (через 3—5 мин.), протоплазма же мертвых клеток красится диффузно в розовый цвет (рис. 8).

Точно так же хламидоспоры в чистой культуре живого гриба и споры, полученные с больных пыльной головней растений пшеницы, давали реакцию прижизненной гранулярной окраски. У последних при погружении их в каплю раствора краски на предметном стекле (не больше, чем через полчаса) можно наблюдать появление окрашенных гранул. Таким образом было выяснено, что прижизненная окраска посредством нейтральрот сможет дать возможность определять жизнеспособность спор и мицелия пыльной головни помимо пересевов и проращивания. В частности, для спор пыльной головни хорошие результаты по прижизненной окраске были получены при концентрациях нейтральрот от 0,002 до 0,05% при окраске в течение 15—45 мин.

Такому же испытанию был подвергнут *Fusarium bucharicum* Jacz.— возбудитель типичного увядания хлопчатника. Споры девятидневной культуры гриба, полученные на картофельном агаре, были подвергнуты упомянутой окраске. В результате, в его спорах наблюдалось характерное образование окрашенных гранул, тогда как клетки убитых спор гранул не образовывали.

Прекрасные результаты прижизненной окраски у всех упомянутых грибов были получены также посредством того же нейтральрот (0,003%; 0,002%) в растворах различных концентраций сахарозы в дистиллированной воде (2, 10, 20, 30% норм. и двух норм.) и KNO_3 (5%). Начиная с концентрации 0,002%-ного раствора нейтральрот в 30%-ной сахарозе и выше через непродолжительный срок можно было наблюдать наступление плазмолиза в живых клетках. О нем можно было судить по сбли-

жению гранул в живых клетках уже при сравнительно небольших увеличениях микроскопа.

Из других красок, давших аналогичные положительные результаты по прижизненному окрашиванию клеток гиф мицелия пыльной головки пшеницы, следует отметить азур-эозин по Гимза. Из раствора (продажного) этой краски готовились 1—5% и 10%-ные растворы в дистиллированной воде. Со всеми из этих концентраций удалось получить характерную прижизненную реакцию (гранулы) для клеток гиф мицелия и диффузное окрашивание протоплазмы мертвых клеток в течение $1/2$ — $1\frac{1}{2}$ час. на предметном стекле. Наилучшие результаты были получены при окрашивании в 3—5%-ных концентрациях, при которых удалось наблюдать сохранение синих гранул на следующий день.

Нами был прослежен механизм прижизненного накопления нейтральрот в форме гранул у клеток чистой культуры пыльной головки пшеницы. Интересно отметить, что образование гранул у данного объекта исследования происходило заново. Прокрашивания предшествующих зернистых включений, так четко видимых в темном поле зрения ультрамикроскопа, не наблюдалось. Процесс образования этих гранул протекал так: на фоне диффузной окраски сначала появляются мельчайшие, ярко окрашенные крупинки, которые потом на глазах быстро увеличиваются в размерах, а плазма обесцвечивается. Этот характер отмешивания нейтральрот в виде гранул, такой типичный для образования гранул у животных клеток, не исключен и для растительных клеток. Этими данными подтверждаются основные положения теории паранекроза Д. Н. Насонова (1932) на растительных клетках.

Испытание некоторых растворов нейтральрот в дистиллированной воде (0,01%; 0,002%) и в растворе сахарозы (нормальном и двунормальном при 0,04%-ной концентрации краски) на искусственно зараженном пыльной головней зерне пшеницы (Альбосар) давало возможность только в единичных случаях получить типичную реакцию клетки в норме у мицелия локализовавшегося в плодовых оболочках зерна пшеницы и то только на зерне свежего урожая пшеницы. В первом случае гранулообразование наступило через 15 мин.; в последнем — через 3 часа. Таким образом, гранулообразование, типичное для клеток, находящихся в нормальных условиях, нами было получено в виде исключения у паразита в ткани растения-хозяина и то только при его поверхностном залегании. А потому, прежде чем перейти к экспериментальному получению гранулообразования у паразита в зерне, мы вынуждены были выяснить причины, препятствующие этой реакции, что и рассмотрено в следующей главе.

О ПРИЖИЗНЕННОЙ ОКРАСКЕ МИЦЕЛИЯ ПЫЛЬНОЙ ГОЛОВНИ В ЗЕРНОВКЕ ПШЕНИЦЫ

Обычный нормальный тип распределения красок в живой клетке, как упомянуто выше, характеризуется гранулообразованием¹.

¹ Я не останавливаюсь на исключениях, как, например, на факультативных анаэробах, для которых нормой является анаэробное состояние. В нормальной для них анаэробной среде их ядра окрашиваются прижизненно. Однако это свойство теряется при перенесении их в аэрированную воду.

У паразитных же инфузорий, у которых в нормальных для них анаэробных условиях ядра окрашиваются прижизненно, последние не теряют этого свойства при доступе воздуха (Насонов, 1932). Также исключением (с внешней стороны) из общего правила прижизненной (гранулярной) реакции будут картины окраски в клетке, полученные П. В. Макаровым (1934) под влиянием отравления цианидами, при котором не происходит прекращения гранулообразования и не наблюдаются окрашивания ядер, хотя клетка и находится на пути к смерти.

Однако было установлено, что отсутствие гранулообразования и наличие диффузной окраски ядра и цитоплазмы не во всех случаях может служить критерием смерти клетки (Александров, 1932; Макаров, 1935; Насонов, 1930, 1932, 1934; Насонов и Александров, 1934, 1940). Д. Н. Насонов и его ученики при работе с витальными основными красками доказали возможность прижизненной окраски ядра и цитоплазмы и паралич гранулообразования в протоплазме клеток и при недостатке кислорода, удушье при экспериментальном ацидозе, гипотонии, повышенной температуре и др., т. е. при так называемом паранекрозе (Насонов, 1932; Насонов и Александров, 1940). Состояние паранекроза вполне обратимо; В. Я. Александров (1932), вызывая экспериментальный анаэробиз в живых клетках, получил прижизненную (диффузную) окраску протоплазмы и ядра. При перенесении же в аэрированную воду краска снова выходит из ядра и цитоплазмы и конденсируется в гранулах. Наблюдая процесс перехода от ядерного типа окраски к гранулярному, В. Г. Александров (1932) заметил быструю перемену тона нейтральрот, который, как известно, является индикатором. Упомянутый автор наблюдал при удушье сдвиг активной реакции протоплазмы в кислую сторону (от рН 7,0—7,2 до рН 6,0—6,2).

Переходя к изложению результатов нашего исследования по прижизненной окраске на мицелии пыльной головни в набухшем зерне пшеницы, следует отметить, что прижизненной окраски, сопровождающейся гранулообразованием, как правило, нами не наблюдалось (Яблокова, 1940). Клетки мицелия оставались бесцветными. Не наблюдалось ни гранулообразования, типичного для нормы, ни диффузного окрашивания, характерного для паранекротического состояния. Тем не менее, судя по 100%-ному проявлению пыльной головни во время колошения растений пшеницы, выращенных из искусственно зараженных индивидуальным методом семян пшеницы (Альбосар), сомнения о жизнеспособности гриба в зерне не возникло.

Как известно, концентрация водородных ионов играет существенную роль при прижизненной окраске (Альбах, 1929; Бёте, 1932; Роде, 1917; Макаров, 1935; Штругер, 1936). Последний наблюдал, что в клетках эпидермиса *Allium* сера, помещенных в кислый раствор нейтральрот, приготовленный на дистиллированной воде с рН 5,0, краска скоплась только на оболочках.

При употреблении краски, приготовленной на водопроводной воде с рН 7,5, окрашивались только вакуоли, недостаток кислорода действовал на распределение нейтральрот в клетке аналогично подкислению среды.

Поэтому нами было произведено определение внутриклеточного рН по методу Смолл (1927).

Для этой цели мы брали зерно пшеницы Альбосар, искусственно зараженное пыльной головней. Зерно намачивалось при комнатной температуре 26°C в течение 2 час. в нейтральной воде. Нейтральная вода готовилась следующим образом: к обыкновенной водопроводной воде, имеющей слабокислую реакцию в наших условиях, прибавлялось несколько капель фенол-рот (0,02% в 70%-ном спирте) и затем по каплям прибавлялся 0,1 N раствор NaOH, пока индикатор не потеряет желтую окраску. Появление розового оттенка должно быть опять уничтожено путем прибавления водопроводной воды: фенол-рот при рН ниже 7 бывает желтый, выше 7 — красный, а в нейтральном пункте — почти бесцветный. Зерно, вымоченное в нейтральной воде, разрезалось вдоль зародыша бритвой на тонкие срезы. Кроме того, с семян сдира-

лись плодовые оболочки. Наблюдения над мицелием в них удобны тем, что он находится в клетках, лишенных содержимого, и поэтому клетки грибка могут быть узнаны и без окраски.

Оболочки, предварительно сполоснутые в нейтральной воде, помещались в каплю раствора индикатора и оставлялись на ночь (по Смолл) или на четверть часа и затем тщательно промывались нейтральной водой и рассматривались под микроскопом. Срезы же, предварительно тщательно промытые нейтральной водой, для удаления содержимого поврежденных остатков клеток помещались в каплю раствора индикатора на 1 сек., а затем очень хорошо промывались нейтральной водой и рассматривались под микроскопом. При окрашивании посредством 0,04% бромфенол-блау (в 10%-ном спирту) протоплазма клеток гиф мицелия окрашивается диффузно в синий цвет. Бромфенол-блау при рН среды больше 4 имеет темносиний цвет, при рН меньше 3,4 — желтый. Окрашивание протоплазмы в синий цвет говорит о том, что в данном случае внутриклеточное рН ее больше 4. Такую же окраску имеет и мицелий в оболочках зерна пшеницы, обработанного влажным термическим способом (4 часа при 30°C и 7 мин. при 53°C).

Из других индикаторов шкалы Смолл испытывались бромтимол-блау и бромкрезол-пурпур (0,04%-ный раствор в 10%-ном спирту). От бромтимол-блау протоплазма клеток гиф мицелия в плодовых оболочках окрашивается в желтый цвет, указывающий на то, что рН плазмы внутри клетки меньше 6. Аналогичная картина была получена и для протоплазмы клеток гиф мицелия пыльной головки в зерне пшеницы, обработанном влажным термическим способом.

От бромкрезол-пурпур протоплазма клеток гиф мицелия зерна, обработанного и не обработанного термическим способом, окрашивается в желтый цвет; следовательно, внутриклеточное рН ее меньше 5,8.

Таким образом, применяя методику определения внутриклеточно рН, мы имели возможность получить прижизненную окраску протоплазмы клеток мицелия пыльной головки в зерне пшеницы. Утверждение, что рекомендуемые для этих целей индикаторы проникают в клетку прижизненно, было подтверждено работой Вальтера и Лилиенштерн (1934).

Метод Смолл (1927) дает возможность определить внутриклеточное рН с точностью до 0,4%. Но так как мы не располагали промежуточными индикаторами шкалы упомянутого автора в районе рН 4,0—5,8, то и не имели возможности определить рН этим методом в более узких пределах, чем 4,0—5,8 и установить различие в рН для мицелия в зерне, обработанном и необработанным термическим способом.

Зерно, прогретое в воде стандартным способом (4 часа при 30°C и 8 мин. при 52°C или 7 мин. при 53°C), являлось вариантом исследования с мертвым паразитом, так как до сего времени существовало убеждение, что паразит убивается в зерне, обработанном этим способом.

Уже из упомянутого понятно, почему нами не было получено положительной реакции клеток мицелия с нейтральрот (в непрогретом зерне), сопровождающейся гранулообразованием, как это имело место для культуры вне ткани. Мы видим, что мицелий в этом зерне имеет кислую реакцию, рН плазмы которого ниже 5,8, и, следовательно, он не находится в физиологической норме.

Эти результаты нашего исследования как нельзя лучше координируются с работами физиологов, утверждающих, что *Ustilago tritici* является аэробным организмом. С. С. Скворцов (1938) установил на чистой культуре гриба, что бескислородная среда прекращает его рост, ввиду чего в набухающем зерне, при недостатке кислорода, мицелий гриба дол-

жен испытывать известное угнетение, так как этот грибок, согласно данным Сарториса, не способен сбрасывать сахара и использовать кислород углеводов; однако решающим фактором обеззараживания зерна при анаэробном методе борьбы с пыльной головней, по мнению С. С. Скворцова, является ядовитое действие углекислоты, накапливающейся в значительных количествах за счет дыхания семян. Отсутствие окрашивания плазмы мицелия в зерне основной краской нейтральрот может быть результатом низкого значения рН (меньшим 5,8) плазмы паразита в анаэробных условиях зерна, а также отчасти за счет вредного действия накапливающейся углекислоты в набухающем зерне. Как известно, с повышением концентрации водородных ионов окрашиваемость белков основными красителями падает (Пишингер, 1926)¹. В некоторых сравнительно редких случаях наблюдается обесцвечивание окрашенной протоплазмы даже после наступления смерти. Такую картину, например, наблюдали Пржемицкий (1897) и Ниренштейн (1920) на инфузориях. Ниренштейн объясняет это явление посмертным накоплением кислоты².

При испытании метода окрашивания посредством гипосульфитвейса³ (Роскин, 1937) на изучаемом нами объекте мы предварительно намачивали семена пшеницы в 5%-ном растворе глюкозы в течение 3—5 час. при 30°C. Затем производились продольные срезы зерна, которые выдерживались в капле гипосульфитвейса на предметном стекле, первоначально без покрывания покровным стеклом. Гифы мицелия окрашивались через непродолжительный срок (5 мин.) от гипосульфитвейс-метиленблау, гипосульфитвейс-тионина и от комбинированного гипосульфитвейс-тионин-азура I. Картины же, полученные при окрашивании мицелия зерна, обработанного термическим способом, не дали различий по сравнению с мицелием непрогретого зерна.

Надо полагать, что окрашивание гипосульфитвейсом сможет оказать услугу в качестве метода суправитального окрашивания для быстрого обнаружения грибницы при экспертизе на зараженность.

Попутно можно отметить, что столбчатый эпителий щитка зародыша пшеницы, который является поглотительной тканью зародыша, может послужить классическим объектом для быстрого получения дифференцированного полихромного окрашивания гипосульфитвейсом на нефиксированном материале.

От 0,006%-ного раствора гипосульфитвейс-тионина протоплазма указанных клеток сразу же окрашивается в розовый цвет, ядра — в бледно-синий цвет и ядрышки — в фиолетовый. Таким образом достигается трехцветная дифференцированная окраска содержимого клетки.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ПОЛУЧЕНИЕ ОКРАСКИ, ТИПИЧНОЙ ДЛЯ АЭРОБНЫХ КЛЕТОК МИЦЕЛИЯ ПЫЛЬНОЙ ГОЛОВНИ В ЗЕРНЕ ПШЕНИЦЫ

Из предыдущих наших исследований в аспекте распознавания живого и убитого мицелия пыльной головни (1936, 1937, 1939, 1940, 1944) и разобранных в предыдущих главах, становятся очевидными следующие

¹ Цитировано по Д. Н. Насонову и В. Я. Александрову (1940).

² Там же.

³ Гипосульфитвейс приготовлялся следующим образом: к 0,01% (и другие концентрации) раствору краски приливалось 2,5 куб. см 1/10n Na₂S₂O₃ и 4 куб. см 1/10n HCl до объема 100 куб. см всей смеси, которая тщательно перемешивалась и выставлялась в темноту, где она и обесцвечивалась через 1/2—3/4 часа. После этого она годна для употребления.

факты. Во-первых, мицелий пыльной головни при обработке его витальными красками (нейтральрот, азуэрэозин по Гимза) окрашивается в соответствии с установленным ранее другими авторами характером распределения витальных красок преимущественно на животных объектах (инфузории, эпителий кишечника лягушки и др). Протоплазма клеток мицелия *in vitro* окрашивается диффузно. У клеток, находящихся в физиологически нормальных условиях, после первоначальной слабой диффузной окраски, она обесцвечивается, и наблюдается усиленное скопление краски в форме ярко окрашенных гранул, образующихся заново. У клеток мицелия, находящегося в тканях зерна, определяется кислая реакция и отсутствует гранулообразование. Это обстоятельство указывает на тот факт, что мицелий в тканях зерна находится в угнетенном состоянии. При изучении упомянутым методом витальной окраски поведения содержимого клетки мицелия пыльной головни в зерне, обработанном влажным термическим способом, различий обнаружить не удалось по сравнению с мицелием непрогретого зерна. Кстати следует отметить, что и здесь, как и при исследовании культуры гриба в чистой культуре, все прижизненные наблюдения над нашими объектами производились без покрывания покровным стеклом, а растворы красок для прижизненного изучения мицелия употреблялись исключительно свежеприготовленными.

Известно, что и рН раствора краски, окружающего живую растительную клетку, существенно влияет на характер ее распределения в клетке. При рН 6,4 в клетках корневых волосков *Trifolium bogotensis*, а в клетках пленок луковицы лука ниже 7,1 краска (нейтральрот) скапливается на оболочках. Между тем, при подщелачивании раствора краски она эвакуируется из оболочки в цитоплазму, а из последней в вакуоли, где и скапливается.

В силу вышеизложенного, мы решили искусственно вызвать реакцию, типичную для нормы клетки у мицелия в ткани зерна.

Для исследования нами было использовано искусственно зараженное пыльной головней набухшее зерно пшеницы Альбосар. При этом зерно бралось обработанное влажным термическим способом и необработанное. Термическая обработка, как и ранее, заключалась в выдерживании зерна пшеницы в течение четырех часов в водопроводной воде при 30°C, а затем в течение 8 мин. при 52°C или 7 мин. при 53°C, после чего оно промывалось холодной водой и высушивалось при комнатной температуре. Затем, по мере надобности, оба варианта оставлялись при комнатной температуре 26°C в чашках Петри в слегка увлажненной фильтровальной бумаге на сутки. Потом производились продольные срезы бритвой через центр зародыша вдоль щели зерна, зажатого в сердцевину бузины, срезы помещались на предметное стекло с нанесенным 0,01 %-ным раствором нейтральрот в дистиллированной воде. Срезы выдерживались в растворе краски 2 мин., а затем промывались в буферной смеси с рН около 8, приготовленной по Зёренсену. После этого становилось видно на срезах, обработанных термическим способом и необработанных, образование ярко окрашенных гранул в клетках разных частей зародыша. Особенно обильное и эффектное гранулообразование с самого начала наблюдалось во всасывающих клетках столбчатого эпителия щитка. Ввиду того, что при этой реакции сама цитоплазма и оболочки клеток остаются бесцветными, не было никакой возможности дифференцировать мицелий от ткани растения-хозяина, вследствие одинаковой реакции их жизнедеятельных клеток и незначительности размера гиф гриба. Можно было только догадываться по аккуратному чередованию гранул в виде цепочки, характерному для гиф мицелия, об его присутствии, но не кон-

статировать его. Таким образом, живая ткань растения-хозяина, реагируя одинаково с грибом на эту реакцию, маскирует его присутствие. У термически обработанного зерна по обильному гранулообразованию можно также констатировать только жизнедеятельность клеток самого зародыша.

Параллельно с этим было испытано действие муравьинокислого натрия и цианистого калия на прижизненную окраску нейтральрот мицелия пыльной головки в зерне пшеницы. Муравьинокислый натр нами был взят потому, что исключительно эффективно стимулирует анаэробный рост. Цианистый калий привлек наше внимание своей специфической способностью устанавливать такое нарушение обмена, при котором не образуется паралича гранулообразования, хотя клетка и находится на пути к смерти (Макаров, 1934). В последних двух опытах срезы быстро обрабатывались на предметном стекле слабыми растворами 0,005% -ным KCN или 0,02% -ным NaHCO_2 , а затем эти растворы заменялись 0,01% -ным раствором нейтральрот и срезы рассматривались под микроскопом. При прочих равных условиях с предыдущим экспериментом картина обильного гранулообразования была аналогичной уже описанному опыту как в зерне, обработанном влажным термическим способом, так и не обработанном, в котором невозможно было обнаружить гиф мицелия пыльной головки.

Ввиду отрицательных результатов исследования в нашем смысле (отсутствие возможности не только различать живой и поврежденный мицелий в зерне, но даже и дифференцировать прижизненно мицелий паразита от ткани растения-хозяина), мы решили прибегнуть к принципиально отличному методу флюоресцентно-микроскопического анализа.

Тем не менее, достигнутые нами с нейтральрот результаты по экспериментальному получению гранулообразования лишней раз указывают на возможность широкого использования этой общебиологической реакции (Насонов и Александров, 1940) для спор и мицелия пыльной головки при изучении паразита вне ткани питающего растения-хозяина.

Использование способа экспериментального получения типичной реакции, соответствующей аэробному состоянию клеток, для диагностики жизненного состояния спор и мицелия паразита вне ткани приобретает существенное значение не только при исследовании его *in vitro*, минуя длительный процесс пересевов и проращивания; оно эффективно также для определения жизнеспособности зародышей набухшей зерновки самой пшеницы.

ФЛЮОРЕСЦЕНТНО-МИКРОСКОПИЧЕСКИЙ СПОСОБ ОБНАРУЖЕНИЯ МИЦЕЛИЯ ПЫЛЬНОЙ ГОЛОВКИ В ПРОГРЕТОМ И НЕПРОГРЕТОМ ЗЕРНЕ ПШЕНИЦЫ¹

Микроскопия люминесценции дает возможность расширить технику прижизненной окраски. Способ данного исследования отличается от обычной витальной окраски, главным образом, тем, что (перед наблюдением) из раствора, окружающего окрашенные клетки, тщательно удаляется флюоресцирующее вещество, так как даже следы его могут помешать своим возбуждением. В зависимости от индивидуальных особенностей исследуемого объекта (наличия или отсутствия у него или у его компонентов собственной флюоресценции), можно использовать первич-

¹ Следует отметить, что облучение нами зерновок пшеницы с поверхности ультрафиолетовыми лучами ртутно-кварцевой лампы не дало результата для диагностики пораженности пыльной головней.

ную (собственная) или же вторичную (вызванная) флюоресценцию, возникающую при обработке объекта флюорохромами.

Было установлено (Доринг, 1935), что флюоресценция клетки эпидермиса чешуи луковицы лука при пропитывании ее флюоресцирующими веществами (вторичная флюоресценция) различна, смотря по тому, идет ли речь о мертвых или живых клетках. Это обстоятельство указывает на то, что в этих случаях способ физико-химического связывания краски различен. В здоровых клетках автор наблюдал яркую флюоресценцию ядра и цитоплазмы при окрашивании флюорохромами в кислом растворе. В поврежденных и убитых клетках наблюдалось изменение цвета флюоресценции и понижение ее интенсивности.

В той же работе было показано на эпидермисах чешуи луковицы лука, что заметное повреждение клеток ультрафиолетовыми лучами дуговой лампы наступает лишь тогда, когда одно и то же место препарата освещается несколько минут. На некоторых эпидермисах наступал перерыв тока плазмы (обратимый) через 8—10 мин. облучения. Во всяком случае раньше, чем через 3—4 мин. никаких повреждений от облучения не получалось, даже на окрашенных в видимом свете, т. е. при окраске 0,001 %-ными растворами эозина в кислой среде; тем более не было повреждений при обработке слабыми концентрациями раствора, при которых окраска плазмы клетки в тех же условиях невидима. Упомянутые выше повреждения наблюдались лишь на клетках непосредственно облучаемой области. Так как обычно препарат при его изучении постоянно передвигается, то на отдельную клетку приходится столь незначительная экспозиция, что автору не приходилось наблюдать повреждающего влияния облучения. Ввиду того, что требуются секунды (по крайней мере, вполне достаточно 30 сек.), чтобы успеть пронаблюдать каждое данное место препарата, до того момента, как начнет сказываться вредное действие ультрафиолетовых лучей, то становится очевидным, что применение этого метода в принципе не исключается.

Учитывая специфические особенности нашего объекта исследования — его ничтожные размеры — для его изучения нами была выбрана такая методика флюоресцентно-микроскопического исследования, при которой у живых клеток флюоресцирует вся плазма, а не одни только вакуоли (Яблокова, 1939, 1944).

Для изучения этим способом мицелия пыльной головни в ткани хозьяина, зерно пшеницы Альбосар, искусственно зараженное пыльной головней, обработанное влажным термическим способом и не обработанное, оставлялось при комнатной температуре или в термостате при 28—30°C во влажной фильтровальной бумаге в чашках Петри на срок от 1 до 6 суток. Так как водопроводная вода слегка флюоресцирует, а дистиллированная вода не имеет этого свойства, увлажнение фильтровальной бумаги производилось дистиллированной водой. Затем бритвой в бузине вдоль щели зерна через центр зародыша производились продольные срезы, которые помещались на предметное стекло в каплю свежеприготовленного 0,005 %-ного раствора эозина (Eosin gelbl., Кальбаум) в 0,1 N KNO₃. В таком виде срезы сохранялись в течение 3 мин., после чего, с некоторыми предосторожностями, дистиллированной водой с них смывалась краска. Затем препараты, первоначально без покровных стекол, рассматривались в ультрафиолетовых лучах флюоресцентного микроскопа. Несмотря на всю явную незначительность размера гиф мицелия пыльной головни при любых увеличениях (объектив $\times 1$ или $\times 3$; окуляр $\times 3$ или 8 микроскопа), мы могли наблюдать весьма отчетливо локализацию мицелия пыльной головни в зародыше прорастающего зерна.

Нужно отметить, что мицелий имел характерную для него слабо извитую форму, подчас с незначительными утолщениями при прохождении им межклетников и на концах гиф, и располагался в виде более или менее удлиненных обрывков или сплетений (рис. 9).

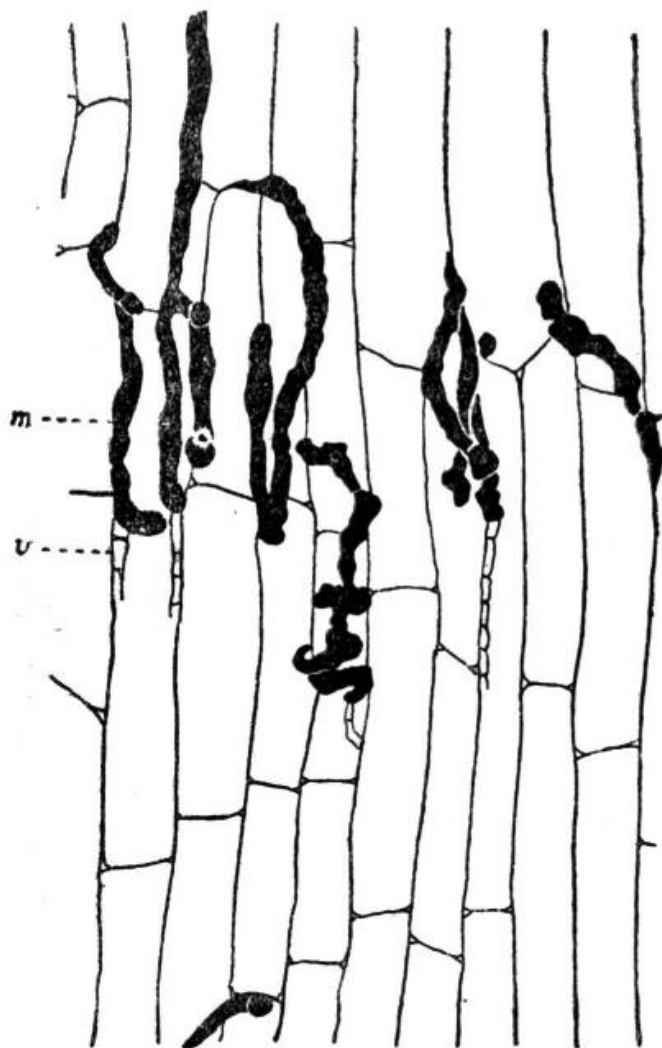


Рис. 9. Мицелий *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. в ткани хозяина—в центральной части продольного среза зародыша шестидневного проростка зерновки пшеницы Альбосар. Грибница—*m*. *v*—отмершие клетки мицелия, лишенные протоплазмы. (ориг.). Об 1/12 масл. имм. Окул. $\times 3$. Все рисунки выполнены рисовальным аппаратом Аббе.

ном случае не ярко, зеленовато-желтоватым цветом, тогда как клейковинный белок эндосперма флюоресцирует яркожелтым цветом.

В мертвых зародышах флюоресценция отсутствует. При обработке их срезов эозином они выглядят лишь окрашенными в грязно-розовый цвет.

Кстати следует заметить, что как данный, так и вышеописанный способы окраски посредством нейтральрот могут быть с успехом использованы для выявления жизнеспособности зародыша при определении всхожести семян, помимо проращивания.

Мицелий же пыльной головки, проникший из щитка в центральную часть почки зародыша, на срезе, обработанном, как было указано выше, эозином, флюоресцирует ярко канареечно-желтым цветом как в оболочках, при исследовании их с поверхности, так и в эпителии щитка. Мицелий же, находившийся в паренхиме щитка зародыша, лишенный протоплазматического содержимого, флюоресцировал голубым цветом за счет голубой флюоресценции оболочек его клеток.

Если рассматривать срезы зерна пшеницы на предметном стекле, в капле воды, без всякой окраски, в ультрафиолетовых лучах флюоресцентного микроскопа, то можно видеть, что из всех тканей зерна только алейроновый слой и щиток зародыша имеют собственную флюоресценцию. Они флюоресцируют голубоватым цветом, тогда как ни эндосперм, ни зародыш (за исключением щитка) не флюоресцируют. Что же касается грибницы пыльной головки, то она тоже не обладает собственной флюоресценцией.

При пропитывании же срезов эозином можно наблюдать возникновение вторичной флюоресценции у зародыша и эндосперма. В первый день набухания зерна наблюдалась голубоватая флюоресценция только оболочек зародыша. Крахмальные же зерна клеток эндосперма не флюоресцируют. Щиток зародыша и алейроновый слой не меняют цвета флюоресценции под влиянием эозина. В последующие же дни прорастания зерна наблюдалась уже тусклая зеленовато-желтоватая флюоресценция почки зародыша. Зародыш флюоресцирует в дан-

Практическое же значение для наших наблюдений преимущественно имел мицелий, проникший в почку зародыша.

Таким образом, отдельные части зерна и даже зародыша с заключенным в нем мицелием гриба, в связи с различием их химического состава, флюоресцируют по-разному. Получаемые в результате флюорохромирования, дифференцированные картины слагаются из собственной флюоресценции и вторичной флюоресценции, компонентов зерна и паразита.

Отличить мицелий пыльной головни от окружающей его ткани зерна при любых увеличениях можно по более яркой флюоресценции и по иному ее цвету. Обычно видна яркожелтая флюоресценция грибницы на фоне неяркой зеленовато-желтоватой флюоресценции почки зародыша.

Аналогичная, яркожелтая флюоресценция мицелия пыльной головни наблюдалась на срезах конуса нарастания стебля пшеницы во все фазы ее вегетации вплоть до пылящего колоса. Эти наблюдения так же, как и вышеописанные, велись на живом материале и в условиях эозинового окрашивания. Однако хламидоспоры пылящего колоса в аналогичных условиях не флюоресцировали.

Учитывая, что глубина залегания мицелия имеет решающее значение для проявления скрытого заболевания растения (Бубенцов, 1940; Скворцов, 1941), в настоящем исследовании по флюоресцентной микроскопии изучение мицелия производилось исключительно при глубоком залегании паразита, т. е. преимущественно в зародыше (в центральной его части, в конусе нарастания и в щитке).

Надо сказать, что в данном случае мы наблюдали на нашем материале, за небольшими исключениями, полное отсутствие мицелия в почке зародыша в первые дни прорастания зерна и, наоборот, разрастание мицелия в центральной части зародыша из щитка, начиная от трехдневных до шести- и семидневных проростков, как обработанного влажным термическим способом зерна (прогрев 8 мин. при 52°), так и необработанного. Таким образом, локализация мицелия в прогретом зерне проростков пшеницы от 1 до 6 дней упомянутых сортов была аналогичной локализации мицелия непрогретого зерна, т. е. мицелия, совсем неповрежденного.

Кроме того, часто наблюдались случаи дезориентации мицелия в проростках прогретого зерна: мицелий вращался не в конус нарастания, а в колеоптиле.

Однако в некоторых случаях можно было видеть уже на трехдневных проростках, что мицелий хотя и вошел, в виде одиночных гиф, в почку прорастающего зародыша (прогрев 7 мин. при 53°), клетки его были совершенно лишены протоплазмы (растворение). Протоплазма сохранилась только в верхушечных клетках, сильно увеличенных по сравнению с контролем, при помощи которых мицелий распространяется вглубь ткани и которая флюоресцировала матово-желтым цветом. На других же проросших зернах в тех же условиях можно было наблюдать, что мицелий, вошедший в почку зародыша, совершенно утратил протоплазму, видна была лишь голубая флюоресценция оболочек его клеток. Между тем, в обоих случаях мицелий, находившийся в эпителии щитка, флюоресцировал матово-желтым цветом и сохранял свою морфологическую специфику, характерную для гиф, находящихся в эпителии щитка и сильно отличающихся от гиф других частей зародыша и зерна своим объемом и упитанностью.

Тот факт, что мицелий пыльной головни в обработанном термическим способом зерне в большинстве случаев разрастался в почке зародыша в первые дни прорастания зерна, как и в необработанном, говорит о том, что он не был убит в результате этой обработки.

Интенсивность же свечения мицелия в зародыше при термической обработке зерна была незначительно слабее, по сравнению с мицелием зерна необработанного, и приобрела слегка более матовый характер.

При испытании воздействия эозина на убитый мицелий пыльной головни в зерне однодневных проростков пшеницы, прогревом при более высокой температуре (до 55°), можно было видеть почти полное угасание флюоресценции в протоплазме гиф с изменением их цвета на беловато-желтовато-розоватый. Эти картины мы можем расценивать как необратимую коагуляцию живого вещества в результате его необратимого паралича, вызванного достаточно сильной дозировкой температурного агента в связи с увлажнением. Упомянутая коагуляция протоплазмы и сопровождалась необратимой гистологической ее фиксацией.

Наличие подобного критерия для необратимой гистологической фиксации (наряду с остальными видами необратимых повреждений) паразита под воздействием того или иного агента или суммы агентов позволит разработать максимально эффективный способ борьбы с пыльной головней. Тем более, если учесть данные А. Г. Троповой (1939), которая наблюдала в отдельных случаях проявление спороносящей пыльной головни на листьях пшеницы, между тем как зерно получалось непораженным. Разрыв между паразитом и хозяином хотя и позволял получить нормальные растения с неповрежденным колосом, однако спороношение на листьях могло служить источником инфекции для соседних растений, принося урон урожаю следующего года.

Из других флюорохромоов был испытан эритрозин и флюоресцеин. При прочих равных условиях с окрашиванием посредством эозина, принципиальных различий в окраске посредством эритрозина не наблюдалось. При употреблении флюоресцеина применялся 0,01%-ный раствор этой краски в 0,1 N KNO_3 . При помощи этого флюоресцирующего вещества также можно было обнаружить грибницу в тканях зерна пшеницы. Но картины, полученные с этим флюорохромом, были менее выразительны, чем с вышеупомянутыми.

При подытоживании результатов наших исследований мы приходим к заключению, что сущность стандартного способа влажной термической обработки заключается в повреждении мицелия в зерне пшеницы, а не в его непосредственной гибели. В этом можно убедиться на нашем материале, проследивая рост мицелия на препаратах зерна от однодневных проростков до пятидневных и дальше.

Мы наблюдали чаще полное отсутствие мицелия в почке зародыша в первые дни прорастания зерна, и, наоборот, проникновение и разрастание мицелия в осевой части зародыша из щитка, начиная с третьего дня от момента посева и дальше как на обработанном влажным термическим способом (4 часа при $30^{\circ}C$ и 8 мин. при 52°) зерне, так и на необработанном. Вместе с тем некоторое, хоть и незначительное, понижение интенсивности флюоресценции, а в особенности, подчас и утрата содержимого клеток гриба убеждает нас в том, что хотя мицелий и растет какое-то очень короткое время на ранних стадиях развития прогретого зерна при соответствующих благоприятных условиях, в дальнейшем быстро отстает в развитии от растения-хозяина. Такой разрыв в росте между паразитом и хозяином и дает в результате полное отсутствие проявления пыльной головни на растениях, выращенных из зерна, обработанного влажным термическим способом.

Этот метод является исключительно актуальным для прижизненной диагностики пораженности пшеницы пыльной головней на любых стадиях и фазах ее вегетации. Большая яркость и контрастность этого метода является решающей для его использования при данном заболевании из-

за ничтожных размеров гребницы паразита. Этот способ совершенно исключает необходимость процесса длительных поисков паразита при малых увеличениях микроскопа, так как дает возможность при любых увеличениях микроскопа сразу же находить очаг инфекции на срезе независимо от его количества. Паразит очень часто на срезе зерновки бывает представлен одиночной гифой диаметром в 2,5—3 микрона или одиночной отмирающей клеткой этой гифы или гифой, лишенной всякого содержимого.

Полученные последним методом результаты говорят о большой его перспективности для целей изучения патологической физиологии клетки как растения-хозяина, так и возбудителя заболевания, в тех случаях, когда остальные микротехнические методы, в силу тех или иных специфических особенностей изучаемых объектов, оказываются непригодными. К тому же при флюоресцентно-микроскопическом контроле абсолютно отпадает надобность применения цитологической техники с ее длительным процессом обработки объекта и препаратов. Указанное обстоятельство значительно ускоряет процесс работы, так как на приготовление препарата с одного зерна затрачивается всего несколько минут. Изжитие же сезонности, связанной с выращиванием растений в поле для диагностики поражения, в работе приводимым здесь методом является одной из наиболее значительных предпосылок для использования и дальнейшего углубления и развития этого метода.

ВЫВОДЫ

В настоящую статью вошли экспериментальные данные по изысканию способа лабораторного контроля состояния паразита *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. в ткани хозяина зерновки пшеницы при разработке эффективных мероприятий по борьбе с упомянутым паразитом.

Нами установлено:

1) Ультрамикроскопический способ может быть полезен для контроля состояния клеток спор и мицелия пыльной головни *in vitro*, минуя посевы и проращивание, ввиду различной степени дисперсности на темном поле протоплазмы нормальных и убитых клеток.

2) Метод витальной окраски также дал положительные результаты для контроля состояния клеток паразита вне ткани зерновки пшеницы за счет различного характера связывания краски протоплазмы нормальных и мертвых клеток.

3) Этот метод при определенных экспериментальных воздействиях оказался весьма эффективным для оценки жизнеспособности самого зародыша набухшей зерновки пшеницы на срезах и непригодным для изучения паразита в ткани зерновки: отсутствовала дифференциация паразита в ткани, вследствие однородной реакции паразита и хозяина на эти воздействия.

4) Метод суправитального окрашивания гопсульфитвейсом пригоден для экспертизы семян на зараженность.

5) Окрашивание рН-индикаторами также пригодно для экспертизы семян на зараженность. Этот метод дал возможность выяснить, что паразит в ткани набухшей зерновки находится в угнетенном состоянии, так как обладает кислой реакцией рН меньше 5,8.

6) Флюоресцентно-микроскопический способ также пригоден для экспертизы семян на зараженность, благодаря различной по цвету флюоресценции (собственной и вторичной) гребницы и ткани хозяина — зародыша пшеницы.

7) Этот метод дает возможность контролировать состояние клеток данного паразита проростка прогретого и непрогретого зерна пшеницы за счет различной интенсивности и различного цвета флюоресценции (вторичной) живых и убитых клеток паразита.

8) Флюоресцентно-микроскопический способ выясняет механизм действия стандартного способа влажной термической обработки зерна на паразита в ткани, заключающегося в необратимом повреждении паразита, но не в непосредственной его смерти. Между действием повреждающего агента и гибелью паразита проходит небольшой латентный период.

9) Флюоресцентно-микроскопический способ дает возможность не быть связанным с вегетационным периодом и отличается исключительной быстротой темпов исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г., *Анатомия растений*, 1937.
- Александров В. Я., Ueber die Bedeutung der Oxydo-Reduktiven Bedingungen für die vitale Färbung u. s. w.—*Protoplasma*, 1932, B. 17, H. 2.
- Александров В. Я., О защитном значении для клетки гранулярного связывания витальных красителей. *Архив анатомии, гистологии и эмбриологии*, 1939, т. XXII, № 1.
- Александров В. Я. и Насонов Д. Н., О причинах коллоидных изменений протоплазмы и увеличения сродства ее к красителям под влиянием повреждающих воздействий. *Архив анатомии, гистологии и эмбриологии*, 1939, т. XXII, № 1.
- Бондарцев А. С., *Болезни культурных растений и меры борьбы с ними*, 1931.
- Бубенцов С. Т., Методика выделения головневого гриба *Ustilago tritici* (Pers.) Rost. из зараженных семян пшеницы. *Защита растений*, 1937, № 12.
- Бубенцов С. Т., Локализация мицелия пыльной головни в семенах восприимчивых и устойчивых к поражению сортов яровой пшеницы. *Защита растений*, 1941, 1.
- Бубенцов С. Т., Продолжительность жизни мицелия пыльной головни в семенах пшеницы. *«Вестник защиты растений»*, 1941, № 2.
- Вальтер О. и Лилиенштерн М., К диагностике пола у конопля, *Тр. Лабифр.*, 1934, т. 1.
- Вюрмзер Р., *Биологическое окисление и восстановление*, 1935.
- Гайдуков Н., *Dunkelfeldbeleutung und Ultramikroskopie in der Biologie und Medizine*, 1910.
- Гуревич А. А., Новый метод определения всхожести семян, *Сельхозгиз*, 1937. Новое в сельском хозяйстве, 3. 9.
- Залесский Б. и Васюта, К вопросу о способе борьбы с пыльной головней пшеницы. *«Микробиология»*, 1935, т. 2, вып. 2.
- Клюшникова К. С., Распространение мицелия *Ustilago tritici* в тканях питающего растения и анатомические изменения, вызываемые им в строении растения-хозяина. *Болезни растений. «Вестн. отд. фитопатологии» Главного, бот. сада СССР*, 1928, № 1—2.
- Крюкова З. И., Цитологические наблюдения над слюнными железами личинки *Chironomus*. *Русский архив анатомии, гистологии и эмбриологии*, 1929, т. 8.
- Макаров П. В., Analyse der Wirkung des Kohlenoxyds und der Cyanide auf die Zelle mit Hilfe der Vitalfärbung. *Protoplasma*, 1934, B. XX.
- Макаров П. В., Experimentelle Untersuchungen an Protozoen mit Bezug auf das Narkose-Problem. *Protoplasma*, 1935, B. 24, H. 4.
- Макаров П. В., К вопросу о физиологическом значении солей железа в клетке. *Архив анатомии, гистологии и эмбриологии*, 1935, т. 14, вып. 3.
- Макаров П. В., Витальное изменение нервных клеток под влиянием наркотиков. *Архив анатомии, гистологии и эмбриологии*, 1935, т. 15, вып. 4.
- Насонов Д. Н., Ueber den Einfluss der Oxydationsprozesse auf die Yerteilung von vitalfarbstoffen in der Zelle, *Z. Z.*, 1930, B. II, H. 1.
- Насонов Д. Н., Vitalfärbung des Makronukleus aerober und anaerober Infusorien, *Protopl.*, 1932, 17, 2.
- Насонов Д. Н., Витальное окрашивание как метод изучения различных раздражителей. *Архив биологических наук*, 1934, т. 34, вып. 1—3.
- Насонов Д. Н. и Александров В. Я., Адсорбционные свойства живой и мертвой протоплазмы. *«Успехи современной биологии»*, 1934, т. 3, вып. 4.
- Насонов Д. Н. и Александров В. Я., О механизме токсического действия на протоплазму. *«Биологический журнал»*, 1937, № 1.
- Насонов Д. Н. и Александров В. Я., Реакция живого вещества на внешние воздействия. *Денатурационная теория повреждения и раздражения*, 1940.
- Наумов Н. А., *Методы микроскопических исследований в фитопатологии*. Сельхозгиз, М.—Л., 1932.
- Роскин Гр., Витальная окраска гипосульфитвейсом. *«Архив анатомии, гистологии и эмбриологии»*, 1937, XVI, № 1.
- Румянцев А. В., Гранулярное отложение кислых и основных красок в протоплазме мезенхиматозных клеток. *«Архив анатомии, гистологии и эмбриологии»*, 1935, т. 14, вып. 3.
- Сабурова П. В., Определение заболевания пшеницы пыльной головней по формирующемуся колосу. *«Защита растений»*, 1937, № 12.
- Сабурова П. В., Анатомо-морфологические изменения колоса пшеницы пораженного *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. *«Вестник защиты растений»*, 1939, № 1 (20)

- Скворцов С. С., Простой метод обнаружения гиф пыльной головки в зерне пшеницы. „Защита растений“, сб. 15, 1937.
- Скворцов С. С., К физиологии гриба *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. „Защита растений“. 1938, 16.
- Скворцов С. С., Пересадка зародышей пшеницы, зараженной пыльной головней. „Защита растений“, 1941, № 2.
- Тропова А. Т., Поражение вегетативных органов пшеницы пыльной головней *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. „Вестник защиты растений“, 1939, № 1 (20).
- Флеров Б. Н., К цитологии *Ustilago Avenae* Pers., по данным культуры *in vitro*. Тр. секции по микологии и фитопатологии Русского ботанического общества, 1923, т. 1.
- Фиалковская Е. А., Вопросы оздоровления пшеницы от пыльной головки (*Ustilago tritici* Jens.). Харьков, 1934.
- Штернберг Д. и Скрыпникова А., К экологии пыльной головки пшеницы. (Фонд ВИЗР).
- Яблокова В. А., Метод витальной окраски при определении жизнеспособности спор и мицелия *Ustilago tritici in vitro*. „Защита растений“, № 11, 1936, сообщение 1-е.
- Яблокова В. А., К методике определения жизнеспособности мицелия *Ustilago tritici* в семенах пшеницы. Итоги научно-исследовательских работ Всесоюзного ин-та защиты растений, 1936, ч. 1, 1937.
- Яблокова В. А., Результаты изучения прижизненной окраски на мицелии пыльной головки в зерне пшеницы (автореферат), ВИЗР, 1937.
- Яблокова В. А., Отношение к ультрафиолетовым лучам мицелия пыльной головки в зерне пшеницы в зависимости от состояния мицелия. Доклады Акад. наук СССР, 1939, т. XXIII, № 4.
- Яблокова В. А., О прижизненной окраске мицелия пыльной головки в зерне пшеницы. „Вестник защиты растений“, 1940, № 1/2, сообщение 2-е.
- Яблокова В. А., Применение прижизненной и флуоресцентной микроскопии для обнаружения мицелия пыльной головки в прогретом и непрогретом зерне пшеницы. „Ботанический журнал СССР“, т. 29, 1944, № 2—3, сообщение 3-е.
- Ячевский А. А., Основы микологии, 1933.
- Albach W., Zellenphysiologische Untersuchungen über Protoplasmafärbung. Protoplasma, Y, 1929.
- Besquevel P., La structure colloïdale ultramicroscopique du cytoplasm vivant, Proceedings, 1935, vol. 2.
- Bethe A., Der Einfluss der H-Ionenkonzentration auf die Permeabilität toter Membranen, auf die Absorption an Eiweissolen und den ant Stoffaustausch der Zellen und Gewebe, Bioch.Z., B. 192, 1927, H. 1/4.
- Brefeld O. u. Falk., Die Blüteninfektion bei den Brandpilzen. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mycologie, 13, 1905.
- Döring H., Versuche über die Aufnahme fluoreszierender Stoffe in lebende Pflanzenzelle, Ber.d. Deut. Bot. Ges., 1935, B. 53. H. 4.
- Guillermond A., La structure des cellules végétales à l'ultramicroscope, Protoplasma, 1932, 16, H. 3.
- Haitinger M., Fluoreszenzmikroskopie, ihre Anwendung in der Histol. und Chemie, 1938.
- Lang W., Zum Parasitismus der Brandpilze, Jahresbericht der Vereinigung f. Angew. Bot., 10, 1912.
- Lang W., Die Blüteninfektion beim Weizenflugbrand, Centralblatt f. Bact. Bel. 25, № 1/4, 1909—10.
- Percival J., Wheat Plant, 1921.
- Price M., Some studies of the Structure of the plant cell by Method of Dark-Grund Illumination. Ann. of Bot., v. XXVIII, NCVII, 1914.
- Rohde K., Untersuchungen über den Einfluss der freien H.-Ionen im Inneren lebenden Zellen auf den Vorgang der vitalen Färbung. Pflüg. Arch., 1917, 168.
- Small J., Methodisches zur pH-Merkung in Geweben. Angabe pH Werten. Protoplasma, 1927, 1.
- Strugger S., Zur Gewebephysiologie der Wurzel zur Analyse und Methodik der Vitalfärbung pflanzlicher Zellen mit Neutralrot. Protoplasma, 1935, B. 24.
- Strugger S., Zur Analyse der Vitalfärbung pflanzlicher Zellen mit Neutralrot Protoplasma, 1936, B. 26.

УГЛЕВОДНЫЙ ОБМЕН У ПШЕНИЦ В РАЗНЫЕ ФАЗЫ ИХ РАЗВИТИЯ ПРИ НЕДОСТАТКЕ ВЛАГИ В ПОЧВЕ¹

К. Г. МИРОШНИЧЕНКО

В настоящее время представления о физиологическом состоянии растения при обезвоживании его тканей в процессе засухи можно изложить следующим образом.

В засуху растение претерпевает ряд глубоких нарушений в обмене веществ. По мере обезвоживания возникают и усиливаются процессы гидролиза, при одновременном снижении и даже потере синтетической способности ряда ферментов (Сисакян, 1940). Решительное преобладание при засухе прогрессирующего гидролиза особенно подчеркивается И. М. Васильевым (1931).

Возрастание сахаров при засухе Н. А. Максимов (1939) относит, кроме того, за счет подавления ростовых процессов и снижения, в результате этого, потребления сахаров.

Засуха различно поражает растение в зависимости от фазы развития. Более чувствительным к засухе растение пшеницы становится начиная с момента формирования колосковых бугорков колоса (Сказкин, 1940; Заблуда, 1940).

Фотосинтез при засухе падает. Более глубокое торможение фотосинтеза наблюдается в период пониженной засухоустойчивости растений. В первом периоде развития растения — периоде большей устойчивости, интенсивность ассимиляции снижается мало (Зайцева, 1936). Засуха не лишает растения способности к фотосинтезу, но снижает интенсивность его в связи с задержкой роста (Алексеев, 1937).

Недостаток влаги в тканях при засухе сопровождается уменьшением числа развитых цветков, закладывающихся на базе световой стадии, а также уменьшает число оплодотворенных цветков (Лобов, 1949). Общий характер воздействия засухи на растение представляется большинству исследователей (Васильев, 1931; Сисакян, 1940) как угнетающий все стороны жизнедеятельности растения с решительным перевесом процессов диссимиляции. Наоборот, С. Д. Львов указывает на усиление энергии обмена при засухе, подчеркивая активный характер защитной реакции растения.

При наличии крупных успехов в изучении особенностей обмена веществ в условиях засухи некоторые обобщения нам представляются недостаточно обоснованными. Таково положение с гидролизом углеводов, выдвигаемое как всеобщий, основной, превалирующий процесс при обезвоживании тканей растения.

¹ Краткое изложение диссертации на степень кандидата биологических наук. Защищена в 1940 г. Руков. Ф. Д. Сказкин.

В какой мере увеличение количества растворимых углеводов является продуктом гидролиза, если приостановка роста и связанное с этим снижение потребления их ведет к тому же результату? В особенности это относится к пшенице как растению, очень бедному крахмалом. Высказывались предположения, что у пшениц возрастание количества сахаров совершается за счет гидролиза гемицеллюлоз (Васильев, 1931; Сказкин, 1940). Однако это экспериментально не доказано.

Начиная с работы Молиша (1921), лист неизменно фигурирует как объект, на котором, казалось, доказано явление гидролиза крахмала при обезвоживании. Однако даже по отношению к листу, гидролиз крахмала при обезвоживании не представляет собою всеобщего явления. Как известно, в замыкающих клетках устьиц обезвоживание сопровождается синтезом крахмала, что является необходимым звеном, обуславливающим падение тургора клеточной оболочки и закрывание устьиц.

Согласно данным Н. М. Сисакяна (1940), в ряде случаев прогрессирующее обезвоживание листьев пшениц не сопровождалось возрастанием гидролитической активности инвертазы. Так, например, в листьях пшеницы Лютесценс 62 только при очень большом показателе обезвоживания — 33,8% содержания влаги — наблюдается гидролиз сахарозы; в листьях пшеницы Маркиз при 38,6% содержания воды показатель гидролиза инвертазы не только не возрастает, но даже снижается.

К числу явлений, почти совершенно не изученных в связи с воздействием засухи на растение, относятся превращения, испытываемые гемицеллюлозами. Если принять во внимание, что содержание гемицеллюлоз очень значительно — от 15 до 33% в соломе и сене разных трав и до 50% в семенах (Благовещенский, 1934), огромную поверхность, образуемую ими как инкрустирующими стенками клеток, их коллоидную природу, что связано с водоудерживающими силами, то становится очевидной необходимость восполнения имеющегося в этом отношении пробела. Исследование этой проблемы важно и для решения вопроса об источнике растворимых углеводов при засухе у пшениц как некрахмалоносных растений.

Как правило, объектом изучения биохимических превращений до сих пор являлась надземная часть растения, преимущественно лист. Сведения о биохимизме корневой системы при засухе отсутствуют вовсе. Трудно ожидать правильных выводов о закономерностях метаболизма, игнорируя взаимосвязь подземной и надземной частей растения. Есть основания ожидать специфических особенностей в биохимических превращениях веществ корневой системы, имея в виду как своеобразие ее среды обитания, так и особую роль в водообмене растения.

Из большого числа вопросов, которые могут быть затронуты в связи с наметившимися к настоящему времени обобщениями об особенностях общего углеводного обмена, нами разрабатывались вопросы биохимических превращений растворимых углеводов (монозы и сахарозы), нерастворимых углеводов (крахмал и гемицеллюлозы) в корневой системе и в надземных органах (раздельно — стебель, лист, колос). Картина указанных превращений сопоставлялась в трех основных фазах развития растений: в кущении, трубковании и колошении.

МЕТОДИКА ОПЫТОВ

Экспериментальная работа проводилась в 1936 и 1937 гг. в лаборатории физиологии растений Естественно-научного института им. П. Ф. Лесгафта. Объектами исследования были взяты яровые пшеницы: засухоустойчивый сорт «Лютесценс 1467» Безенчукской опытной станции и не-

устойчивой к засухе «Гарнет». Растения выращивались в обычного типа неглазированных горшках, по 5 растений в каждом. Емкость горшков — 2,5 кг почвы. Горшки были разделены на 4 группы, чтобы подвергнуть их засухе в трех фазах развития — в кущении, трубковании и колошении; четвертая группа служила контролем. Из этой группы брались растения на углеводный анализ одновременно с опытными растениями в установленные сроки. В каждой группе было по 25 горшков. Последовательность эксперимента была следующей: при наступлении данной фазы развития бралась первая проба на углеводный анализ (растения 4 горшков), и прекращался полив опытных растений. На протяжении 5 дней достигалось равномерное снижение почвенной влаги с 65—70% от полной влагоемкости до 30%. По прошествии 5—6 дней, когда листья теряли тургор, а некоторые желтели с подсыханием кончика, бралась вторая проба из опытной и контрольной серий. Опытная серия еще два дня оставалась в состоянии подвядания при 30% от полной влагоемкости; после чего бралась третья проба. По взятии третьей пробы следовал полив оставшихся опытных растений, перенесших завядание. Содержание влаги сразу доводилось до исходных 67—70% от полной влагоемкости. Спустя 2 дня по возобновлении полива, бралась четвертая проба, а еще через 5 дней бралась пятая проба растений, перенесших засуху и оправлявшихся от нее в течение семи дней. Таким образом обеспечивалась возможность проследить влияние на углеводный обмен как прогрессирующей засухи, так и, последовательно, оправления.

Анализ материала производился на содержание моносахаридов, сахарозы, крахмала и гемицеллюлоз. Определение сахаров производилось по микрометоду Хагедорна-Иенсена (1922).

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

По возобновлении полива все 4 группы растений выращивались при 70% от полной влагоемкости до конца вегетационного периода.

По уборке урожая последний был подвергнут обычному агрономическому анализу, результаты которого приведены в табл. 1.

Как видно из этой таблицы, в результате засухи урожай снижается во всех случаях, величина его ниже урожая контрольной группы растений.

Наибольшее снижение урожая у «Лютесценс» приходится на фазу трубкования, у «Гарнет» — на фазу колошения, которые являются, таким образом, «критическими периодами» у этих сортов. Основные показатели урожая в «критический период» — фазу трубкования — для «Лютесценс» таковы: урожай зерна на 1 растении — 44%, вегетативных органов — 72% от контроля; соответствующие цифры для «Гарнет» в фазе колошения составляют 27 и 76%; снижение дают и прочие показатели. Исключение составляет вес зерна.

Вес 1 000 зерен засухоустойчивого сорта «Лютесценс» превосходит контрольную группу, хотя и уступает абсолютному весу зерна растений, перенесших засуху в фазе колошения. У сорта «Гарнет» абсолютный вес зерна уступает только контролю, занимая первое место среди группы растений, подвергавшихся засухе. Очевидно, в фазе колошения при засухе создаются условия, приводящие к усиленному накоплению пластических веществ в зерновках. У обоих сортов пшеницы «критический период» падает на время развития генеративных органов и процесса оплодотворе-

Таблица 1

Урожай растений при засухе в разные фазы развития
(в сухом весе)

Пшеницы	Засуха (фазы)	Средн. вес вегетативн. орг. I раст.		Средн. вес колосьев I раст.		Средн. вес зерна I раст.		Вес зерна к весу колоса		Вес зерна к весу вегет. массы		Средн. вес 1 000 зерен	
		в г	в %	в г	в %	в г	в %	в г	при контр. 100%	в %	при контр. 100%	в г	в %
"Лютесценс"	Кущение	0,46	90,2	0,40	69,0	0,32	74,4	80,0	1,09	70,0	83,0	1,33	81,4
	Трубкавание	0,37	72,5	0,33	56,0	0,19	44,2	57,6	0,73	51,3	60,9	1,67	102,0
	Колошение	0,40	78,4*	0,46	79,3	0,35	81,9	76,0	0,33	87,5	163,4	1,70	104,3
	Контроль	0,51	100,0	0,58	100,0	0,43	100,0	79,3	1,00	84,3	100,0	1,69	100,0
"Гарнет"	Кущение	0,68	98,5	0,50	71,0	0,35	73,0	76,0	1,11	51,5	74,1	1,10	79,7
	Трубкавание	0,68	98,5	0,58	83,0	0,36	75,0	62,1	0,91	85,3	122,7	1,12	81,1
	Колошение	0,53	76,8	0,25	37,5	0,13	27,1	52,0	0,76	24,5	35,2	1,29	93,5
	Контроль	0,69	100,0	0,70	100,0	0,48	100,0	68,1	1,00	69,5	100,0	1,38	100,0

ния. Соответственно этому оба страдают за счет снижения урожая более ценной его части — зерна.

Таким образом, большая чувствительность растений к засухе, снижение их устойчивости, в общем, соответствуют времени прохождения и в особенности завершения световой стадии, захватывая и часть последующего периода, когда совершается гаметогенез и идет процесс оплодотворения.

Действие засухи в кушении является глубоким, а устойчивость растений — низкой. Для последующих фаз трубкования и колошения устойчивость растений оказывается относительно пониженной, с характерным максимальным снижением ее в моменты «критического периода» развития, время которого, как видно, не совпадает у исследуемых сортов.

ФАЗА КУЩЕНИЯ

Первая уборка растений на анализ была произведена 20 июня, т. е. на 18-й день после посева и на 14—15-й день после всходов. Последующие — 28, 30 июня; 2 и 7 июля. 30 июня возобновлен полив опытных растений. В табл. 2 представлены данные по содержанию растворимых углеводов за время с 22/VI по 7/VII — фаза кушения.

Рассмотрим изменение содержания углеводов на протяжении фазы у контрольных растений. Характерно обогащение растений сахарами, при этом в надземной части растения оно прогрессивно возрастает от даты к дате; так, например: 22/VI надземные органы «Гарнет» содержали 35 мг сахаров на 1 г сухого вещества, а 7/VII — 127,5 мг, т. е. их количество возросло почти в 4 раза. В те же сроки надземные органы «Лютесценс» содержали 48,7 мг и 105 мг — увеличение около 2¹/₂ раза. В корнях сумма сахаров значительно возросла у «Гарнет» (с 12 мг до 51,2 мг) и относительно слабо у «Лютесценс» (с 20 мг до 23,7 мг). Что касается отдельных сахаров, то следует отметить относительно позднее появление сахарозы в корнях (у «Гарнет» 28/VII, а у «Лютесценс» только 30/VI). Наряду с этим, в корнях прибыль моносахаридов почти отсутствует (у «Гарнет» 22/VI — 12 мг, 2/VII — 12 мг и только 7/VII — 24,5 мг), или сменяется убылью («Лютесценс» 22/VI — 12 мг 7/VI — 15 мг).

Распределение сахаров по растению отличается той особенностью, что надземные органы значительно богаче корней как моносахаридами, так и сахарозой. Так, среднее содержание моносахаридов в корнях «Гарнет» равно 16 мг, в «Лютесценс» — 17,5 мг; сахарозы у «Гарнет» — 17,2 мг, у «Лютесценс» — 4,5 мг. В надземных же органах содержание моносахаридов у «Гарнет» составило 32,5 мг, у «Лютесценс» — 23,6 мг; сахарозы у «Гарнет» — 52,5 мг, у «Лютесценс» — 44,9 мг.

Как видно из приведенных цифр, преобладающим сахаром в надземной части растений является сахароза. В корнях «Гарнет» содержание обоих сахаров почти одинаково, а у засухоустойчивой «Лютесценс» преобладают моносахариды.

Изменение содержания крахмала (табл. 3) в кушении не отличается правильностью, сильно колеблется и количественно невелико; содержание крахмала в корнях составляет 5—7 мг, в надземных частях — максимум 21 мг. В отдельных пробах крахмал отсутствовал вовсе. В противоположность крахмалу, содержание гемицеллюлоз у пшениц оказывается высоким. Так, в подземных органах «Гарнет» оно составляет 38—72 мг, а у «Лютесценс» — 56—96 мг. При этом в корнях содержание гемицеллюлоз выше надземной части: у «Гарнет» 92—158 мг, у «Лютесценс» 130—206 мг. На протяжении фазы кушения наблюдается прогрессивное обогащение растений гемицеллюлозами: с 22/VI по 7/VII содержание ге-

Изменение в содержании моносахаридов, сахарозы и суммы сахаров в фазе кущения в мг на 1 г сухого вещества

Таблица 2

Сроки взятия проб	Моносахариды						Сахароза						Сумма сахаров					
	корни		надз. часть		корни		надз. часть		корни		надз. часть		корни		надз. часть			
	КОНТР.	ОПЫТН.	КОНТР.	ОПЫТН.	КОНТР.	ОПЫТН.	КОНТР.	ОПЫТН.	КОНТР.	ОПЫТН.	КОНТР.	ОПЫТН.	КОНТР.	ОПЫТН.	КОНТР.	ОПЫТН.		
																	абс.	%
"Г"																		
"Л"																		
"Ю"																		
"Т"																		
"Е"																		
"С"																		
"И"																		
"С"																		
Засуха	22.VI	12,0	100,0	17,5	100,0	0,0	0,0	—	17,5	17,5	100,0	12,0	12,0	100,0	35,0	35,0	100,0	
	28.VI	19,5	117,9	22,0	154,5	5,8	20,5	353,4	41,8	57,3	122,0	25,3	43,5	171,0	63,7	91,2	143,2	
	30.VI	12,0	129,2	35,0	110,0	16,8	22,0	131,0	61,3	57,3	107,0	28,7	37,5	130,5	96,2	95,7	99,5	
	2.VII	12,0	87,5	25,0	74,5	26,8	10,5	50,3	77,5	52,8	68,1	31,2	21,0	67,3	102,5	71,2	69,4	
	7.VII	24,5	49,0	63,0	59,5	26,8	19,8	73,9	64,5	58,8	89,1	51,2	31,7	61,9	127,5	96,2	75,5	
Возобнов. полива	22.VI	20,0	100,0	20,0	100,0	0,0	0,0	—	28,7	28,7	100,0	20,0	20,0	100,0	48,7	48,7	100,0	
	28.VII	18,5	132,4	21,0	175,2	0,0	13,0	—	36,5	46,0	126,0	18,5	37,5	200,0	57,5	83,0	144,3	
	30.VII	20,0	115,0	23,0	134,8	3,8	12,0	316,0	37,0	44,0	120,0	23,7	35,0	147,7	60,0	75,0	125,0	
	2.VII	14,0	78,6	19,5	94,9	1,0	0,0	—	51,8	47,8	92,3	15,0	11,0	73,3	71,2	66,2	92,1	
	7.VII	15,0	93,3	34,5	92,8	8,8	7,3	8,3	70,5	54,3	77,0	23,7	21,2	89,4	105,0	86,2	82,1	

мицеллюлоз у «Гарнет» возросло в корнях на 71%, в надземных органах — на 80%; у «Лютесценс» соответственно на 56 и 53%.

Как видно, гемицеллюлозы представляют собою количественно существенную группу углеводов и, очевидно, основную форму запасных веществ. Нарастание количества гемицеллюлоз у «Гарнет» идет более высокими темпами, однако, по абсолютному содержанию их «Лютесценс» занимает первое место.

Возможно, что в связи с этим ткани «Лютесценс» менее обогащены сахарами. Распределение гемицеллюлоз по органам находится в обратном соотношении с содержанием сахаров при более высоком содержании гемицеллюлоз в корнях; количество сахаров в них ниже, чем в надземной части растения, и наоборот, высокое содержание сахаров в надземных органах сопровождается пониженным количеством в них гемицеллюлоз.

Приведенные выше данные по содержанию сахаров, так же как и значительное увеличение количества гемицеллюлоз, указывают на достаточно активное протекание ассимиляции в фазе кущения и вместе с тем, может быть, являются следствием относительно медленного роста растений в этот период.

В результате прекращения полива, спустя 6 дней, к 28/VI (табл. 3), в тканях опытных растений резко возрастает сумма сахаров. Прибыль сахаров оказывается относительно высокой в корнях. Так, у «Гарнет» процентное содержание суммы сахаров в корнях составило 171,0%, у «Лютесценс» — 200,3% к контролю, в надземных органах соответственно 143,2 и 144,3%. Однако абсолютная величина обогащения в надземных органах выше, чем в корнях: так, в надземных органах 27,5 мг для «Гарнет» и 25,5 мг для «Лютесценс», в корнях же соответственно: 18,2 и 19 мг.

Рассматривая содержание отдельных групп сахаров по органам, устанавливаем, что возрастание моносахаридов как в абсолютном, так и в относительном выражении оказывается более высоким в надземных органах: у «Гарнет» относительное содержание моносахаридов в корнях на 6-й день засухи составило 117,9% к контролю, у «Лютесценс» — 132,4%; в надземных же органах в тот же срок у «Гарнет» — 154,5%, у «Лютесценс» — 176,2%. Прибыль моносахаридов в абсолютном, выражении приведена в табл. 4, из которых видно, что обогащение надземных органов в 2¹/₂—3 раза превосходит обогащение корней. Наоборот, резкая «сахарная реакция» в данной фазе характерна для корней. Так, у «Гарнет» на 6-й день засухи в корнях содержание сахарозы достигает 359,4%, у «Лютесценс» же вообще сахароза в корнях появляется к этому сроку только в связи с засухой. Абсолютная прибыль сахарозы в корнях «Гарнет» в 4 раза превосходит прибыль моносахаридов и почти не уступает абсолютному обогащению надземных органов; абсолютная прибыль сахарозы в корнях более чем в 2 раза превосходит прибыль моносахаридов, а также и величину абсолютного обогащения надземных органов.

Таблица 3

Величина моносахаридов и сахарозы на 6-й день засухи (в мг на 1 г сухого вещества)

	Моносахариды		Сахарозы	
	корни	надз. орг.	корни	надз. орг.
«Гарнет»	3,5	12,0	14,7	15,5
«Лютесценс»	6,0	16,0	13,0	9,5

Таблица 4

Изменение содержания крахмала и гемицеллюлоз в фазе кущения
(в мг на 1 г сухого вещества, выраженное в глюкозе)

	Гемицеллюлозы						Крахмал								
	корень			надз. орг.			корень			надз. орг.					
	контр.	опытн.		контр.	опытн.		контр.	опытн.		контр.	опытн.				
		абс.	%		абс.	%		абс.	%		абс.	%			
"Г А Р Н Е Т*															
Засуха	22.VI	92,0	92,0	100,0	38,0	38,0	100,0	2,5	2,5	21,8	21,8	100,0	21,8	21,8	100,0
	28.VI	122,0	130,0	106,5	43,0	82,4	191,6	5,0	2,5	14,3	0,0	50,0	14,3	0,0	—
	30.VI	142,0	154,9	108,5	70,9	78,0	111,4	0,0	0,0	12,5	0,0	—	12,5	0,0	—
	2.VII	116,0	138,0	118,9	72,0	94,0	130,5	0,0	7,5	0,0	0,0	—	0,0	0,0	—
	7.VII	158,0	130,0	82,2	68,0	70,0	103,0	0,0	3,8	11,7	3,8	—	11,7	3,8	30,8
Возобн. полива	22.VI	130,0	130,0	100,0	56,0	56,0	100,0	14,2	14,2	11,5	11,5	100,0	11,5	11,5	100,0
	28.VI	156,0	160,0	102,5	72,0	83,0	115,3	7,9	1,5	11,5	4,2	19,0	11,5	4,2	27,4
	30.VI	178,0	188,0	105,6	96,0	104,0	108,3	5,5	2,2	7,5	0,0	36,6	7,5	0,0	—
	2.VII	176,0	212,0	120,4	72,0	94,0	130,5	3,0	5,8	12,0	3,5	193,3	12,0	3,5	34,3
	7.VII	206,0	222,0	109,7	86,0	93,0	108,0	0,0	3,5	7,5	10,0	—	7,5	10,0	133,3
Засуха	22.VI	130,0	130,0	100,0	56,0	56,0	100,0	14,2	14,2	11,5	11,5	100,0	11,5	11,5	100,0
	28.VI	156,0	160,0	102,5	72,0	83,0	115,3	7,9	1,5	11,5	4,2	19,0	11,5	4,2	27,4
	30.VI	178,0	188,0	105,6	96,0	104,0	108,3	5,5	2,2	7,5	0,0	36,6	7,5	0,0	—
	2.VII	176,0	212,0	120,4	72,0	94,0	130,5	3,0	5,8	12,0	3,5	193,3	12,0	3,5	34,3
	7.VII	206,0	222,0	109,7	86,0	93,0	108,0	0,0	3,5	7,5	10,0	—	7,5	10,0	133,3

Как видно, реакция корневой системы на засуху отмечается определенной специфичностью и своеобразием сравнительно с надземными органами.

Что касается соотношения отдельных сахаров в целом растении, то у «Лютесценс» величина прибыли сахарозы не уступает величине прибыли моносахаридов (сумма моносахаридов равна 22 мг, сахарозы же — 22,5 мг). У «Гарнет» сумма прибыли (корень+надземные органы) сахарозы (30,2 мг) вдвое превышает сумму моносахаридов (15,5 мг).

Таким образом, углеводная реакция растений на засуху в фазе кущения проявляется как в виде «моносахаридной реакции», так и «сахарозной реакции». У «Гарнет» она проявляется преимущественно в форме «сахарозной реакции», а у засухоустойчивого сорта «Лютесценс» — «моносахаридной реакции».

Возрастание количества сахаров как реакция на засуху отмечалось рядом авторов, изучавших превращения углеводов (Львов, 1936, Васильев, 1931). Одновременное исчезновение крахмала при этом, казалось, легко объясняло источник «сахарной реакции» растений. Однако при низком содержании крахмала в вегетативных органах пшениц гидролиз последнего не мог покрыть прибыли сахаров. Действительно, убыль крахмала на 28/VI в результате гидролиза его, составила для «Гарнет» 16,8 мг и для «Лютесценс» — 13,7 мг; сумма же прибыли сахаров составила соответственно 45,7 мг и 44,5 мг, т. е. в 3—4 раза больше. Отсюда следует необходимость выявления основных источников сахаров в этом случае. По мнению некоторых исследований (Васильев, 1936, Сказкин, 1940), таким источником могли бы являться гемицеллюлозы, претерпевающие при этом гидролиз, подобно крахмалу. Однако данные нашего исследования не позволяют согласиться с таким заключением. Обращаясь к табл. 3, мы констатируем на 28/VI в надземных органах «Гарнет» увеличение количества гемицеллюлоз до 106,5% и в корнях — 191,6%; у Лютесценс 102,5% в корнях и 115,3% в надземных органах.

Представляется вероятным, что прибыль как сахаров, так и гемицеллюлоз имеет один и тот же источник. Н. А. Максимов (1939) обращает внимание на установленное его сотрудниками обогащение тканей пшениц сахарами при засухе, в связи с приостановкой ростовых процессов. Ростовые процессы являются важнейшим потребителем сахаров. По мнению А. А. Зайцевой (1936), в первый период вегетации засуха не так сильно снижает фотосинтез. Поэтому вырабатываемые сахара, не будучи потребляемы в ростовых процессах, могут накапливаться в тканях. При этом некоторая доля сахаров, как видно, идет на синтез гемицеллюлоз, увеличивая количество водоудерживающих, коллоидных компонентов клетки, что должно иметь положительное значение в борьбе растения за влагу.

По мере углубления действия засухи, к 30/VI (т. е. на 8-й день) количество сахаров снижается, что видно из данных табл. 2. Так, сумма сахаров в корнях падает у «Гарнет» с 171 до 130,6%, у «Лютесценс» — с 200,3 до 147,7%; в надземных органах соответственно: с 143,2 до 99,5% и с 144,3 до 125%. Углубляющееся, более длительное действие засухи сильнее угнетает фотосинтез, причем не исключено одновременное усиление дыхания в связи с обогащением тканей сахарами, что и приводит к указанному выше обеднению ими растений. С подавлением первичного синтеза ослабляется и вторичный; в связи с чем относительное содержание гемицеллюлоз в надземной части снижается. Причем у «Гарнет» более значительно (с 191,6 до 114,4%), чем у засухоустойчивого сорта «Лютесценс» (с 115,3 до 108,3%). Примечательно сохранение способности некоторого синтеза гемицеллюлоз корнями даже в этих усло-

виях. Так, у «Гарнет» с 28/VI по 30/VI содержание гемицеллюлоз повышается со 106,5 до 108,5%, у «Лютесценс» — со 102,5 до 105,6%.

В целом, растения обеих пшениц, в конце воздействия засухи, обладают повышенным содержанием не только растворимых углеводов, но и гемицеллюлоз, с тенденцией некоторого накопления их в корнях.

Таким образом, представления И. М. Васильева о последовательном распаде полисахаридов и сахаров как выражение преобладания при засухе процессов деградации нами не могут быть приняты. При засухе возможна синтетическая деятельность, и наблюдается обогащение растений сложными углеводами — гемицеллюлозами.

К обоснованию причин обогащения растений сахарами, как видно, имеется не единственный путь — происхождение их в результате распада полисахаридов. Растение при засухе все же не лишается способности и к синтетическим реакциям.

Возобновление полива растений 30/VI сопровождалось значительным снижением суммы сахаров. Спустя 2 дня (2/V), корни «Гарнет» содержали 67,3% сахаров и надземные органы — 69,4%; корни «Лютесценс» — 73,3% и надземные ее органы — 92,1% от контроля. Убыль суммы сахаров при возобновлении полива должна являться естественным следствием процессов оправления растений от засухи.

Оправление растения от засухи требует налаживания процессов, обуславливающих рост и прежде всего восстановление коллоидно-химических и осмотических свойств протоплазмы. Оправление растений при достаточно длительном воздействии засухи протекает относительно медленно, и рост не может возобновиться сразу же по возобновлении полива. Наблюдаемая в первые два дня убыль сахаров сопровождается значительным накоплением гемицеллюлоз. Ко 2/VII содержание гемицеллюлоз у «Гарнет» достигает в корнях 118%, в надземных органах — 130,5% и соответственно у «Лютесценс»: 120,4 и 130,5% от контроля. В абсолютном выражении эта прибыль, например, для «Лютесценс» составила 56 мг на растение в целом. Эта величина не может быть покрыта только за счет убыли сахаров, он предполагает возобновление фотосинтетической деятельности растения.

Описанные явления следует рассматривать как первый этап оправления растений от засухи и не связанный с активным ростом.

К 7/VII, т. е. к сроку более полного оправления растений от засухи, наблюдается снижение содержания гемицеллюлоз; так, у «Гарнет» в корнях до 82,6, в надземных органах — до 103%; у «Лютесценс» соответственно до 109,7 и 108,0%. При этом падает и относительное содержание моносахаридов (за исключением одного случая — корни «Лютесценс»). Описанные явления, очевидно, следует отнести ко времени возобновления активного роста. Характерно при этом относительное увеличение содержания сахарозы в период между 2/VII и 7/VII; так, в корнях «Гарнет» процент ее с 50,3 поднимается до 73,9, в надземных органах — с 68,1 до 89,1. У «Лютесценс» же сахароза, совершенно исчезнувшая при возобновлении полива, вновь появляется, достигая 83% от контроля.

ФАЗА ТРУБКОВАНИЯ

Фаза трубкавания определяется с момента начала вытягивания междоузлий молодого стебля; к этому времени хорошо сформирован легко прощупываемый первый узел стебля. Согласно уточненной и онтогенетически более объективной классификации фаз развития, предложенной Г. В. Заблуда (1940), началу фазы трубкавания соответствует фаза

формирования колосков (точнее, ее вторая половина), а дальнейшему периоду — фаза формирования цветков. С началом этой фазы связано еще прохождение световой стадии. В течение этой фазы некоторые авторы отмечают снижение засухоустойчивости растений. Действительно, в фазе трубкования «Лютесценс» обнаруживает наибольшее снижение урожая — претерпевает «критический период». Следует ожидать соответствующих сдвигов в характере обмена веществ в этой фазе.

Предварительно следует рассмотреть движение исследуемых групп углеводов у контрольных растений. Необходимо отметить, что соотношение в распределении сахаров по органам растений остается прежним: корни растений содержат меньше сахаров, нежели надземные органы (табл. 5). При этом листья содержат больше сахаров по сравнению со

Таблица 5

Среднее содержание суммы сахаров и гемицеллюлоз по органам растений
(в мг на 1 г сухого вещества)

	Г а р н е т			Л ю т е с ц е н с		
	корень	стебель	лист	корень	стебель	лист
Сумма сахаров	20,3	52,9	103,1	30,9	52,9	99,4
Гемицеллюлозы	166,0	114,2	73,8	179,0	138,6	70,8

стеблями. Как видно из табл. 5, среднее содержание суммы сахаров (как и отдельных сахаров) у «Гарнет» следующее: в корне 20,3 мг на 1 г сухого вещества в стебле—59,9 мг, в листе—103,1 мг. Подобная закономерность свойственна и «Лютесценс». Что касается соотношения отдельных сахаров, по органам, то в фазе трубкования в корнях содержание моноз и сахарозы почти уравнивается, например, у «Гарнет» моносахариды составляют 11,5 мг, сахароза — 8,8 мг; в надземных же органах резко преобладает сахароза; так, стебли «Гарнет» содержат моносахаридов 16,6 мг, сахарозы же — 36,3 мг, листья соответственно 32,2 мг и 64,9 мг. Содержание крахмала в растениях в этой фазе остается небольшим и значительно колеблется. Содержание гемицеллюлоз высоко, при этом оно закономерно изменяется по органам.

Как видно из табл. 5, более богаты гемицеллюлозами корни и стебли и значительно беднее листья. Корни и стебли засухоустойчивой Лютесценс содержат несколько больше гемицеллюлоз. Количество гемицеллюлоз убывает от корней к листьям, количество сахаров возрастает в том же направлении.

Полив растений в фазе трубкования был прекращен 2/VII. Первая уборка растений в условиях засухи была произведена 7/VII и вторая — 9/VII; первая уборка по возобновлении полива была произведена 11/VII и вторая — 16/VII.

Как видно из табл. 6, в фазе трубкования реакция растений на засуху к 7/VII (т. е. спустя пять дней по прекращении полива) не сопровождается увеличением суммы сахаров; наоборот, преобладает тенденция к снижению их. Так у «Гарнет» на 7/VII корни содержат 78,6%, от контроля, листья 90,5%; и только в стеблях наблюдается незначительное возрастание суммы сахаров до 102,4%. «Лютесценс» реагирует на засуху снижением суммы сахаров во всех надземных органах (до 90,0% в стеблях и 95,4% в листьях) при незначительном возрастании суммы саха-

Изменение содержания моносахаридов, сахарозы и суммы сахаров в фазе трубоквания Таблица 6

	"Г А Р Н Е Т"										"Л Ю Т Е С Ц Е Н С"							
	Корень			Стебель			Лист			Корень			Стебель			Лист		
	Контр.	Опытн.		Контр.	Опытн.		Контр.	Опытн.		Контр.	Опытн.		Контр.	Опытн.		Контр.	Опытн.	
		абс.	%		абс.	%		абс.	%		абс.	%		абс.	%		абс.	%
Засуха	2.VII	8,8	100,0	36,2	100,0	85,0	100,0	30,0	100,0	27,5	100,0	27,5	100,0	92,5	100,0			
	7.VII	35,0	78,6	88,7	102,8	134,7	90,5	48,0	108,3	67,5	61,0	67,5	90,4	108,7	103,7			
	9.VII	28,2	27,2	96,4	45,7	104,0	92,7	111,7	27,5	100,0	67,5	46,6	66,6	85,7	83,0			
	11.VII	6,3	12,5	198,4	34,0	104,6	84,5	101,2	21,3	83,6	43,7	30,0	68,6	90,0	78,7			
	16.VII	21,2	30,0	14,5	64,2	130,2	124,7	95,8	27,5	150,0	58,7	66,2	112,8	120,0	106,2			
Возобновл. полива	2.VII	8,5	8,5	100,0	12,0	100,0	23,5	100,0	13,0	100,0	11,0	11,0	100,0	24,5	100,0			
	7.VII	12,0	16,5	137,5	24,5	46,0	64,0	133,5	17,5	130,0	22,5	24,0	106,6	37,0	42,5			
	9.VII	15,0	19,0	124,0	15,5	21,5	38,7	142,0	11,0	118,2	16,0	18,0	115,6	32,0	37,0			
	11.VII	6,0	7,0	116,6	15,5	14,5	43,5	95,4	14,0	78,6	13,5	12,0	88,8	40,0	34,5			
	16.VII	14,0	11,0	78,5	16,5	15,5	46,0	37,0	17,5	62,8	19,5	14,5	74,4	49,0	41,0			
Засуха	2.VII	0,3	100,0	24,2	100,0	61,6	100,0	17,0	100,0	16,5	16,5	100,0	68,0	100,0				
	7.VII	24,0	11,0	47,8	64,2	86,7	58,2	30,5	98,3	45,0	37,0	82,2	71,7	61,2				
	9.VII	13,2	8,2	69,7	28,2	51,0	47,2	92,6	16,5	87,8	51,5	26,5	53,7	46,0				
	11.VII	0,3	5,5	183,8	17,0	114,7	41,0	107,3	7,3	107,0	30,2	18,0	59,6	50,0	44,2			
	16.VII	7,2	19,0	264,0	47,7	59,5	84,2	87,7	10,0	302,0	39,2	51,7	132,0	71,0	65,2			
Возобновл. полива	2.VII	0,3	100,0	24,2	100,0	61,6	100,0	17,0	100,0	16,5	16,5	100,0	68,0	100,0				
	7.VII	24,0	11,0	47,8	64,2	86,7	58,2	30,5	98,3	45,0	37,0	82,2	71,7	61,2				
	9.VII	13,2	8,2	69,7	28,2	51,0	47,2	92,6	16,5	87,8	51,5	26,5	53,7	46,0				
	11.VII	0,3	5,5	183,8	17,0	114,7	41,0	107,3	7,3	107,0	30,2	18,0	59,6	50,0	44,2			
	16.VII	7,2	19,0	264,0	47,7	59,5	84,2	87,7	10,0	302,0	39,2	51,7	132,0	71,0	65,2			

ров в корнях (до 108,3%). В дальнейшем, к 9/VII (т. е. на втором этапе засухи) у «Гарнет» наблюдается некоторое увеличение суммы сахаров (в корне до 96%, в стеблях до 104,6% и в листьях до 111,4%). В противоположность этому, у «Лютесценс», испытывающей более глубокое угнетение в этой фазе («критический период»), обнаруживается дальнейшее снижение суммы сахаров (до 100% в корнях и 66,6% в стеблях).

Обращаясь к изменению содержания отдельных сахаров, констатируем, что оно принимает взаимнопротивоположное направление. Во всех без исключения случаях, под влиянием засухи в растениях увеличивается количество моносахаридов и одновременно падает содержание сахарозы. Так, относительная прибыль моносахаридов по органам — корень, стебель, лист — составили: у «Гарнет» — 137,5, 188 и 133,3% к контролю; у «Лютесценс» соответственно — 130, 106 и 115%. Убыль же сахарозы в той же последовательности по органам выражается: у «Гарнет» — 47,8, 70 и 67% к контролю; у «Лютесценс» — 98,3, 82,2 и 85,3% (табл. 6). Сопоставление абсолютных величин представлено в табл. 7.

Таблица 7

Величина прибыли и убыли сахаров между 2.VII и 7.VII
(в мг на 1 г сухой массы)

Углеводы	Сроки	Гарнет				Лютесценс			
		корень	стебель	лист	сумма по раст.	корень	стебель	лист	сумма по раст.
Моносахариды (прибыль)	7.VII	4,5	21,5	16,0	41,5	4,5	1,5	5,5	11,5
	9.VII	4,0	6,0	13,5	23,5	2,0	2,5	5,0	9,5
Сахароза (убыль) . .	7.VII	13,0	19,0	28,5	60,5	0,5	8,0	9,8	18,3
	9.VII	5,0	4,0	3,8	12,8	2,0	25,0	7,7	34,7

Как видно из табл. 7, за исключением одного случая, сумма убыли сахарозы по растению в целом превышает сумму прибыли моносахаридов. У «Лютесценс» прибыль моносахаридов 7/VII выражается в 11,5 мг, убыль сахарозы составила 18,3 мг; на 9/VII прибыли моноз в 9,5 мг соответствует убыль 34,7 мг сахарозы; у «Гарнет» прибыли моноз 7/VII в количестве 41,5 мг соответствует убыль 60,5 мг сахарозы. Однако 9/VII сумма прибыли моносахаридов (23,5 мг) значительно превышает величину убыли сахарозы (12,8 мг). Снижение засухоустойчивости растений, начиная со световой стадии, по указанию некоторых авторов (Сказкин, 1940, Зайцева, 1936), сопровождается более глубоким угнетением фотосинтеза. В связи с этим, источником моносахаридов могут явиться только внутренние ресурсы растения. Возрастание количества моносахаридов при одновременной убыли сахарозы при засухе констатировано неоднократно; оно является, очевидно, общей закономерностью на соответствующих этапах развития и рассматривается как следствие гидролиза сахарозы.

Однако приведенные нами количественные соотношения свидетельствуют также и о том, что сахароза может являться не только источником моноз, но вовлекается, очевидно, и в другие звенья обмена, затрачиваясь, например, в отдельных случаях, в количествах, почти вчетверо превышающих количество возникающих моносахаридов («Лютесценс», 9/VII).

Для засухоустойчивого сорта «Лютесценс», претерпевшего в трубкова-

нии глубокое угнетение, характерны не только относительно низкие величины прибыли моноз (в 2,5—3,3 раза ниже, чем у «Гарнет»), но и более высокие величины «дополнительных» затрат сахарозы. У «Гарнет» же 9/VII соотношение меняется даже в обратную сторону: убыл сахарозы (12,8 мг) оказывается значительно меньше прибыли моносахаридов (23,5 мг). В данном случае «моносахаридная реакция» должна, очевидно, иметь источником и другие, кроме сахарозы, гидролитические распады.

По мере увеличения времени действия засухи, у обеих пшениц наблюдается, как и в фазе кущения, снижение моносахаридов, при этом потеря их у неустойчивого к засухе сорта «Гарнет» очень велика, она составляет 18 мг на 1 г сухого вещества, т. е. до 43%. У «Лютесценс» же, наоборот, она почти отсутствует в надземных органах.

Различно и изменение содержания сахарозы у обеих пшениц: у «Гарнет» с 7 по 9/VII наблюдается некоторое увеличение относительного содержания сахарозы по всем органам. Наоборот, у «Лютесценс» оно снижается в корнях и стеблях и остается неизменным в листьях (табл. 7).

Переход сахарозы в моносахариды и последующее уменьшение количества этих сахаров под влиянием засухи отмечено у пшениц также и И. М. Васильевым (1931). Это явление рассматривается им как одно из последних звеньев прогрессирующего гидролиза полисахаридов и сахарозы в монозы с последующим распадом последних.

В согласии с этим, Н. М. Сисакян (1940) указывает на возрастание гидролитической активности инвертазы при обезвоживании листьев. Оба эти автора расценивают процессы гидролиза углеводов, особенно сложных, как наиболее характерную и существенную особенность обмена веществ в условиях засухи. Настоящее исследование лишает нас возможности принять подобную схему и указывает на более сложные взаимозависимости. Так, например, на первом этапе засухи между 7/VII и 9/VII констатируем совершенно определенное увеличение содержания гемицеллюлоз во всех органах «Гарнет» на 19—24% от контрольных растений. В то же время, наряду с гидролизом крахмала в надземных органах, наблюдается увеличение его содержания в корнях до 133% от контроля, хотя общий баланс крахмала сводится со значительным перевесом гидролиза (прибыль в корнях 3,1 мг, при убыли в надземных органах в 30,1 мг). Однако и в этом случае нельзя говорить о полном подавлении синтетических способностей растения.

Более угнетаемая засухой «Лютесценс» в трубковании между 2/VII и 7/VII обнаруживает убыль гемицеллюлоз в корнях и стеблях при одновременной прибыли в листьях; при этом общий результат сводится к утрате незначительного количества гемицеллюлоз — до 6 мг на 1 г сухой массы.

Баланс крахмала у «Лютесценс» также сводится к убыли его в результате гидролиза в надземных органах. Однако в корнях одновременно синтезируется заметное количество крахмала — до 16 мг на 1 г сухого веса, значительно превосходя величину прибыли крахмала в корнях «Гарнет» (3,1 мг).

Накопление крахмала при засухе в корнях, очевидно, связано с приспособлением ферментативного аппарата клеток к выполнению каких-то существенных биологических функций. Возможной причиной может быть то, что корень и тесно связанный с ним и скрытый в почве узел кущения в меньшей степени подвергаются непосредственной опасности повреждения и отмирания при засухе, по миновании которой запасенный крахмал должен явиться источником восстановления и возобновления роста. Не исключено также, что этому процессу способствует пониженная аэрация среды обитания корней — почвы.

На втором этапе засухи, между 7/VII и 9/VII, движение гемицеллюлоз у обеих пшениц имеет еще более различный характер. В органах «Гарнет» наблюдается снижение количества гемицеллюлоз. При этом ни в одном случае не происходит абсолютного обеднения ими, т. е. опытные растения все еще превышают по содержанию гемицеллюлоз контрольные. У засухоустойчивого «Лютесценс» наблюдаются более сложные движения гемицеллюлоз; содержание последних возрастает в корнях до 105%, в листьях — до 145%, но одновременно снижается в стеблях до 98%. Сопоставление абсолютных величин прибыли 30 мг и убыли 22,8 мг показывает, что прибыль гемицеллюлоз в корнях и листьях покрывается их убылью в стебле. Это движение можно рассматривать как перераспределение гемицеллюлоз из органа менее активной роли в водообмене — стебля в органы первостепенной важности в этом отношении — корень и листья.

Возрастание количества гемицеллюлоз у «Гарнет» в процессе засухи (с 2/VII по 7/VII) ставит вопрос об источниках этого накопления. Ввиду того, что фотосинтез на данном этапе развития растений не может явиться источником сколько-нибудь постоянного и более или менее значительного снабжения материалами для синтеза гемицеллюлоз, последние должны возникать в процессах внутренних превращений. Среди учитываемых нами углеводов исходным материалом могут быть только продукты гидролиза сахарозы и крахмала.

Подсчет показывает, что на создание «моносахаридной реакции» 7/VII у «Гарнет» достаточно затраты около 40 мг сахарозы; фактическая же ее убыль достигает 60,5 мг, одновременно гидролиз крахмала выражается в 28 мг. Возможно, что прирост гемицеллюлоз у «Гарнет», равный 66 мг, в значительной своей части покрывается за счет продуктов гидролиза сахарозы и крахмала. Не исключено также, что изменение содержания гемицеллюлоз находится в зависимости от изменений, претерпеваемых неучитываемыми в нашей работе веществами, например, компонентом клеточных оболочек, лигнином, мобильность которого и немало важная роль среди пластических веществ растения показаны в работах А. М. Палеева (1938). Наблюдающееся при дальнейшей засухе между 7/VII и 9/VII снижение гемицеллюлоз по всем органам «Гарнет» сопровождается обогащением растений сахарозой. То же наблюдается у обеих пшениц при падении количества гемицеллюлоз в связи с возобновлением полива (9/VII, 11/VII (табл. 8)). У «Лютесценс» в период засухи (2/VII — 7/VII) не наблюдается указанной взаимосвязи, — наряду с совпадением (корни) в изменении содержания обоих углеводов, наблюдаются и расхождения. Однако метаболизм «Лютесценс» мог претерпевать некоторые особенности, отклонения в связи с глубоким угнетением засухой. Участие сахарозы в синтезе гемицеллюлоз не может быть прямым, и пути этого превращения неясны, так же как неясна, хотя фактически установлена, связь в этом отношении между сахарозой и крахмалом (Львов, 1936).

Итак, в ходе засухи наблюдаются гидролитические процессы, происходит распад как сахарозы, так крахмала и гемицеллюлоз. Однако одновременно осуществляются и процессы синтеза тех же углеводов. Под воздействием засухи нормальный обмен веществ, очевидно, должен претерпевать сложную и глубокую перестройку. Даже в тех случаях, когда процессы распада принимают значительные размеры, вряд ли есть основания это явление рассматривать как «решительно превалирующее» и тем более расценивать его как признак деградации растительного организма. В частности, в приведенных случаях перераспределения гемицеллюлоз, так же как и при накоплении крахмала в корнях, гидролиз должен явиться обычным, общим условием транспортировки этих ве-

ществ. Увеличение количества растворимых углеводов при засухе скорее свидетельствует об усилении энергии обмена, без чего существенных сдвигов в обычном метаболизме не произойдет.

Возобновление полива 9/VII сопровождается убылью моносахаридов. Убыль наблюдается во всех без исключения органах обеих пшениц, причем содержание моноз падает ниже контроля (за исключением корней «Гарнет»). Так, на 11/VII у «Гарнет» относительное содержание моносахаридов по органам—корень, стебель, лист—составляло: 116,6, 93,5, 95,4% от контроля; у «Лютесценс» соответственно: 78,6 88,8, 86,2%. По мере оправления растений от засухи убыль моносахаридов возрастает. В табл. 9 приведены абсолютные величины убыли моносахаридов. Разница в содержании моносахаридов в корнях контрольных и опытных растений составляла у «Гарнет» 11/VII — 1 мг, 16/VII — уже 3 мг; у «Лютесценс» — 11/VII — 3 мг и 16/VII — 6,5 мг. Та же разница в надземных органах у «Гарнет» 11/VII составила 3 мг, 16/VII — 10 мг; у «Лютесценс» соответственно 7 мг и 13 мг.

Одновременно с этим при возобновлении полива прибывает сахароза. Так, на 11/VII у «Гарнет» относительное содержание сахарозы по органам — корень, стебель, лист — составляло: 183,3, 114,7, 107,3%, т. е. заметно превысило контроль. В противоположность этому, у «Лютесценс» прибыль сахарозы только в корнях несколько превышает контроль (107%); в надземных же органах содержание сахарозы растет только относительно периода засухи (с 51,4% 9/VII до 59,6% 11/VII в стеблях и с 85,6% 9/VII до 88,4% 11/VII в листьях) и, в целом, значительно уступает контролю.

Таблица 9

**Величина прибыли и убыли сахаров при возобновлении полива
11.VII—16.VII (в мг)**

	Гарнет				Лютесценс			
	корень	стебель	лист	сумма надз. орг.	корень	стебель	лист	сумма надз. орг.
Моносахариды								
11. VII .	— 1,0	— 1,0	— 2,0	— 3,0	— 3,0	— 1,5	— 5,5	— 7,0
16. VII .	— 3,0	— 1,0	— 9,0	— 10,0	— 6,5	— 5,0	— 8,0	— 13,0
11. VII .	+ 5,2	+ 2,5	+ 3,0	+ 5,5	+ 0,5	— 11,8	— 5,8	— 18,6
Сахароза 16. VII .	+ 11,8	+ 11,8	+ 3,5	+ 15,3	+ 20,2	+ 12,5	— 5,8	+ 6,7

Оправление растений от засухи сопровождается все большим увеличением количества сахарозы. К 16/VII количество ее «Гарнет» удваивается в корнях и утраивается в надземных органах. У «Лютесценс» содержание ее возрастает еще значительно: в корнях в 40 раз (превышая «Гарнет» вдвое); в надземных органах «недобор» сахарозы, наблюдавшийся 11/VII в стеблях и листьях, сохраняется только в листьях; в целом же происходит накопление, с превышением контроля на 6,7 мг.

Как видно, при возобновлении полива, так же, как и в процессе засухи, изменение содержания сахарозы и моносахаридов совершается противоположным образом. В большинстве случаев прибыль сахарозы значительно больше величины убыли моносахаридов. Так, у «Гарнет» 11/VII (табл. 9) убыль моносахаридов составила 3 мг, прибыль же сахарозы 5,5 мг, 16/VII убыль первых составила 10 мг, прибыль 15,3 мг. Отсюда следует, что обогащение растений сахарозой должно происходить за счет иных, кроме моносахаридов, источников.

Характерно, что более угнетенные в трубковании растения «Лютесценс», очевидно, медленнее оправляющиеся, позднее обнаруживают обогащение сахарозой. Обогащение сахарозой растений, перенесших засуху, является такой же характерной особенностью, как и обогащение растений моносахаридами в самом процессе засухи. Гидролиз полисахаридов на первом этапе оправления растений может найти объяснение в усилении потребности растения в основном пластическом материале синтеза — сахарах. Вполне вероятно также, что фотосинтез в первые дни по возобновлении полива еще не достигает интенсивности, достаточной для покрытия расхода углеводов, связанного с возобновлением роста растений.

Действительно, через пять дней (к 16/VII) гидролиз гемицеллюлоз не только приостанавливается, но сменяется синтезом их, что приводит к обогащению органов растений этим углеводом. Очевидно, наблюдавшееся в этот отрезок времени дальнейшее обогащение растений сахарозой имеет своим источником уже фотосинтетическую деятельность растения.

Полученные результаты можно представить в следующем кратком обобщении.

В противоположность фазе кущения, в фазе трубкования сумма сахаров колеблется мало. При этом изменение содержания моносахаридов в растении противоположно изменению содержания сахарозы.

В процессе потери влаги наблюдается накопление моносахаридов в тканях растений и одновременно утрата сахарозы. При возобновлении полива, наоборот, накапливается сахароза и утрачиваются моносахариды.

Следует отметить, что прибыль моносахаридов в процессе засухи превышает утраты сахарозы; при возобновлении полива убыль моносахаридов не покрывается накоплением сахарозы.

Убыль сахарозы при засухе в ряде случаев сопряжена с возрастанием содержания гемицеллюлоз, количество которых вообще увеличивается в органах активного водообмена — корнях и листьях.

Таким образом, реакция растений на засуху выражается в обогащении растений мобильными моносахаридами, а также полисахаридами, а также полисахаридами коллоидной природы — гемицеллюлозами.

В углеводном обмене при возобновлении водоснабжения следует различать два момента — первый связан с процессами восстановления, он характеризуется утратой моносахаридов, а также гидролизом полисахаридов; для второго, соответствующего более стабильному состоянию растений, характерно обогащение сахарозой и гемицеллюлозами.

ФАЗА КОЛОШЕНИЯ

Ко времени колошения формирование и рост вегетативных органов заканчивается и активность жизненных процессов сосредоточивается в колосе, его зерновках, где совершается формирование зародышей растения и отложение запасных питательных веществ.

Сопоставляя содержание отдельных сахаров в начале изучаемого отрезка времени (с 16/VII по 31/VII, табл. 10), убеждаемся, что во всех органах контрольных растений наблюдается уменьшение содержания моносахаридов. Исключение составляют только корни обеих пшениц, где происходит незначительное увеличение содержания моносахаридов, а также в стеблях «Лютесценс».

Наиболее значительное снижение содержания моносахаридов наблюдается в колосьях (у «Гарнет» с 122,5 мг 16/VII до 36,5 мг 31/VII, у «Лютесценс» соответственно — с 122,5 мг до 30,5 мг). В связи с этим происходит выравнивание в содержании моноз по органам растения. Приняв

Таблица 10

Изменение содержания сахаров в фазе колошения

Воздействие	Время взятия пробы	Сорт пше- ницы	корень				стебель				лист				колос			
			контр.		опытн.		контр.		опытн.		контр.		опытн.		контр.		опытн.	
			в мг	%	в мг	%	в мг	%	в мг	%	в мг	%	в мг	%	в мг	%	в мг	%
С У М А С А Х А Р О В																		
Засуха	16.VII	"Гарнет"	22,8	—	78,8	—	132,3	—	190,0	—	115,0	—	183,7	—	215,0	—	190,0	—
	21.VII		28,7	16,0	55,7	49,8	85,5	92,9	183,7	215,0	115,0	92,9	183,7	215,0	111,0	—	183,7	215,0
	23.VII		35,5	18,0	50,7	98,5	119,6	91,8	107,5	192,6	98,7	91,8	192,6	203,0	105,4	—	192,6	203,0
	25.VII		42,7	26,3	61,6	69,7	49,8	65,1	146,0	198,7	95,0	65,1	198,7	187,5	91,4	—	198,7	187,5
Возобновл. полива	31.VII	"Гарнет"	59,4	67,1	112,9	114,5	51,6	180,0	166,2	117,5	102,5	57,0	166,2	117,5	70,7	—	166,2	117,5
	16.VII		21,3	—	—	—	—	—	121,0	162,5	—	—	162,5	—	—	—	162,5	—
	21.VII		46,0	29,1	63,3	81,3	119,6	101,0	117,3	160,5	118,5	101,0	160,5	195,2	120,0	—	160,5	195,2
	23.VII		55,0	38,0	69,1	75,0	66,4	88,1	117,5	183,5	103,5	88,1	183,5	217,0	118,2	—	183,5	217,0
Возобновл. полива	25.VII	"Люте- ценс"	20,3	35,3	124,6	101,3	165,2	118,5	153,8	80,2	96,0	80,2	153,8	137,0	87,1	—	153,8	137,0
	31.VII		42,5	55,0	129,4	131,0	91,9	111,1	101,0	130,0	112,3	111,1	130,0	113,8	87,5	—	130,0	113,8
	16.VII		12,5	—	—	—	—	—	38,5	122,5	—	—	122,5	—	—	—	122,5	—
	21.VII		12,5	16,0	128,0	36,5	228,1	—	37,0	76,0	52,0	144,4	76,0	89,5	117,7	—	76,0	89,5
Засуха	23.VII	"Гарнет"	13,5	18,0	133,3	21,0	221,4	—	31,0	46,0	148,4	78,5	72,0	91,7	—	72,0	91,7	—
	25.VII		15,0	16,0	106,6	13,5	69,2	—	34,5	56,0	66,6	56,0	48,5	85,6	—	56,0	48,5	
	31.VII		17,0	17,0	100,0	15,2	87,0	—	32,0	36,5	67,0	36,5	30,3	83,6	—	36,5	30,3	
	16.VII		12,5	—	—	—	—	—	54,5	122,5	—	—	122,5	—	—	—	122,5	—
Засуха	21.VII	"Люте- ценс"	16,0	19,3	120,6	29,0	200,0	—	41,0	47,0	117,1	100,0	84,0	84,0	—	100,0	84,0	—
	23.VII		11,5	17,0	147,8	35,0	175,0	—	35,0	41,0	117,0	60,0	72,0	120,0	—	60,0	72,0	
	25.VII		11,0	13,5	122,7	17,0	80,9	—	43,0	32,0	74,0	60,0	50,0	83,3	—	60,0	50,0	
	31.VII		13,5	13,5	100,0	13,0	65,0	—	33,0	27,0	81,8	30,5	27,5	90,1	—	30,5	27,5	
С А Х А Р О З А																		
Засуха	16.VII	"Гарнет"	10,3	—	56,8	—	93,8	—	67,5	—	—	—	67,5	—	—	—	67,5	—
	21.VII		16,2	0,0	42,5	13,3	31,3	31,3	87,7	107,7	63,0	71,3	107,7	125,5	116,5	—	107,7	125,5
	23.VII		22,0	0,0	61,3	52,0	84,8	84,8	76,5	114,0	52,7	69,0	114,0	131,0	114,8	—	114,0	131,0
	25.VII		37,7	10,3	27,3	56,2	46,7	46,7	111,5	142,7	73,0	65,5	142,7	139,0	97,4	—	142,7	139,0
Возобновл. полива	31.VII	"Гарнет"	42,4	50,0	118,0	99,3	92,4	148,0	129,7	81,0	55,0	55,0	129,7	87,0	67,1	—	129,7	87,0
	16.VII		8,8	—	—	—	—	—	66,5	40,5	—	—	40,5	—	—	—	40,5	—
	21.VII		30,0	16,8	56,0	52,3	96,8	96,8	76,3	60,5	70,5	92,4	60,5	98,5	162,8	—	60,5	98,5
	23.VII		43,5	13,8	31,7	40,0	43,0	43,0	82,5	123,5	62,5	75,7	123,5	145,0	117,4	—	123,5	145,0
Возобновл. полива	25.VII	"Люте- ценс"	9,3	21,8	234,4	84,3	209,2	75,5	93,8	64,0	84,8	84,8	93,8	87,0	92,7	—	93,8	87,0
	31.VII		29,0	41,5	143,1	118,0	96,3	96,3	68,0	99,5	85,3	125,4	99,5	86,3	86,7	—	99,5	86,3

содержание моносахаридов в корне за единицу, получаем, например, для Гарнет следующий ряд величин:

	Корень	Стебель	Лист	Колос
16/VII	1,0	1,90	3,1	6,80
31/VII	1,0	1,03	1,2	2,15

Если 16/VII содержание моноз в листьях втрое, а в колосе почти в десять раз превышало содержание их в корнях, то, спустя 15 дней, содержание моноз в листьях почти сравнивается с корнями; в колосе же оно только вдвое с небольшим выше, чем в корнях. Изменение содержания сахарозы носит несколько иной характер. По данным М. А. Дешевой (1945), в процессе роста и дифференцировки колоса яровых пшениц наблюдается преобладание сахарозы, в пробах же, близких к колошению, содержание глюкозы начинает превышать содержание сахарозы.

Результаты нашей работы совпадают с приведенными данными. В колосе «Гарнет» 16/VII содержание моносахаридов составило 122,5 мг, сахарозы же 67,5 мг; у «Лютесценс» соответственно моносахаридов 122,5 мг, сахарозы 40,5 мг. Однако к 31/VII соотношение (в связи с резким оттоком моносахаридов) вновь меняется в пользу сахарозы: содержание последней у «Гарнет» составляет 129,7 мг, у «Лютесценс» 99,5 мг, содержание же моносахаридов составляет 36,5 мг («Гарнет») и 30,5 мг «Лютесценс»). Однако содержание сахарозы в колосе 31/VII уже не является максимальным, оно также снижается, достигнув максимальной величины 23/VII для «Лютесценс» и 25/VII для «Гарнет».

Возможно, что изменение содержания сахарозы, связано с общим процессом оттока и превращений углеводов в колосе, однако, оно совершается замедленно, и сахароза успевает накапливаться в растении.

Сопоставление величины оттока моносахаридов между 16/VII и 31/VII, с одновременным приростом крахмала в колосе (у «Гарнет» с 40,6 мг до 178,8 мг, у «Лютесценс» с 48,2 мг до 176,5 мг) показывает, что вся величина прироста крахмала в колосе не может покрываться моносахаридами, и участие также и сахарозы в этом процессе не исключено.

Распределение моносахаридов и сахарозы по органам растения обнаруживает закономерность, отмеченную и в предшествующем изложении: их количество возрастает снизу вверх. Так, сумма сахаров у «Гарнет» последовательно по органам — корень, стебель, лист, колос — составила 16/VII 22,8 мг, 79,8 мг, 132,3 мг и 190 мг; у «Лютесценс» 21,3 мг, 52,5 мг, 121 мг и 162,5 мг. По всем последующим датам закономерность сохраняется, что является показателем значительной устойчивости явления. Среднее (из 5 проб) содержание моносахаридов и сахарозы по органам полностью отвечает указанной закономерности. По данным С. Д. Львова (1936) количество сахаров также возрастает снизу вверх по ярусам листьев.

Что касается количественного соотношения моносахаридов и сахарозы, то здесь необходимо отметить все возрастающее преобладание сахарозы. Так, если 16/VII в корнях растений преобладали моносахариды (что характерно для всего предшествующего периода развития растений), то к 31/VII наблюдается значительное преобладание сахарозы (табл. 10). В надземных вегетативных органах преобладание сахарозы от 16/VII к 31/VII сильно возрастает, что видно из следующих данных (за единицу принято количество моносахаридов):

	Стебель		Лист	
	16.VII;	31.VII	16.VII;	31.VII
„Гарнет“	1:2,4;	1:6,3	1:2,4;	1:4,6
„Лютесценс“	1:2;	1:6	1:2,2;	1:2

В колосе же, как и в корнях, первоначальное преобладание моносахаридов 16/VII («Гарнет») 1,8 : 1 и «Лютесценс» 3 : 1) сменяется в пользу сахарозы («Гарнет» 1 : 4,6 и «Лютесценс» 1 : 3,3).

Полив растений при колошении прекращен 16/VII в связи с началом этой фазы. Первая уборка растений в условиях засухи произведена 21/VII, вторая 23/VII. В этот же день возобновлен полив. Первая уборка по возобновлении полива произведена 25/VII, вторая 31/VII.

Фаза колошения, наряду с фазой трубкования, оказалась периодом пониженной устойчивости растений к засухе. В этой фазе «Гарнет» испытывает наибольшее угнетение и максимально снижает урожай (табл. 1).

Обращаясь к изменению содержания суммы сахаров в условиях засухи, констатируем у «Гарнет» к 21/VII снижение их количества по всем вегетативным органам (табл. 10). К 23/VII наблюдается дальнейшее обеднение корней и листьев в этом отношении при довольно значительном возрастании суммы сахаров в стеблях. У засухоустойчивой «Лютесценс» к 21/VII снижение суммы сахаров выражено слабо, оно наблюдается только в корнях, при этом сумма сахаров практически неизменна в листьях, но значительно возрастает в стеблях растений; к 23/VII по всем вегетативным органам сумма сахаров падает ниже контроля. Одновременно в колосьях обеих пшениц сумма сахаров возрастает, при этом более значительно на первом этапе засухи (до 111—120%) и в большей мере у засухоустойчивой «Лютесценс». Общий итог таков: сумма сахаров при засухе снижается в корнях и листьях, возрастает в отдельные сроки в стеблях, и во всех случаях происходит обогащение сахарами колосьев. Как и в трубковании, в большинстве случаев изменение содержания суммы сахаров складывается из прямо противоположного изменения содержания моносахаридов и сахарозы. В ответ на засуху во всех вегетативных органах растений возрастает содержание моносахаридов и одновременно убывает сахароза. В тех случаях, когда приток моносахаридов превышает убыль сахарозы, происходит возрастание суммы сахаров, это явление наблюдается в стеблях растений. Увеличение суммы сахаров в колосе является следствием обогащения их как моносахаридами, так и сахарозой.

В табл. 11 представлены величины прибыли и убыли сахаров и крахмала в процессе засухи в абсолютном значении.

Как видно из сопоставления прибыли и убыли сахаров, в преобладающем большинстве случаев убыль сахарозы по вегетативным органам больше величины прибыли моносахаридов. Если взять суммарные величины по вегетативным органам, то только в одном случае («Лютесценс», 21/VII) прибыль моносахаридов (24,8 мг) несколько превосходит величину убыли сахарозы (20,7 мг). Таким образом, создается возможность и в данном случае основной источник прибыли моносахаридов усматривать в гидролизе сахарозы. Подтверждение этому дает анализ изменения содержания крахмала. Как видно из таблицы, гидролиз крахмала при засухе в фазе колошения не представляет собой общего явления. При наличии убыли крахмала в листьях и стеблях, в корнях (как и в фазе трубкования) происходит накопление крахмала. В зависимости от этого абсолютная величина прибыли моносахаридов здесь незначительна

Таблица 11

Величины прибыли и убыли сахаров и крахмала в ходе засухи
(в мг на 1 г сухой массы)

Вид углевода	Сроки учета	„Гарнет“					„Лютесценс“				
		корень	стебель	лист	сумма вег. орг.	колос	корень	стебель	лист	сумма вег. орг.	колос
Моносах.	21.VII	+ 3,5	+ 20,5	+ 16,0	+ 40,0	+ 13,5	+ 3,3	+ 14,5	+ 7,5	+ 24,8	- 16,0
	23.VII	+ 4,5	+ 25,5	+ 15,0	+ 45,0	- 6,5	+ 5,5	+ 15,0	+ 6,0	+ 26,5	+ 12,0
Сахароза	21.VII	- 16,2	- 29,9	- 24,7	- 70,1	+ 17,7	- 13,2	- 1,7	- 5,8	- 20,7	- 38,0
	23.VII	- 22,0	- 9,3	- 23,8	- 55,1	+ 17,0	- 29,7	- 53,0	- 20,0	- 10,27	+ 21,5
Крахмал	21.VII	+ 18,8	- 22,2			+ 5,2	+ 7,6	- 15,7			+ 50,5
	23.VII	+ 12,1	- 36,7			+ 9,4	+ 17,5	- 37,5			+ 32,7

(3,5—5,5 мг). В то же время убыль сахарозы в корнях, в общем, мало уступает убыли ее в стеблях и листьях. Очевидно, в данном случае основная масса сахарозы потребляется на синтез крахмала. Точного количественного соотношения между количеством убыли сахарозы и суммой прибыли моноз и крахмала при этом нет; однако только в одном случае («Гарнет», 21/VII) убыль сахарозы меньше суммы монозы плюс крахмал, в других она больше.

Очень существенным является также увеличение количества крахмала в колосьях. Это явление должно иметь в своей основе усиление притока растворимых углеводов из вегетативных органов — листьев и стеблей. Из этого следует также, что обогащение колосьев сахарами представляет собой не локальное явление, связанное с гидролизом имевшегося до засухи крахмала, но также результат стимуляции оттока.

Высокое содержание моносахаридов в стеблях (где оно максимально среди других вегетативных органов) свидетельствует об усилении транспортировки продуктов гидролиза крахмала и сахарозы из надземных вегетативных органов.

Очевидно, засуха стимулирует переброску моносахаридов и сахарозы в колос; при этом стимулируются также процессы превращения сахаров в крахмал. Выше было показано, что у контрольных растений в процесс превращения веществ в колосе прежде всего вовлекаются моносахариды. У растений, подвергшихся воздействию засухи, содержание моносахаридов в колосе не только ниже содержания сахарозы, но в отдельные сроки учета претерпевает снижение по сравнению с контролем.

Так, в колосе «Лютесценс» 23/VII наблюдается убыль моносахаридов в количестве 16 мг, у «Гарнет» 21/VII 6 мг. Этим срокам соответствует и максимальное накопление крахмала (50,5 мг для «Лютесценс» и 9,4 мг для «Гарнет»). В даты же прибыли моносахаридов в колосе (21/VII у «Лютесценс» и 23/VII у «Гарнет») наблюдаются более низкие величины накопления крахмала (32,7 мг в первом случае и 5,2 мг во втором).

Как видно из табл. 11, превращения углеводов у засухоустойчивой «Лютесценс» протекают с большей скоростью; об этом свидетельствует: 1) высокие количества накопления крахмала, 2) более низкие величины содержания моносахаридов в стеблях и листьях и 3) более высокое содержание в колосе сахарозы, вовлечение которой в метаболизм вообще протекает замедленно. Кроме того, интенсивность этих процессов достигает у «Лютесценс» значительной величины уже на первом этапе засухи.

У неустойчивой к засухе «Гарнет» усиленный отток моноз и накопление крахмала приходится на более поздний срок — к 23/VII и протекают менее интенсивно.

Вопрос о превращениях крахмала при засухе на основе наших данных не может решаться односторонне. При засухе наблюдается как гидролиз крахмала (надземные вегетативные органы), так и синтез его (корни и колос). Гидролиз в надземных органах протекает тем глубже, чем больше длится засуха. Убыль крахмала в надземных вегетативных органах превышает его прибыль в корнях, и общий баланс по вегетативным органам сводится к убыли, указывая на возможное происхождение части моносахаридов при засухе за счет крахмала надземных органов. Это явление (связь между гидролизом крахмала в надземных вегетативных органах и накоплением моносахаридов) отмечено в литературе и возведено, как было уже отмечено, в общее правило.

Баланс крахмала в целом, с учетом изменения содержания его в колосьях, указывает на безусловное преобладание синтеза крахмала у засухоустойчивой «Лютесценс». Так (табл. 11), сумма прибыли крахмала в растении (корень+колос) 21/VII составила 58,1 мг, а величина убыли в надземных вегетативных органах — 15,7 мг; 23/VII та же прибыль равнялась 50,2 мг при убыли в 37,5 мг. У неустойчивой к засухе «Гарнет» в первый срок (21/VII) синтез также несколько превышает гидролиз (прибыль 24 мг, убыль 22,2 мг); к 23/VII преобладает распад крахмала: прибыль составила 21,5 мг, убыль же 36,7 мг.

Таким образом, засуха, особенно на первом этапе, стимулирует накопление крахмала, причем больше у засухоустойчивого сорта. В создании «моносахаридной реакции» на засуху у засухоустойчивого «Лютесценс» гидролиз крахмала может не играть роли.

Описанный ход биохимических превращений углеводов находится в органической связи с ходом жизненных процессов растения в целом. Засуха ускоряет развитие растений. Так, у «Лютесценс» сокращение времени от всходов до колошения составило 11 дней; жизненный цикл растения укорачивается при общей стимуляции тех сторон метаболизма, которые связаны с завершением жизненного цикла — формированием зерновок, образованием достаточно мощного эндосперма. Усиление притока сахаров к колосу объясняется возрастанием веса зерна «Лютесценс» до 104,3% к контролю, при снижении общего его урожая до 81,9%. То же и у «Гарнет»: здесь происходит незначительное снижение абсолютного веса зерна (93% к контролю) при резком падении общего урожая его (до 27%).

Таблица 12

Величины прибыли—убыли гемицеллюлоз по органам при колошении
в мг на 1 г сухой массы

	Сроки учета	Корень	Стебель	Лист	Колос	Сумма корн.+листа
„Гарнет“	21. VII	+ 4,2	+18,4	+ 6,8	— 7,8	+11,0
	23. VII	+ 4,6	—34,3	+38,1	+ 8,3	+42,7
„Лютесценс“	21. VII	+18,0	— 5,6	+36,3	+12,7	+54,3
	23. VII	+15,8	—36,8	+21,5	— 3,5	+37,3

Обратимся к превращению гемицеллюлоз. В табл. 12 приведены величины убыли и прибыли гемицеллюлоз по органам растений. Совершенно

определенно наблюдается утрата стеблями гемицеллюлоз при одновременном обогащении ими корней и листьев, т. е. органов, активных в водобмене. У засухоустойчивой «Лютесценс» на 23/VII величины убыли гемицеллюлоз в стебле и прибыли их в корнях и листьях сбалансированы, т. е. по существу происходит перераспределение гемицеллюлоз.

Одновременно в колосе наблюдается незначительная утрата гемицеллюлоз. В двух других случаях (23/VII у «Гарнет» и 21/VII у «Лютесценс») сумма прибыли гемицеллюлоз больше ее убыли. Очевидно, при засухе возможен и синтез гемицеллюлоз; видимо, он не подвергается полному угнетению. Изменение содержания гемицеллюлоз при засухе в рассмотренное выше изменение содержания углеводов не вносит существенных изменений. Перераспределение гемицеллюлоз по органам имеет характер несколько обособленного по своему физиологическому смыслу явления. Из приведенного следует, что изменение содержания гемицеллюлоз ничего не может дать в пользу взглядов, выдвигающих на первое место гидролитический распад как превалирующую особенность углеводного обмена при засухе. При этом, однако, не исключены и случаи гидролиза гемицеллюлоз в отдельные моменты засухи. Так, у «Гарнет» 21/VII сумма прибыли гемицеллюлоз в 11 мг уступает в сумме ее убыли в 26,2 мг. В этом случае источником и моносахаридной реакции при засухе у «Гарнет» может явиться не только крахмал, но и гемицеллюлозы.

Возобновление полива 23/VII (на 8-й день от начала засухи) сопровождалось, как и в трубковании, убылью моноз по всем надземным органам, в том числе и колосу (табл. 10). Так, у «Гарнет» 25/VII содержание моноз по органам — стебель, лист и колос — составляло: 69,2, 66,6 и 86,6%; у «Лютесценс» соответственно: 80,9, 74,6, 83,3%. Из надземных органов относительно наименьшую утрату моноз претерпевает колос. По мере оправления растений от засухи, убыль моносахаридов уменьшается уже на первом этапе оправления (табл. 12).

Таблица 13

Величина прибыли и убыли сахаров и крахмала при возобновлении полива 25. VII—31. VII

Углеводы		„Г а р н е т“					„Л ю т е с ц е н с“				
		ко- рень	стеб.	лист	колос	сумма	ко- рень	стеб.	лист	колос	сумма
Моноса- хариды	25. VII	+ 1,0	— 6,0	—11,5	— 7,5	— 24,0	+ 2,5	— 4,0	— 11,0	— 10,0	— 22,5
	31. VII	0,0	— 2,3	—10,5	— 6,0	— 18,0	0,0	— 7,0	— 6,0	— 3,0	— 16,0
Сахароза	25. VII	—27,4	—64,2	—38,5	— 3,4	—106,4	+12,5	+44,0	— 11,5	— 6,8	+ 38,2
	31. VII	+ 7,6	— 8,1	—67,0	—42,7	—110,2	+12,5	— 4,5	+ 17,3	—13,2	+ 12,1
Крахмал	25. VII	+ 5,5	+17,7	—20,7	— 4,1	— 1,6	— 6,0	—14,0	— 12,3	— 3,8	— 36,1
	31. VII	+ 0,5	+ 8,0	+ 5,7	— 4,3	+ 9,9	— 0,2	+ 6,0	— 5,4	+ 14,4	+ 14,8

Убыль моносахаридов у менее угнетенной в фазе колошения «Лютесценс» сопровождается увеличением содержания сахарозы, хотя оно и не носит прогрессирующего характера. Неустойчивая «Гарнет», претерпевшая при засухе в колошении максимальное снижение урожая, при возобновлении полива не обнаруживает прибыли сахарозы; наоборот, убыль ее при этом превышает таковую моносахаридов в 4—6 раз.

Общая тенденция растений, перенесших засуху, к обогащению сахарозой (табл. 13) обнаруживается у «Гарнет» только в корневой системе (31/VII прибыль 7,6 мг сахарозы). Возможно, что это указывает на способность корневой системы более быстро восстанавливать нормальную жизнедеятельность (см. также табл. 9).

Оправление растений при возобновлении полива, очевидно, связано с восстановлением клеток, тканей и возобновлением роста, главным образом, побегов «подгона». На первом этапе оправления в связи с этим наблюдается убыль не только моноз и сахарозы (у «Гарнет»), но и крахмала.

У «Гарнет» убыль крахмала наблюдается в листьях и колосьях, стебли же обогащаются крахмалом, и потери его растением в целом ничтожны. «Лютесценс» теряет значительное количество крахмала преимущественно за счет вегетативных органов (25/VIII—36,1 мг). На втором этапе оправления, очевидно, в связи с восстановлением энергии фотосинтеза, снижается потребление моноз и происходит обогащение растений крахмалом: прибыль по растению в целом 31/VII у «Гарнет» составила 9,9 мг, у «Лютесценс» 14,8 мг. Характерно при этом, что у «Гарнет» к указанному сроку в колосе не восстанавливается нормальное содержание крахмала, тогда как у «Лютесценс» наблюдается обогащение им колоса.

Таблица 14

Величина прибыли и убыли гемицеллюлоз при возобновлении полива 25—31/VII

Даты	„Г а р н е т“					„Л ю т е с ц е н с“				
	ко- рень	стеб.	лист	колос	сумма	корень	стеб.	лист	колос	сумма
25. VII	- 9,0	- 9,3	-10,5	+ 4,3	-25,3	+10,3	-36,0	- 1,8	+22,1	- 5,4
31. VII	+16,2	- 3,8	+ 8,8	0,2	+21,2	-11,3	-53,7	+28,1	+18,1	-19,5

Возобновление полива различно отражается и на изменении содержания гемицеллюлоз у обеих пшениц. Неустойчивый к засухе «Гарнет» в целом утрачивает заметное количество гемицеллюлоз к 25/VII, но в последующем содержание их возрастает вновь до 21,2 мг. Однако при этом обогащаются вегетативные органы, но не колос. Засухоустойчивый «Лютесценс», наоборот, утрачивает некоторое количество гемицеллюлоз, особенно в стеблях, но при этом наблюдается обогащение ими колосьев. Таким образом, засухоустойчивый сорт обнаруживает большую способность к сохранению накопленных запасных веществ колоса.

Изменение содержания углеводов в фазе колошения имеет много общего с изменением в фазе трубкования. Под влиянием засухи в органах растений увеличивается количество моносахаридов и одновременно снижается содержание сахарозы. Сумма сахаров при этом в большинстве случаев снижается в связи с перевесом оттока сахарозы. Увеличение суммы сахаров наблюдается по отдельным срокам только в транспортирующих органах — стеблях, в связи с преобладанием притока моносахаридов.

Под влиянием обезвоживания растений сумма сахаров в колосе возрастает, — возрастает и содержание крахмала. При этом обнаруживается прямая зависимость между накоплением моносахаридов и крахмала: чем меньше первое, тем больше второе. Величина накопления крахмала в ко-

лосе не покрывается суммарным количеством оттока моносахаридов из вегетативных органов, что указывает на наличие притока других сахаров.

Засуха оказывает, несомненно, стимулирующее влияние на обмен углеводов в фазе колошения, усиливая приток сахаров к колосу и их превращение в запасной крахмал.

При возобновлении полива, как в трубковании, наблюдается снижение содержания моносахаридов, при этом у менее угнетенной в колошении «Лютесценс» одновременно наблюдается и обогащение растений сахарозой.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

1. Углеводный обмен при засухе выражается различно на разных фазах развития растений яровых пшениц. При этом характер явлений в трубковании и колошении имеет общие черты и существенные отличия от углеводного обмена в фазе кущения.

2. Наиболее общим явлением при засухе (не имевшем исключений) можно считать увеличение количества моносахаридов в вегетативных органах растений и, наоборот, убыль их при возобновлении полива.

3. В фазе кущения при засухе, одновременно с увеличением количества моносахаридов, возрастает также и содержание сахарозы, в результате чего сумма сахаров растет.

В трубковании и колошении изменение содержания сахаров имеет противоположное направление: прибыль моносахаридов сопровождается убылью сахарозы; в преобладающем большинстве случаев величина убыли сахарозы превышает прибыль моносахаридов, в связи с чем сумма сахаров в ряде случаев несколько снижается.

4. Источником сахаров в фазе кущения не могут быть полисахариды (крахмал и гемицеллюлозы), так как величина гидролиза крахмала недостаточна для покрытия прибыли сахаров; гидролиз гемицеллюлоз не только отсутствует, но, наоборот, синтез их растет в подземной и надземной частях. Вероятным источником сахаров и синтеза гемицеллюлоз при засухе в кущении является фотосинтез в условиях подавленного роста растений.

5. В фазах трубкования и колошения основным источником моносахаридов, возникающих при засухе, является сахароза, содержание которой в тканях растений, произрастающих в нормальных условиях водоснабжения, вообще значительно выше количества моносахаридов. Весьма возможно участие сахарозы также и в синтезе гемицеллюлоз, что в ряде случаев находит подтверждение как в количественных соотношениях между этими углеводами, так и в особенностях изменения их содержания в растениях.

6. При засухе не наблюдается обеднения растений гемицеллюлозами как общего явления. В ряде случаев в фазах трубкования и колошения, в процессе засухи происходит заметное обогащение гемицеллюлозами корней и листьев, т. е. органов, играющих активную роль в водообмене, при почти равновеликой потере гемицеллюлоз стеблями растений.

При возобновлении полива наблюдается гидролиз гемицеллюлоз, убыль их наряду с убылью моносахаридов, что связано преимущественно с первым этапом возобновления полива; несколько спустя при этом, убыль гемицеллюлоз прекращается, и растения вновь накапливают повышенное их количество. Возможно, что гемицеллюлозы могут играть роль не только мобильного запасного углевода, но и участвуют в регулировании водообмена.

7. Обогащение сахарозой оправляющихся растений относится преимущественно к концу периода возобновления полива. Увеличение количества сахарозы значительнее при меньшей степени угнетения засухой. В результате глубокого угнетения («критический период») растений «Лютесценс» в трубковании, а особенно растений «Гарнет» в колошении, обогащение сахарозой резко задерживается. Растения, перенесшие засуху при условии не слишком значительного угнетения, оказываются более богатыми сахарозой и гемицеллюлозами.

8. Моносахариды характеризуются значительной подвижностью. В нормальных условиях водоснабжения растений они раньше сахарозы оттекают к колосу и превращаются в запасные вещества. В условиях засухи усиление метаболизма углеводов, в первую очередь, сказывается в дальнейшей стимуляции оттока моносахаридов и их превращений в колосе; при возобновлении полива, в связи с процессами восстановления нормальной жизнедеятельности растения, неизменно наблюдается затрата моносахаридов.

Увеличение количества моносахаридов как наиболее общий показатель реакции растений на засуху следует считать следствием усиления энергии углеводного обмена при недостатке водоснабжения. Биохимическая мобильность этой формы, ее транспортабельность, является основой, на которой возможна перестройка обычного метаболизма и осуществление приспособительных процессов, вызываемых изменениями в условиях существования в связи с засухой.

9. Стимуляция обмена веществ при засухе находится в органической связи с общим ускорением жизненного цикла растений, с сокращением вегетативного периода. Усиление энергии углеводного обмена способствует нормальному завершению жизненного цикла, так как при этом усиливается питание оставшихся неповрежденными цветков, завязей, зерновок.

В связи с этим, при засухе наблюдается лишь незначительное снижение веса тысячи зерен, при весьма значительном снижении общего урожая у «Гарнет» и некотором увеличении его у «Лютесценс».

10. Получившие довольно широкое распространение в науке представления, согласно которым при засухе в тканях растений преобладают процессы гидролиза, а наличие их связывается с деградацией растений, представляются нам односторонними. Гидролиз одних сложных углеводов в ряде случаев сопровождается синтезом других углеводов. Гидролиз крахмала при засухе не имеет характера всеобщего явления. В трубковании и колошении убыль крахмала в надземных вегетативных органах сопровождается его синтезом в корнях и колосьях, что, очевидно, стоит в связи с биологическим назначением этих синтезов. Гидролиз гемицеллюлоз в стеблях протекает параллельно синтезу их в корнях и листьях.

Следует не упускать из вида, что гидролитические процессы в растениях являются условием транспортировки высокомолекулярных соединений. Усиление гидролиза может в значительной степени отображать возросшую энергию общего и углеводного метаболизма в соответствии с приспособительными реакциями растений в условиях засухи.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев А. М., Физиологические основы влияния засухи на растение. Учен. зап. Казанск. ун-та, 1937.

Благовещенский А. В., Биохимия растений, Химтехиздат, 1934.

Васильев И. М., Влияние засухи на превращение углеводов в пшеницах, Тр. прикл. бот., ген. и сел., т. 17, вып. 5, 1931.

Дешёва М. А., Углеводный и минеральный режим зачаточного колоса пшеницы при различных внешних условиях. Докл. всесоюзн. совещ. по физиологии растений, вып. II, 1945.

Заблуда Г. В., К методике сравнительного изучения засухоустойчивости пшениц. „Сов. ботаника“, № 5—6, 1940.

Зайцева А. А., Влияние почвенной засухи на фотосинтез. Изв. Акад. наук СССР, сер. биол., № 1, 1936.

Кизель А. Р., Практическое руководство по биохимии растений. Биомедгиз, 1934.

Лобов Ф. М., Влага как фактор роста и развития яровой пшеницы (диссертация), 1939.

Львов С. Д. и Фихтенгольц С. С., К вопросу о биохимических основах засухоустойчивости. Тр. Бот. ин-та Акад. наук СССР, бот. серия, IV, вып. 2, 1936.

Максимов Н. А., Подавление ростовых процессов, как основная причина снижения урожаев при засухе, „Успехи сов. биологии“, т. XI, вып. 1, 1939.

Палеев А. М., Динамика образования различных компонентов клеточной стенки ржаной соломы *S. segetale*. „Биохимия“, т. II, вып. 1, 1937.

Палеев А. М., Роль углеводов клеточной стенки соломы и листьев *S. segetale* в образовании зерна. „Биохимия“, т. III, вып. 2, 1938.

Сисакян Н. М., Биохимическая характеристика засухоустойчивости растений. Изд. Акад. наук СССР, 1940.

Сказкин Ф. Д., Изучение засухоустойчивости культурных злаков в различные периоды их жизни, „Сов. ботаника“, № 5—6, 1940.

Hagedorn und Jensen Zum Microbestimmung des Blutzuckers mittels Ferri-cyanid, „Bioch. Ztschr.“, B. 135, S. 46, 1922.

Molisch H. Über den Einfluss der Transpiration auf das Verschwinden der Stärke in der Blättern, Berichte d. Bot. Ges., Bd 34, 1921.

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ТОЧКАХ РОСТА
ПШЕНИЦЫ В СВЯЗИ СО СТАДИЙНЫМ РАЗВИТИЕМ И ПРИ
РАЗЛИЧНОЙ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ¹**

Т. А. ЭМИХ и Ф. Д. СКАЗКИН

Отношение растения к различному увлажнению почвы уже давно привлекало внимание многих исследователей и практических работников.

Изучение этого вопроса важно для засушливых районов нашей страны, в особенности после исторического постановления партии и правительства от 24/X 1948 г. о широком наступлении на засуху.

Для правильного применения орошения, а также ряда других агротехнических приемов по борьбе с засухой необходимо тщательно изучить отношение полевых растений к недостатку воды в почве в различные периоды их развития. Данный вопрос исследуется в настоящее время в различных направлениях.

Культурные растения во все периоды своей жизни нуждаются в достаточном водоснабжении. Только при этих условиях, при наличии соответствующей агротехники и правильном применении удобрения, можно получить высокий и высококачественный урожай.

Тем не менее, в агрономической литературе имеется ряд указаний на наличие у полевых растений, в частности, у культурных злаков, «критических периодов», т. е. наиболее чувствительных периодов к недостатку воды в почве. В прошлом их обычно связывали с наступлением той или иной фазы развития (Броунов, 1916; Заленский, 1922; Сказкин, 1938 и др.).

Несмотря на появление обстоятельной работы Заблуда (1948), все же нельзя считать окончательно решенным вопрос о том, в какой стадии развития наши культурные злаки наиболее чувствительны к недостатку воды в почве.

Для решения этого вопроса необходимо знать те морфологические изменения в точке роста злаков, которые могли бы быть в известной мере показателями начала или окончания той или иной стадии развития.

Несмотря на противоречия, имеющиеся в литературе по данному вопросу у разных авторов (см. хотя бы Сапегин, 1938, 1939, 1940, 1941; Заблуда, 1938, 1940а, 1940б, 1948; Олейникова, 1946), можно полагать, что окончание стадии яровизации и начало световой связаны у наших зерновых злаков (овес, пшеница, ячмень и др.), в том случае, если они не яровизированы, с появлением двойных бугорков, т. е. началом образования зачаточных колосков на конусе нарастания стебля. Оконча-

¹ Краткое изложение некоторых глав диссертации Т. А. Эмих на степень кандидата биологических наук. Защищена в 1941 г. Руков. Ф. Д. Сказкин.

ние световой стадии приурочивают или к началу закладки тычиночных бугорков (Сапегин, 1941), или ко времени начала образования пыльцы (тетрад) в пыльниках (Заблуда, 1941).

Имеющаяся литература по вопросу о влиянии недостатка воды в почве на формирование конуса нарастания стебля пшеницы все же разноречива. Сапегин (1940) «критическим периодом» по отношению к недостатку воды в почве, недостатку минерального питания и другим неблагоприятным факторам считает период (детерминационный, по терминологии Сапегина), который связан с началом световой стадии и в который определяется число закладываемых колосков. При действии засухи в этот период задерживается рост конуса нарастания стебля, на нем образуется меньшее число колосков. Дальнейшие благоприятные условия уже не в состоянии исправить (снять) последствия засухи. В результате урожай растения снижается за счет уменьшения числа заложившихся колосков. По мнению А. А. Сапегина, продолжительность воздействия засухи и время «детерминационного» периода (начало, середина или конец его) не играют при этом существенной роли.

Однако в ряде более ранних работ настоятельно указывалось на то, что «критический период» к недостатку воды в почве лежит ближе к колошению (период заложения цветков) и цветению (Заленский, 1922; Сказкин, 1938; Максимов, 1926, 1944 и др.). В более поздних работах (см., например, Минина, 1940а, 1940б, 1941 и др.) мы находим указания, что влажность и температура воздуха играют решающую роль именно в период формирования цветков и цветения.

Примерно к этому времени было высказано также мнение, что наши культурные злаки все же более устойчивы к недостатку воды в почве в стадию яровизации и менее устойчивы — в световую. Они наименее устойчивы в самом конце световой стадии и в последующий период развития (Сказкин, 1940).

При проведении настоящей работы мы стремились изучить морфогенез точки роста яровой пшеницы при недостатке воды в почве в различные стадии развития, а также установить, за счет повреждения каких элементов колоса снижается урожайность растения.

Экспериментальная часть данной работы была выполнена в период 1939—1940 гг. Сама работа была написана в 1940 г. По независящим от автора обстоятельствам она своевременно не могла быть опубликована.

Краткое изложение результатов работы и предлагаем ниже.

МЕТОДИКА

Для разрешения поставленной задачи, в течение двух лет (1939—1940), нами проводились опыты в вегетационном домике лаборатории физиологии растений Естественно-научного института им. Лесгафта в Лесном в Ленинграде.

Работа велась с яровой засухоустойчивой пшеницей «Лютесценс 62» и незасухоустойчивой «Гарнет».

Опыты ставились в глиняных горшках, емкостью в 2 кг почвы, выкрашенных внутри черным лаком для уменьшения испарения с поверхности. Для того чтобы иметь возможность наблюдать действие процесса яровизации на ход формирования конуса нарастания и действие недостатка воды в почве, работа на этом фоне велась как с яровизированными, так и с неяровизированными пшеницами.

Контрольные растения выращивались при влажности почвы 70% от полной влагоемкости, для опытных растений в различные периоды их

развития влажность почвы снижалась временно до 25% от полной влагоемкости, после чего она вновь доводилась до 70%.

Опыты проводились в пяти вариантах. В первый вариант вошли растения, которые должны были испытать недостаток воды в почве с момента всходов и до начала кущения, во второй вариант — растения, которые должны были испытать недостаток воды в почве от начала кущения до выхода в трубку, и в третий вариант вошли растения, которые должны были испытать недостаток воды в почве с момента выхода в трубку до начала колошения; в четвертый вариант — растения, которые должны были испытать недостаток воды в почве при начале колошения; в пятый вариант (контроль) — растения, получавшие в течение всей вегетации влажность 70% от полной влагоемкости.

Сроки действия недостатка воды в почве были увязаны нами с фазами развития, с одной стороны, а с другой — со стадиями развития. Действие недостатка воды в первом варианте должно было совпасть с прохождением стадии яровизации, действие недостатка воды во втором варианте должно было захватить прохождение световой стадии. Интересно было также захватить и начало последующего за световой стадией периода — периода, когда в пыльниках идет формирование пыльцы, для чего и был поставлен третий вариант. Вариант четвертый давал нам возможность проследить влияние недостатка воды в почве уже в самый момент колошения и цветения.

Для наблюдения за ходом формирования конуса нарастания пробы брались каждые два дня, начиная с десятого дня после появления всходов.

Конус нарастания препарировались и рассматривались под микроскопом, измерялись окуляр-микрометром и зарисовывались с помощью рисовальной призмы.

Для выяснения действия недостатка воды в почве на рост и развитие конуса нарастания и колоса измерялась длина точки роста и колоса главного и бокового стеблей, подсчитывалось число заложённых и развитых колосков, а также цветков в колоске, измерялись части цветка. Производился также тщательный анализ урожая как главного, так и боковых стеблей.

ДЕЙСТВИЕ НЕДОСТАТКА ВОДЫ В ПОЧВЕ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ПШЕНИЦЫ

Наблюдая за ростом растений, мы убедились в том, что действие недостатка воды в почве в любой период вегетации отрицательно влияет на ростовые процессы растительного организма, о чем можно найти ряд указаний и в литературе (Максимов, 1939 и др.). Кроме того, было ясно видно, что действие недостатка воды в почве продолжается еще и после возобновления полива; растения оправляются, возобновляют свой рост, но ни в одном из четырех вариантов всех трех серий в течение двух лет они не достигали высоты контрольных растений (рис. 1). На рис. 1 мы приводим данные лишь для растений сорта «Гарнет» неярвизированный, так как у сорта «Гарнет» ярвизированный и «Лютесценс 62» наблюдаются одни и те же закономерности.

Весьма интересно было проследить действие недостатка воды в почве на число как откустившихся, так и созревших боковых стеблей. Кущение раньше всего начинается у контрольных растений и продолжается, примерно, в течение 50 дней после всходов, после чего боковые стебли начинают подсыхать. Стебли, появившиеся позже, уже не созревают.

Наибольшей продуктивностью кущения обладает сорт «Гарнет» яровизированный. Из 10 откутившихся стеблей созревает в среднем 3,2. У сорта «Гарнет» неяровизированный из 7—10 откутившихся побегов созревает только 2,3. У сорта «Лютесценс 62» из 9 стеблей развивается лишь 1,8 (табл. 1).

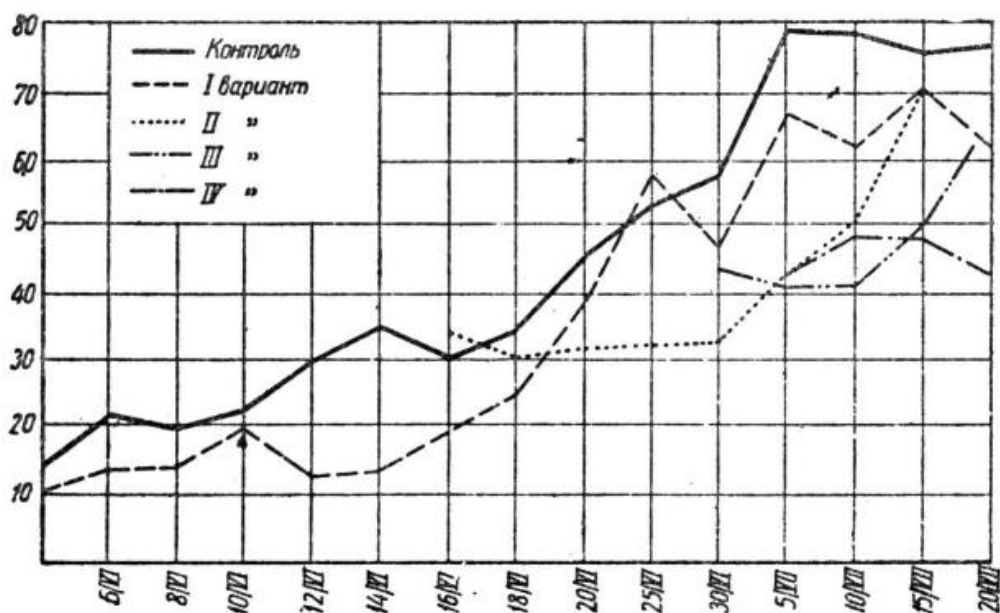


Рис. 1. Пшеница „Гарнет“ (неяровизированная). Средняя длина основного стебля в см

Недостаток воды в почве, в особенности у растений первого и второго вариантов всех трех серий, сильно увеличивает продуктивность кущения (число созревших стеблей), что видно из табл. 1.

Таблица 1

Число откутившихся и созревших стеблей
(расчет на 5 растений)

Вариант Серия	Контроль			1-й вариант			2-й вариант			3-й вариант			4-й вариант		
	Число откутившихся стеблей	число созревших стеблей	% созревших к заложеным	число откутившихся стеблей	число созревших стеблей	% созревших к заложеным	число откутившихся стеблей	число созревших стеблей	% созревших к заложеным	число откутившихся стеблей	число созревших стеблей	% созревших к заложеным	число откутившихся стеблей	число созревших стеблей	% созревших к заложеным
„Гарнет“ яровизирован.	10,0	3,2	32,0	11,5	6,0	52,1	10,5	7,5	71,4	4,5	3	5,6	—	—	—
„Гарнет“ неяровизирован.	8,5	2,3	27,0	10,5	7,5	71,4	10,5	7,0	66,6	7,0	3,2	45,7	—	—	—
„Лютесценс 62“	9,0	1,8	20,0	8,5	5,8	68,2	10,5	6,0	57,2	—	—	—	—	—	—

Процесс кущения у растений первого варианта начинается лишь после полива. Интересно отметить, что первые боковые стебли у растений

второго варианта, после прекращения полива, сильно страдают или вовсе засыхают, и лишь после возобновления полива вновь начинается обильное кущение.

Нам казалось интересным также определить процент развитых боковых стеблей по отношению к кущению контрольных растений (табл. 2).

Из данных табл. 2 видно, что растения первых двух вариантов дают очень большой процент созревших боковых стеблей, по сравнению с контрольными.

Таблица 2

% развитых боковых стеблей от контроля
(расчет на 5 растений)

	„Гарнет“ яровизирован.		„Гарнет“ неяровизирован.		„Лютесценс 62“	
	число со- зревших стеблей	% по от- ношению к контролю	число со- зревших стеблей	% по от- ношению к контролю	число со- зревших стеблей	% по от- ношению к контролю
Контроль	3,2	100,0	2,3	100,0	1,8	100,0
1-й вариант	6,0	187,5	7,5	326,0	5,8	416,1
2-й „	7,5	234,3	7,0	304,2	6,0	461,5
3-й „	3,0	93,7	3,2	139,1	—	—

Особенно велик этот процент у сорта «Лютесценс 62». В этой таблице даны лишь проценты для растений первых трех вариантов, так как растения четвертого варианта, по существу, не дают боковых стеблей со зрелыми колосьями. Да и растения третьего варианта, как видно, дают сравнительно небольшой процент боковых стеблей со зрелыми колосьями. Боковые стебли растений последнего, четвертого, варианта совершенно подсыхают, давая лишь у сорта «Гарнет» яровизированный несколько созревших стеблей. У сорта «Лютесценс 62» зрелые боковые стебли встречаются у растений третьего и четвертого вариантов лишь в виде исключения.

Большая продуктивность кущения у растений сорта «Гарнет» яровизированный является следствием предпосевной обработки семян. В литературе имеется ряд указаний на то, что яровизация посевного материала и продолжительность ее увеличивает продуктивность кущения (Коновалов и Фролов, 1938; Конев, 1936 и др.).

Обильное кущение первых двух вариантов можно объяснить тем, что в ранний период жизни меристематическая ткань — камбий, в особенности интеркалярный, более активен и после возобновления полива способен восстановить свою первоначальную деятельность. Действие недостатка воды в почве лишь тормозит ростовые процессы, но не останавливает их. В более поздние периоды деятельность камбия замедляется, а к началу цветения она совершенно прекращается. Этим и можно объяснить малое или полное отсутствие боковых стеблей у последних двух вариантов, так как под действием почвенной засухи, откутившиеся в ранние периоды стебли засыхают, а камбий в поздние периоды развития уже прекратил или прекращает свою деятельность.

ДАННЫЕ УРОЖАЯ

Для того чтобы проследить влияние недостатка воды в почве на развитие растения, необходимо прежде всего рассмотреть данные урожая.

Уборка урожая всего растения производилась лишь после созревания боковых стеблей, для получения полного урожая с куста. Пересчет общего урожая производился на пять растений.

Таблица 3
Урожай зерна при расчете на пять растений (в г.)

Серия	„Гарнет“ яровизирован.			„Гарнет“ неяровизирован.			„Лютесценс 62“		
	урожай основного стебля	урожай бокового стебля	общий урожай	урожай основного стебля	урожай бокового стебля	общий урожай	урожай основного стебля	урожай бокового стебля	общий урожай
Контроль	7,31	1,09	8,40	5,76	0,98	6,74	8,86	0,19	9,04
1-й вариант	3,58	2,46	6,04	3,25	3,09	6,34	3,54	3,08	6,52
2-й „	2,28	2,80	5,08	2,60	2,25	4,95	2,36	2,48	4,84
3-й „	3,06	1,76	4,82	3,43	0,29	3,72	3,81	0,16	3,97
4-й „	2,61	0,04	2,65	2,80	—	2,80	2,07	—	2,07

Из данных табл. 3 видно, что у растений всех серий и вариантов недостаток воды в почве снижает общий урожай зерна. Урожай, полученный от основного стебля, падает в этих условиях особенно резко в сравнении с контролем. При этом выделяется «Гарнет» (яровизированный) и «Лютесценс 62». Следует отметить, что у растений первых двух вариантов (недостаток воды в почве в период «всходы—кущение» и в период «кущение выход в трубку») резкое снижение урожая основного стебля в известной степени компенсируется за счет урожая боковых стеблей. В третьем варианте эта компенсация уже незначительна. Исключение представляет лишь «Гарнет» яровизированный. У растений четвертого варианта всех трех серий увеличение общего урожая за счет боковых стеблей не наблюдается. Однако эта компенсация едва ли может иметь практическое значение, так как главные и боковые стебли созревают обычно неодновременно. В данном случае можно говорить лишь о действии недостатка воды в почве на развитие дополнительных почек узла кущения или, возможно, даже мезокотила (Шпилея, 1940), что несомненно связано с повреждением точек роста главного стебля. В литературе также можно найти указания, что повреждение или удаление конуса нарастания основного стебля вызывает обычно обильное кущение (Лебедев и Сергеев, 1936; Шпилея, 1940). Кренке (1940) объясняет это тем, что под влиянием неблагоприятных внешних условий точка роста быстрее (раньше) стареет, вследствие чего происходит омоложение узла кущения, а в результате и более усиленное кущение. Таким образом, в любой период развития растения недостаток воды в почве действует отрицательно на формирование основного стебля, и действие его нельзя снять даже в том случае, если дать растению впоследствии оптимальные условия влажности.

Данные урожая зерна, а также сухой массы растения, которые мы здесь не приводим, показывают, что растения всех вариантов сильно

страдают от недостатка воды в почве, однако это влияние различно в различные периоды развития растения. Так, из табл. 3 видно, что урожай основного стебля меньше всего у растений второго и четвертого вариантов и он несколько выше у растений первого и третьего вариантов.

Тщательные наблюдения за ходом дифференцировки точки роста, а впоследствии и колоса, показали нам, что недостаток воды в почве в любой период развития растения сильно сказывается на формировании отдельных элементов колоса. Для того чтобы рассмотреть причины снижения урожая в каждом отдельном случае, необходимо перейти к изучению результатов этих наблюдений.

ДЕЙСТВИЕ НЕДОСТАТКА ВОДЫ В ПОЧВЕ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ КОЛОСА ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

Конус нарастания основного стебля у растений первого варианта (недостаток воды в почве в период «всходы — кущение») вначале больше, чем у контроля. Однако это превосходство оказалось временным, так как впоследствии конус нарастания основного стебля контрольных растений обгоняет в своем росте конусы нарастания у растений всех остальных вариантов. В результате наименьшим оказывается колос растений первого варианта, затем второго, третьего и, наконец, четвертого вариантов (рис. 2).

Это явление мы наблюдали у растений всех трех серий, т. е. у «Гарнет» яровизированный, «Гарнет» неяровизированный и «Лютесценс 62».

Сравнивая конусы нарастания основного стебля растений первого варианта с контрольными, видим, что недостаток воды в почве в первый период (недостаток воды с момента всходов и до кущения), хотя и ускоряет несколько их рост, однако резко снижает число закладываемых в это время колосков (табл. 4).

Число заложённых колосков у растений сорта «Гарнет» (яровизированный) в первом варианте в сравнении с контрольными растениями снижается на 34,6%, а у сорта «Гарнет» неяровизированный — на 31,5%, большее снижение имеет место у растений сорта «Лютесценс 62» (39,5%). Это указывает на то, что в стадии яровизации и в самом начале световой стадии (с которым и совпало действие первой засухи) определяется количество закладываемых колосков. Действие недостатка воды в почве в данном случае имело решающее значение. Это и есть, по мнению Сапегина (1940), «детерминационный» период в формировании колосков. На это также указывают полученные нами данные при действии недостатка воды и в другие периоды.

При сравнении конуса нарастания у растений второго варианта (недостаток воды в почве в период кущения, что соответствует световой стадии) с конусом нарастания у контроля, когда колоски в основном уже заложены, можно видеть, что их количество снижается у сорта «Гарнет» яровизированный лишь на 10,6%, а у сорта «Гарнет» неяровизированный на 15,8%. Растения сорта «Лютесценс 62» дают несколько большее снижение (примерно, на 20,6%). Последнее надо объяснить тем, что развитие сорта «Лютесценс 62» немного отставало от развития растений сорта «Гарнет», а недостаток воды в почве действовал одновременно. Следовательно, действие недостатка воды в почве у растений сорта «Лютесценс 62» во втором варианте пало на несколько более ранний период развития, когда закладка колосков в точке роста еще не была закончена.

У растений третьего варианта, т. е. при действии недостатка воды в почве в момент выхода в трубку (после окончания световой стадии), снижение числа заложённых колосков оказалось еще меньшим.

Растения четвертого варианта, т. е. испытавшие действие засухи в период колошения — цветения, реагировали несколько различно. Так, у растений сорта «Гарнет» яровизированный число колосков в сравнении

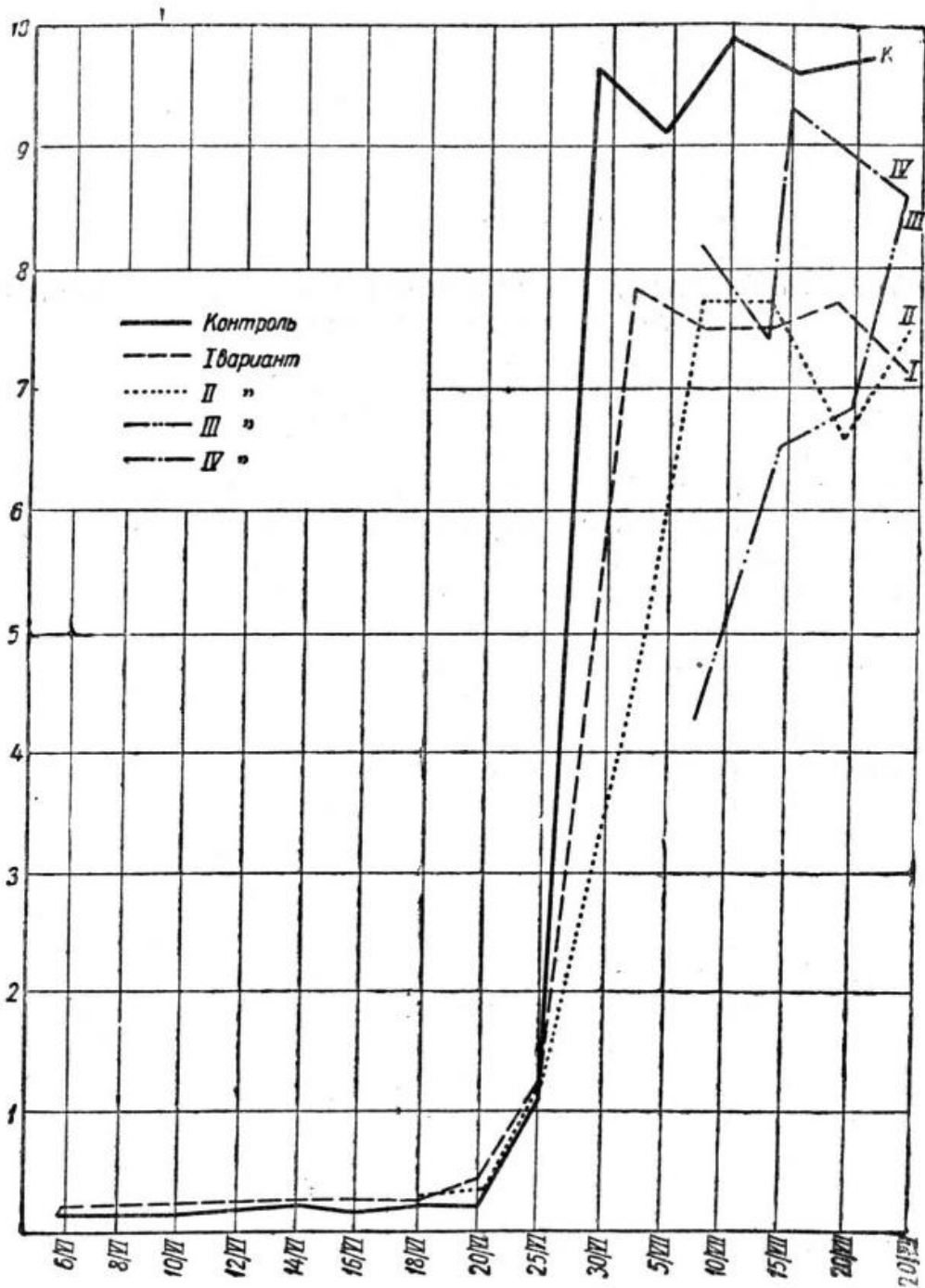


Рис. 2. Средняя длина колоса главного стебля у растения (яровизированного) в мм

с контролем оказалось меньшим на 10,1%, в то время как у сорта «Гарнет» неяровизированный этого не наблюдалось. Сорт «Лютесценс 62» дал еще большее снижение (на 17,7%), чем сорт «Гарнет» яровизированный. Причины этого нам не ясны, но, вероятно, это можно объяснить тем, что действие недостатка воды в почве у сорта «Лютесценс 62»хватило несколько более ранний период его развития.

Необходимо указать на то, что у растений последних трех вариантов определенное число колосков было уже заложено до действия засухи. Недостаток воды в почве сказался, очевидно, на дальнейшем развитии их, что резко отразилось в конечном счете на структуре зрелого колоса.

Таблица 4

Среднее число заложённых колосков в колосе

Вариант	Число заложённых колосков	% по отношению к контролю	% снижения числа колосков
„Гарнет“ (яровизирован.)			
Контроль	15,9	100	—
1-й вариант	10,4	65,4	34,6
2-й „	14,2	89,2	10,8
3-й „	15,3	95,6	4,4
4-й „	14,3	89,9	10,1
„Гарнет“ (неяровизирован.)			
Контроль	14,6	100	—
1-й вариант	10,0	68,5	31,6
2-й „	12,3	84,2	15,8
3-й „	14,5	99,3	0,7
4-й „	15,9	108,9?	Превышен. на 8,8?
„Лютеценс 62“			
Контроль	17,0	100	—
1-й вариант	10,3	60,5	39,5
2-й „	13,5	79,4	20,6
3-й „	14,5	85,2	14,8
4-й „	14,0	82,3	17,7

Таблица 5

Процент развитых колосков от числа заложённых

Вариант	Число заложённых колосков	% развитых колосков	% недоразвитых колосков	
			у основания	у вершины
„Гарнет“ (яровизирован.)				
Контроль	15,9	94,9	4,3	1,5
1-й вариант	10,4	86,5	13,5	—
2-й „	14,2	60,5	22,5	16,8
3-й „	15,3	71,8	11,1	17,1
4-й „	14,3	60,4	16,7	22,8
„Гарнет“ (неяровизирован.)				
Контроль	14,6	98,2	—	1,8
1-й вариант	10,0	87,0	13,0	—
2-й „	12,3	75,6	20,3(?)	12,1
3-й „	14,5	73,1	8,9	17,9
4-й „	15,9	64,7	19,4	15,7
„Лютеценс 62“				
Контроль	17,0	98,2	1,8	—
1-й вариант	10,3	89,3	8,7	1,9
2-й „	13,5	66,6	16,2	17,1
3-й „	14,5	68,9	8,2	22,9
4-й „	14,0	45,0	27,9	27,1

Поэтому интересно было проследить, какой процент заложившихся колосков развивается и в какой части колоса находится большее количество недоразвитых колосков, а также за счет чего происходит это недоразвитие.

Из данных табл. 5 видно, что у контрольных растений как сорта «Гарнет» яровизированный, так и неяровизированный, а также у растений сорта «Лютесценс 62» имеется незначительный процент недоразвитых колосков у основания, а также и у вершины. У опытных растений этот процент значительно выше и, в зависимости от времени действия недостатка воды выше то у основания, то у вершины. Наибольший процент недоразвитости встречается у растений второго и четвертого вариантов, но причины этого, конечно, различны.

У растений второго варианта (конец световой и начало последующей стадии) действие недостатка воды в почве совпадает с заложением тычиночных бугорков. Известно, что наиболее чувствительным является воспроизводительная система (Дарвин, 1939), и в момент ее формирования недостаток воды в почве действует особенно губительно. Мы считаем конец световой и начало последующей стадии периодом, в который определяется характер заложения репродуктивных органов. Отсюда ясно, что у растений второго варианта можно найти не только уменьшение общего числа колосков, но и снижение среднего числа закладываемых цветков в колоске, причем совершенно недоразвитыми остаются как верхние, так и нижние колоски.

Большой процент недоразвитых колосков в колосе у растений четвертого варианта (в период колошения — цветения) можно, очевидно, объяснить, с одной стороны, повреждением генеративных органов и в результате неполноценным оплодотворением, а с другой — недоразвитием (снижением жизнеспособности) образующейся зерновки. Часто удавалось наблюдать в одном колоске два оплодотворенных цветка, из которых развивалась лишь одна зерновка, а вторая погибала. Вероятно, действие недостатка воды в этот период снижает жизнеспособность пыльцы и завязи (как до, так и после ее оплодотворения). На это указывает нам большой процент недоразвитых колосков у основания и вершины. Более сильными и жизнеспособными оказываются средние колоски, и то не всегда в полной мере, как будет указано ниже.

Нас интересовал вопрос, как влияет недостаток воды в почве на скорость формирования цветков и имеет ли он какое-либо влияние на рост частей цветка. Наблюдения показали, что у растений первого варианта части цветка закладываются у сорта «Гарнет» неяровизированный на два дня раньше контрольных растений. При этом уже 16 июня, т. е. через 18 дней после всходов, закладывается верхушечный колосок. Растения сорта «Гарнет» яровизированный дали ускорение на два дня, по сравнению с сортом «Гарнет» неяровизированный. У сорта «Лютесценс 62» все сроки появления частей цветка совпадают со сроками сорта «Гарнет» неяровизированный.

Действие недостатка воды во втором варианте также ускоряет заложение колосковых и цветочных бугорков на два дня.

Тщательные наблюдения показали, что действие недостатка воды снижает среднее число заложённых цветков в колоске, как видно из табл. 6.

Влияет ли недостаток воды в почве на размеры различных частей цветка? Измерения колосковых и цветочных чешуек показали, что в условиях нашего опыта колебания в размерах их очень незначительны, и, возможно, находятся в пределах ошибки опыта.

В строении самого цветка и колоса не удалось заметить каких-либо существенных изменений.

Таблица 6
Среднее число заложённых и развитых цветков в колоске колоса пшеницы

Вариант	В среднем колоске		В верхушечном колоске	
	заложено цветков	развито цветков	заложено цветков	развито цветков
„Гарнет“ (яровизирован.)				
Контроль	4,5	3,5	2,5	1,5
1-й вариант	3,5	2,5	2,5	1,5
2-й „	3,0	2,5	1,5	1,0
3-й „	4,0	3,0	1,5	—
4-й „	3,5	2,5	2,0	—
„Гарнет“ (неяровизирован.)				
Контроль	4,5	2,5	2,5	1,5
1-й вариант	3,5	2,5	2,5	1,5
2-й „	3,5	2,5	2,5	1,0
3-й „	2,5	1,5	1,5	—
4-й „	4,0	2,5	1,5	—
„Лютеценс 62“				
Контроль	4,5	3,5	2,5	1,5
1-й вариант	3,5	2,5	2,5	1,5
2-й „	3,5	2,5	2,5	1,5
3-й „	4,5	2,5	1,2	—
4-й „	3,5	2,5	2,0	—

Урожай при расчете на 5 растений (в г)

Таблица 7

Вариант	Урожай основных стеблей	Урожай боковых стеблей	Общий урожай	% по отношению к контролю
„Гарнет“ (яровизирован.)				
Контроль	7,31	1,09	8,40	100
1-й вариант	3,58	2,46	6,04	71,9
2-й „	2,28	2,80	5,08	60,0
3-й „	3,06	1,76	4,82	57,3
4-й „	2,61	0,04	2,65	31,5
„Гарнет“ (неяровизирован.)				
Контроль	5,76	0,98	6,74	100
1-й вариант	3,25	3,09	6,34	94,0
2-й „	2,60	2,25	4,95	73,4
3-й „	3,43	0,29	3,72	55,1
4-й „	2,80	—	2,80	42,2
„Лютеценс 62“				
Контроль	8,86	0,19	9,04	100
1-й вариант	3,54	3,08	6,52	72,1
2-й „	2,36	2,48	4,84	53,5
3-й „	3,81	0,16	3,97	43,9
4-й „	2,07	—	2,07	22,8

Мы считали необходимым выяснить вопрос о влиянии недостатка воды в почве на структуру урожая. Действие недостатка воды в первых двух вариантах сильно увеличивает как количество, так и колосонность боковых стеблей. Далее необходимо было рассмотреть, как влияет недостаток воды в почве в различные периоды вегетации на созревание колоса.

Из вышеизложенного ясно, что не все заложенные колоски колоса главного стебля развиваются, а, в зависимости от времени действия недостатка воды в почве, увеличивается как общий процент недоразвитых колосков, так и их месторасположение, либо у основания, либо у вершины (табл. 5).

При сравнении процента развитых колосков к числу заложенных, с одной стороны, с процентом развитых колосков контрольных растений — с другой, оказалось, что у растений всех вариантов развивается меньше колосков, чем закладывается, причем особенно большое количество недоразвитых колосков наблюдается в последних вариантах опыта.

Большой интерес представляет среднее число зерен в колоске, так как оно составляет, наряду с числом колосков в колосе, один из основных факторов структуры урожая. Оказалось, что более всего страдают растения второго и четвертого вариантов.

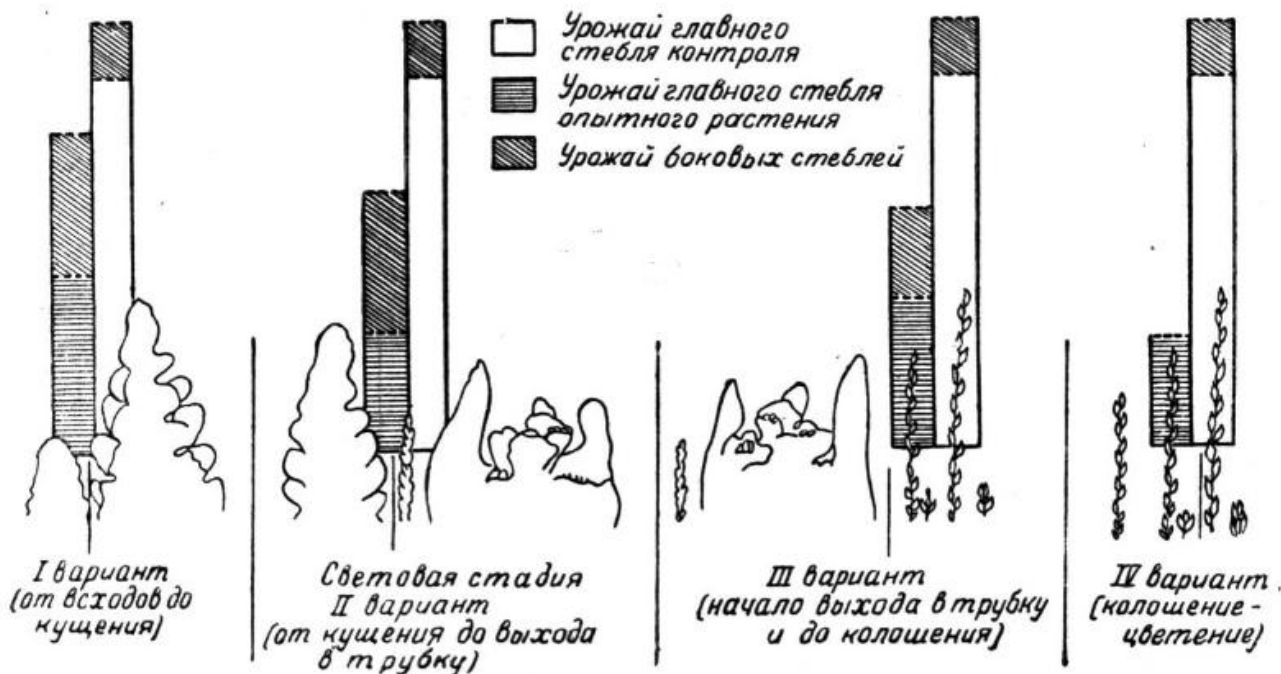


Рис. 31. Зависимость урожая от формирования колоса пшеницы при недостатке воды в почве в различные периоды развития у сорта „Гарнет“ (яровизированный). В каждом варианте показаны: слева — состояние точки роста (колоса) или ее элементов в начале действия недостатка воды в почве, а справа — в конце его. В I варианте растения также находились в световой стадии

Также тщательно было рассмотрено действие недостатка воды в почве на развитие боковых стеблей, на число их и количество заложенных и развитых колосков в колосе.

¹ На рисунках 3, 4 и 5 показано, что действие недостатка воды во втором варианте опыта заканчивается в период дифференцировки колоска на отдельные цветы и образования в них зачаточных пыльников. Третий же вариант начинается с этого момента. На каждом рисунке во втором варианте справа и в третьем варианте слева крупным планом изображены отдельные колоски, дифференцирующиеся на отдельные цветы с зачаточными пыльниками в виде мелких бугорков.

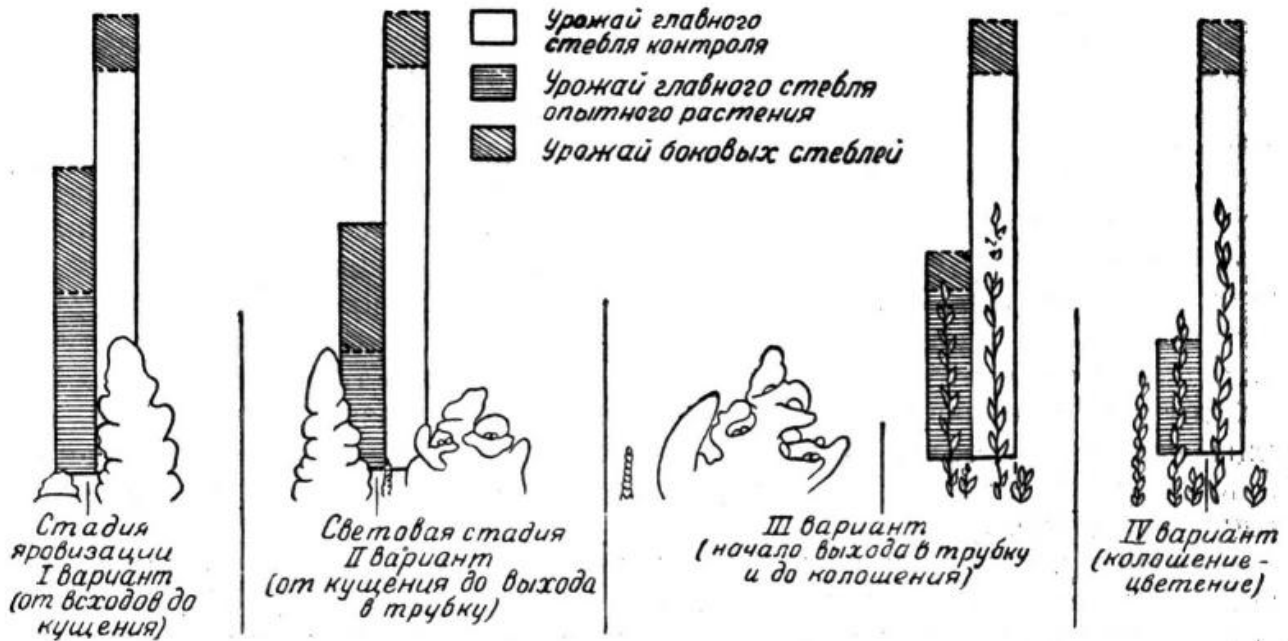


Рис. 4. Зависимость урожая от формирования колоса пшеницы при недостатке воды в почве в различные периоды развития у сорта „Гарнет“ (неяровизированный). В каждом варианте показаны: слева—состояние точки роста (колоса) или ее элементов в начале действия недостатка воды в почве, а справа—в конце его

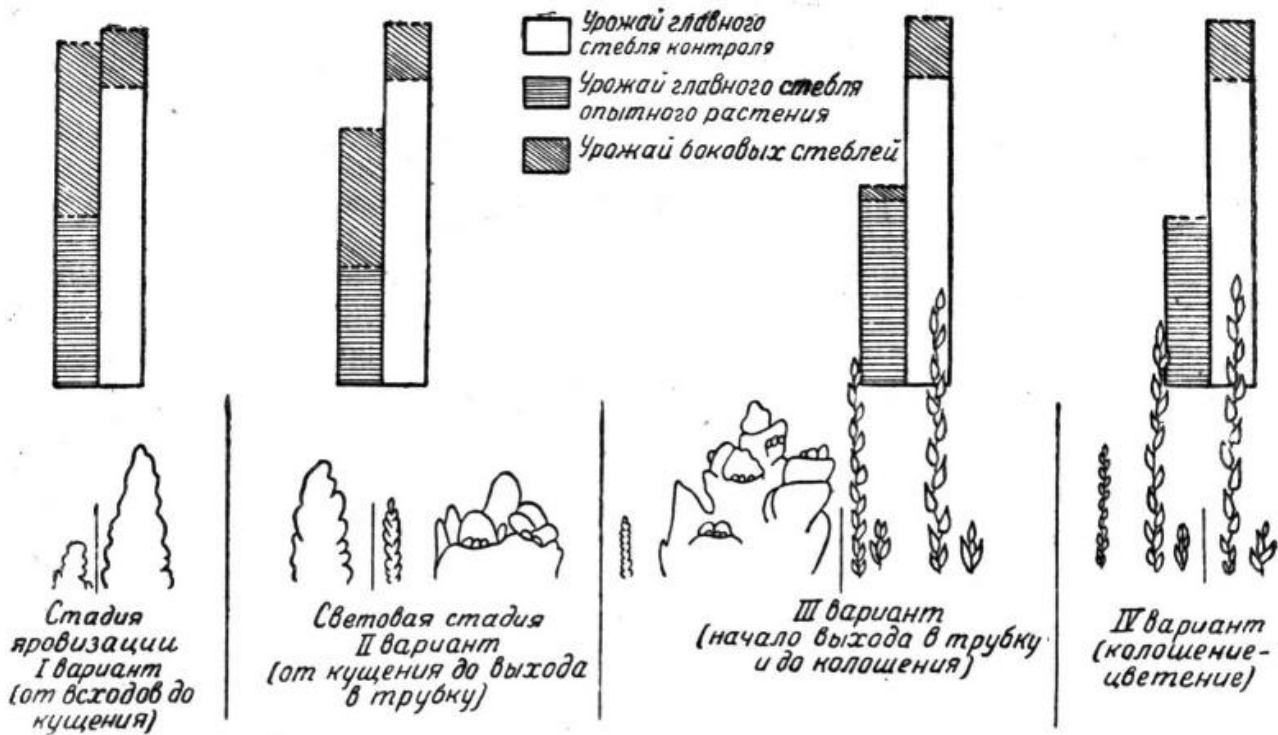


Рис. 5. Зависимость урожая от формирования колоса пшеницы при недостатке воды в почве в различные периоды развития у сорта „Лютесценс 62“. В каждом варианте показаны: слева—состояние точки роста (колоса) или ее элементов в начале действия недостатка воды в почве, а справа—в конце его

Данные по общему урожаю с куста являются очень показательными (табл. 7). Наименьшим он оказался у растений третьего и четвертого вариантов, так как их боковые стебли дают небольшое количество плохо развитых зерен или не дают их совсем. Урожай же главного стебля хуже всего у растений второго и четвертого вариантов. Причины снижения урожая главного стебля у различных вариантов, как нам кажется, различны (рис. 3, 4, 5). Так, действие недостатка воды в почве

в первом варианте захватило период закладки листьев и самое начало заложения колосков. Снижение урожая в этом периоде идет исключительно за счет уменьшения числа колосков в колосе. Урожай же с куста за счет усиления продуктивного кушения относительно высок, но ниже, чем у контроля. К началу действия недостатка воды в почве во втором варианте на конусе нарастания началось интенсивное заложение колосков, а к концу его действия начинается дифференцировка репродуктивных органов (цветов). Здесь, с одной стороны, недостаток воды в почве отразился на числе заложённых колосков, а с другой — на развитии закладываемых в это время цветков, а в цветках — тычинок и завязей.

Этот период оказался очень ответственным для развития колоса пшеницы главного стебля. В этом варианте растения дали относительно большой урожай за счет боковых стеблей, но еще меньший, чем в предыдущем случае.

Растения третьего и четвертого вариантов дали несколько больший урожай главного стебля, чем растения второго варианта. У растений третьего варианта снижение урожая идет за счет снижения качества зерна. Это можно объяснить тем, что к моменту налива зерна растения сильно страдали от действия недостатка воды и сильно снизилась их способность к ассимиляции. Кроме того, появившиеся молодые боковые стебли, вероятно, перехватывали водный ток и питательные вещества, поступающие из почвы. У растений четвертого варианта недоразвитие колоса является, главным образом, следствием неполноценного оплодотворения и недоразвития зерновки.

Все это дает нам основание высказать предположение, что при рассмотрении вопроса о «критическом» периоде недостатка воды в почве необходимо подходить к растению с двух точек зрения: с одной стороны, необходимо различать развитие растения как биологического целого, а с другой — развитие главного стебля.

Подходя к разрешению поставленного вопроса с этой точки зрения, считаем необходимым указать на наличие в развитии главного стебля двух ответственных периодов по отношению к недостатку воды в почве. Первый падает на конец стадии яровизации и начало световой, когда определяется число закладываемых колосков. Второй — совпадает с концом световой стадии и началом последующей, т. е. с тем периодом, когда определяется число закладываемых цветов и формируются пыльники и завязь, а в пыльниках формируется пыльца.

Рассматривая же растение как биологическое целое, можно говорить о том, что оно наиболее устойчиво к недостатку воды в почве в первые периоды своего развития, так как после полива оно легче оправляется и недобор урожая с главного стебля в известной мере компенсируется за счет усиленного отрастания боковых стеблей, которые при благоприятных условиях могут дать дополнительный урожай.

ВЫВОДЫ

1. Недостаток воды в почве у растений засухоустойчивого сорта пшеницы «Лютесценс 62» и неустойчивого сорта пшеницы «Гарнет» в любой период вегетации угнетает их вегетативный рост, часто ускоряя одновременно их развитие.

2. Действие недостатка воды в почве в условиях наших опытов не сказалось на размерах частей цветка (тычинок завязи, колосковых и цветочных чешуй), а также не изменило его строения.

3. Недостаток воды в почве в стадии яровизации и в начале световой ускоряет развитие растения, но уменьшает число закладываемых в это

время колосков в колосе. Это снижение в зависимости от сорта может колебаться в пределах 34—43% в сравнении с контролем.

4. Недостаток воды в почве в конце световой стадии и начале последующей стадии снижает не только число закладываемых в то время цветков в колосе на 15—30%, но снижает также число вполне развитых колосков.

5. Недостаток воды в почве во время выхода в трубку и в начале колошения (т. е. в период, последующий за световой стадией) действует вредно на развитие уже заложенных колосков, резко снижая при этом качество зерна (абсолютный вес его снижается на 52—77%) в зависимости от сорта.

6. Недостаток воды в почве в любой период развития пшеницы «Гарнет» и «Лютесценс 62» вредно отражается на урожае зерна, его качестве. Исключение представляют растения четвертого варианта сорта «Лютесценс 62», у которых абсолютный вес зерна на 2—6% выше в сравнении с контролем. Это, вероятно, объясняется большей засухоустойчивостью данного сорта.

7. Недостаток воды в почве в начале колошения и в период самого цветения действует отрицательно на процесс оплодотворения и на развитие зародыша, уменьшая число колосков с вполне развитыми в них зернами.

8. Недостаток воды в почве во время выхода в трубку и в начале колошения сильно увеличивает процент недоразвитых колосков как у основания, так и у вершины колоса, причем наибольший процент недоразвитых колосков наблюдается у вершины (от 17,6 до 21,3%, в зависимости от сорта).

9. Действие недостатка воды в почве в период колошение — цветение также увеличивает процент недоразвитых колосков как у вершины (15,7—26,4%), так и у основания (от 16,7 до 27,4%).

10. При недостатке влажности в почве репродуктивные органы теряют воду в относительно меньшей степени, чем вегетативные (см. также Сказкин и Шпилея, 1947).

11. Недостаток воды в почве в стадии яровизации и в начале световой увеличивает продуктивность кушения.

12. В наших опытах все растения в целом, а в особенности его главный колос, в любой период развития страдали в той или иной степени от недостатка воды в почве. Следует, однако, отметить, что общий урожай куста у растений первых двух вариантов (т. е. испытывавших действие недостатка воды в стадию яровизации и световую) уменьшается в сравнении с контролем в меньшей степени, чем в других вариантах. Компенсация урожая происходит за счет развития продуктивного подгона, что, однако, не всегда может иметь практическое значение.

13. В развитии колоса главного стебля растений пшеницы сортов «Гарнет» и «Лютесценс 62» наблюдаются два ответственных периода по отношению к недостатку воды в почве.

Первый — период заложения колосков (конец стадии яровизации и начало световой), второй — время формирования цветов (конец световой и начало последующей стадии).

14. Рассматривая растение пшеницы как целое, можно говорить о некоторой большей устойчивости его в стадию яровизации, поскольку при повреждениях в этот период оно биологически более приспособлено к возобновлению утраченных частей.

15. Существующий в агрономической литературе взгляд, что «критическим периодом» является период от выхода в трубку до колошения, основывается на том, что конец световой и начало последующей стадии, в

которую формируется пыльца, является наиболее уязвимым периодом в развитии растения. Потери урожая от засухи в это время происходят и за счет недоразвития колосков и за счет недоразвития цветков, нарушения процесса оплодотворения и т. д. Эти потери уже не могут быть компенсированы ничем, в то время как в первом периоде (в стадию яровизации) это может еще в какой-то степени быть компенсировано за счет отрастания и созревания боковых стеблей.

ЛИТЕРАТУРА

- Броунов П. И., Полевые культуры и погода, СПб., 1916.
- Дарвин Ч., Происхождение видов путем естественного отбора, под ред. Некрасова, изд. Акад. наук СССР, 1939.
- Заблуда Г. В., Действие почвенной засухи на формирование генеративных органов у яровых пшениц, Докл. Акад. наук СССР, т. XVIII, № 8, 1938.
- Заблуда Г. В., Формирование вегетативных и генеративных органов у пшеницы и ржи при замедленном темпе их развития, Докл. Акад. наук СССР, т. XXVI, № 9, 1940а.
- Заблуда Г. В., Засухоустойчивость у пшеницы в различные фазы их формирования, Докл. Вс. сов. по физ. растений, вып. 1, 1940б.
- Заблуда Г. В., Засухоустойчивость хлебных злаков в разные фазы их развития, Свердл. гос. изд-во, 1948.
- Заленский Р. Г., Влияние влажности почвы на растение в различные периоды роста, Вестн. оп. дела Управл. по опыти. делу Ср.-черн. области, январь—декабрь, 1922.
- Кренке Н. П., Основные положения теории циклического старения и омоложения растений, Сельхозгиз, 1940.
- Коновалов И. П. и Фролов В. Н., Влияние яровизации семян на процесс колошения у растения и качество колосков в колосе, Изв. Акад. наук СССР, № 5—6, 1938.
- Конев Н., Наши результаты, „Яровизация“ № 5 (8), 1936.
- Лебедев А. И. и Сергеев А. И., Регенерация яровизированных растений после повреждения точек роста, Докл. Акад. наук СССР, т. II, № 1, 1936.
- Лысенко Т. Д., Теоретические основы яровизации, 1936, изд. 2-е.
- Максимов Н. А., Подавление ростовых процессов, как основная причина снижения урожая при засухе, „Успехи современной биологии“, т. II, вып. 1, 1939.
- Максимов Н. А., Развитие учения о водном режиме и засухоустойчивости растений от Тимирязева до наших дней, Тимирязевские чтения, IV, Акад. наук СССР, 1944.
- Минина Е. Г., Игрицкая Е. В. и Мацкевич П. П., Влияние влажности воздуха и температуры воздуха на образование колосков в колосе пшеницы, Докл. Акад. наук СССР, т. XXVI, № 3, 1940а.
- Минина Е. Г., Игрицкая Е. В. и Мацкевич П. П., Развитие колоса пшеницы в разных условиях влажности почвы и воздуха и температуры воздуха с точки зрения теории циклического старения и омоложения растений. Тезисы докл. совещ. по физ. растений, 1940б.
- Минина Е. Г., Игрицкая Е. В. и Мацкевич П. П., Развитие генеративных органов яровой пшеницы в зависимости от влажности и температуры воздуха, Докл. Акад. наук СССР, № 1, 1941.
- Олейникова Т. В., Формирование генеративных органов в связи со стадийным развитием растения, Докл. Вс. сов. по физиологии растений, вып. 1, 1946.
- Сапегин А. А., Ход развития колоса пшеницы, Докл. Акад. наук СССР, т. XVIII, № 8, 1938.
- Сапегин А. А., Новые данные о ходе развития колоса пшеницы, Докл. Акад. наук СССР, т. XXII, № 6, 1939.
- Сапегин А. А., Детерминационные периоды в развитии колоса пшеницы и их значение для определения сроков подкормки и поливов, Изв. Акад. наук СССР, № 4, 1940.
- Сапегин А. А., Органообразование при переходе в световую стадию у пшеницы и ячменя, Докл. Акад. наук СССР, т. XXX, № 8, 1941.
- Сказкин Ф. Д., К вопросу об анатомо-физиологическом изучении критических периодов к недостаточному увлажнению у овса, Уч. зап. Лен. гос. пед. ин-та им. Герцена, т. IX, 1938.
- Сказкин Ф. Д., Изучение засухоустойчивости культурных злаков в различные периоды их жизни, „Сов. ботаника“, т. 5—6, 1940.

КЛУБНЕОБРАЗОВАНИЕ У НЕКОТОРЫХ СОРТОВ КАРТОФЕЛЯ В СВЯЗИ С ЧЕКАНКОЙ БОТВЫ¹

Т. Е. ПАЩЕНКО и Ф. Д. СКАЗКИН

ВВЕДЕНИЕ

Картофель — важнейшая сельскохозяйственная культура. Увеличение урожая этой культуры, особенно в условиях пригородной зоны такого крупного индустриального центра нашей страны, как Ленинград, — важнейшая задача науки и практики.

В системе различных мероприятий по повышению урожайности сельскохозяйственных культур имеется много примеров хирургического воздействия на растения: обрезка, прищипка, удаление пасынков и т. д. Известны попытки повысить урожай картофеля путем обрывания цветов, чеканки и т. п. Однако влияние чеканки, т. е. обрезки ветвей, на урожайность клубней картофеля сравнительно мало изучено, и данные по этому вопросу в литературе очень разноречивы.

Своей работой мы пытались выяснить биологию клубнеобразования у некоторых сортов картофеля в связи с чеканкой (обрезкой) ботвы в разные периоды жизни картофельного растения в условиях пригородной зоны Ленинграда, а также найти наиболее удачное время чеканки ботвы в целях повышения урожайности клубней картофеля.

К ВОПРОСУ О ФИЗИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ХИРУРГИЧЕСКИМ ВОЗДЕЙСТВИЕМ

В практике известны способы, при помощи которых можно регулировать и изменять наступление фаз развития у растений, например: изменение сроков сева и посадки культур; применение яровизации; разнообразие питания, а также и различные хирургические воздействия.

Удаляя быстро растущую верхушку растения (хлопчатник, томаты, огурцы и т. д.) или кончик корня (пикировка), мы изменяем течение физиологических процессов, ускоряя или замедляя наступление репродуктивной фазы и тем самым ускоряя или замедляя старение всего растительного организма.

Можно привести много примеров хирургического воздействия на растения, проводимого с целью их омоложения, а также с целью перерас-

¹ Краткое изложение диссертации Т. Е. Пашенко на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Защищена в 1948 г. Руков. Ф. Д. Сказкин.

пределения пластических веществ в растении. В плодородстве необходимым агроприемом, с целью получения хорошего развития плодов, считается усиленная обрезка ветвей. Для изменения оттока пластических веществ применяется пригибание ветвей у плодовых деревьев, особенно при культуре карликовых пород. Благодаря такому изгибу начинается усиленный рост почек как в верхней, так и в нижней части веток. Это объясняется замедленным оттоком питательных веществ.

Чеканка вегетативных частей растения, с целью перераспределения и изменения питательных веществ, нашла себе также широкое применение и в овощеводстве и даже полеводстве. Например, при культуре томатов в условиях Ленинградской области, чтобы ускорить созревание плодов, производят ограничение числа вегетативных побегов с помощью пасынкования и прищипки.

Имеет большое значение также чеканка и у тыквенных растений. Огурцы, особенно в условиях теплиц, долго не плодоносят без соответствующего формирования куста. Чеканка или прищипка верхушки плети огуречного растения вызывает рост боковых побегов, которые быстро образуют женские цветы и завязывают плоды. Для быстрейшего роста завязавшихся плодов, обычно проводят усиленную прищипку также и боковых ветвей для того, чтобы затормозить вегетативный рост растений.

С. Д. Сологуб (1939) проводил опыты по чеканке гороха и показал также, что при этом происходит увеличение: урожайности, числа зерен и абсолютного веса зерна. Стебли гороха увеличивались в объеме.

Работами А. Ф. Макаровского и М. Н. Сидоренко (1938), проводившимися в условиях Юга, установлено, что уничтожение верхушки тыквенного растения, этой наиболее активно растущей части, приводит к тому, что питательные вещества и влага направляются к боковым стеблям, к плодоносящим побегам. У арбузов, например, при чеканке увеличивается содержание сухого вещества, а также и средний вес плода.

Чеканка хлопчатника, широко рекомендуемая акад. Т. Д. Лысенко (1937), увеличивает урожайность этого растения и выход хлопка-сырца. Если же не производить чеканки верхушек стеблей и удаления боковых побегов, то при усиленном росте вегетативных частей хлопчатника происходит опадение бутонов и цветов.

Коварский (1938) в своих опытах с арахисом нашел, что увеличение урожайности плодов его зависит от срока чеканки, который для разных сортов в разных экологических условиях будет различен. Например, более поздняя чеканка вызвала у поздних сортов отрицательные результаты. У ранних сортов арахиса чеканка вскоре после цветения вызвала увеличение общего уровня урожая зрелых плодов. Однократная чеканка арахиса вызвала увеличение урожая на 30—40% от контроля. Двукратная чеканка этого же сорта дала резкое угнетение и в результате этого — резкое снижение урожайности. Лучшие результаты у арахиса получаются при чеканке главного стебля, если не затрагивать боковых побегов, к этому времени обычно еще не развитых.

Из всего сказанного следует, что чеканка стеблей и частей растения является мощным фактором воздействия на растение, на течение биохимических процессов, на отдаление или ускорение наступления плодоношения. Чеканка вызывает омоложение растений, дает возможность использовать биохимические изменения, происходящие в растении при переходе его к репродукции для повышения продуктивности той части растительного организма, из-за которой возделывают растение (улучшение химического состава плодов, толщины вегетативных частей и т. д.).

ЛИТЕРАТУРНЫЕ ДАННЫЕ ПО ЧЕКАНКЕ БОТВЫ КАРТОФЕЛЯ

Первые опыты по чеканке цветов у картофеля были проведены в Москве в 1922 г. (Балашов, 1947). Однако широкого распространения в сельскохозяйственной практике этот прием не имел. Лишь в последнее время этому вопросу стали уделять некоторое внимание. Так, большая работа по чеканке картофеля была проведена в СССР Г. Х. Молотковским (1945) с целью омоложения растений в южных условиях.

Боровский (1945) пишет в более ранних сообщениях об опытах Г. Х. Молотковского, что обрезка ботвы во всех вариантах повышает урожайность клубней. Клубни, полученные в условиях юга от чеканеных растений, обладали более повышенной жизнеспособностью и не уступали и по своим качествам клубням северного происхождения. Объяснение этому явлению автор находит в том, что при чеканке ботвы клубнеобразование передвигается на более поздний период с более благоприятной для клубнеобразования температурой. Ботва, которая сильно развивается при этом мероприятии, быстрее смыкается в рядах, лучше предохраняет почву от высыхания и перегревания солнечными лучами.

Ф. М. Никишин (1944) проводил опыты по чеканке ботвы у сорта «Лорх» в условиях Чувашии. Он нашел, что положительное влияние на клубнеобразование дает лишь чеканка яровизированных ростков, которая увеличивает, как назвал автор, «истинное кущение» картофеля, т. е. такое кущение, при котором идут в рост боковые глазки и на последних образуется дополнительная корневая система. Обрезка же ботвы в период всходов дает снижение урожая клубней.

О значительном повышении урожайности картофеля при обрезке яровизированных ростков пишет также и Г. Х. Молотковский (1946).

А. Гужевский (1945) проводил опыты по чеканке яровизированных ростков в условиях Красноярского края. Чеканка яровизированных ростков проводилась по мере их отрастания несколько раз в период проведения яровизации клубней, в результате чего на клубне проросло больше глазков, а в глазках получалось 5—6 ростков. Клубень затем разрезали на части и высаживали в грунт. Урожай, по сравнению с контролем, увеличивался в 5—6 раз. Клубни у чеканеных растений были в большинстве случаев одинакового размера, мелких и средних клубней не было.

Е. Я. Суманов (1940) пишет об оздоравлиющем и омолаживающем влиянии на картофельное растение выламывания центрального ростка в глазках у прорастающих клубней. Опыты проводились в связи с вопросами вырождения картофеля в условиях Ростовской области. По данным этого автора, растения, у которых были удалены первые почки, в сравнении с контролем, имели более здоровый вид, были лучше выровнены и были больше ростом. Е. Я. Суманов приходит к выводу, что удаление первых почек не только не снижает урожая, но может быть полезным как снятие нежелательных стадийных изменений.

В 1946 г. была проведена работа по чеканке ботвы картофеля В. М. Марковым и А. С. Семейчуком (1946). Авторы проводили, наряду с другими наблюдениями, также и измерение ассимиляционной поверхности и нашли, что ассимиляционная поверхность у чеканеных растений меньше, чем у контрольных. Авторы сделали вывод, что чеканка не может быть рекомендована в средней полосе СССР, так как она не обеспечивает повышение урожайности. Однако авторы не указывают, с какими сортами они работали. Кроме того, авторы начали уборку 13 сентября, когда ботва картофеля, по их же данным, начала только засыхать; следовательно, отток ассимилятов еще полностью не

произошел. Затем авторы указывают, что чеканка ботвы вызвала появление массы боковых побегов, а вместе с тем, авторы нашли у чеканеных растений в это же время уменьшение ассимиляционной поверхности (?).

Е. Г. Эйгес (1945) показала, что в условиях Урала чеканка картофеля дала также большое повышение урожайности.

О повышении иммунитета у растений, в связи с чеканкой ботвы, пишет М. С. Дунин (1946). В молодом возрасте растения иммунны к ряду заболеваний и, вместе с тем, подвержены некоторым болезням, которыми в более старом возрасте не поражаются.

Чеканка (вершкование) картофеля проводилась в период его массовой бутонизации в самом начале цветения. Удалялись самые верхние части стеблей (длиной 3—8 см). Автор пришел к выводу, что чеканка стеблей или точки роста стебля на некоторое время резко замедляет его старение. Пробуждаются и растут онтогенетически более молодые пазушные побеги. Клубнеобразование сдвигается на более поздние сроки. В 1944 г. колхоз им. Сталина Калининской области (по данным М. С. Дунина), применив вершкование картофеля сорта «лорх», собрал наивысший урожай клубней более крупных размеров по сравнению с обычными посадками. Основное же значение такого картофеля заключается в том, что посадочный материал чеканеных растений более устойчив, чем обычный, к ряду заболеваний.

Из приведенных литературных данных следует, что вопрос о чеканке ботвы и влиянии этого мероприятия на процесс клубнеобразования и урожай картофеля еще неясен. Однако все же можно сделать вывод, что чеканка ботвы, сказываясь существенным образом на развитии растений, оказывает значительное влияние и на клубнеобразование.

Действие чеканки, повидимому, различно в зависимости от сорта, стадии развития растения, климатических условий и прочих внешних воздействий.

Для целей использования приема чеканки ботвы в сельскохозяйственной практике, для повышения урожайности картофеля необходимо проверить действие ее в различных условиях внешней среды, в сортовом разрезе и в разные периоды развития растения, что и явилось целью нашей работы.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ 1946 г. ПО ЧЕКАНКЕ БОТВЫ У КАРТОФЕЛЯ СОРТА „БЕРЛИХИНГЕН“

Методика и материал

Опыты проводились с картофелем «Берлихинген» в пригородном совхозе «Красная заря». Картофель был апробирован в 1945 г. и по своим сортовым качествам отнесен к первой категории.

Почва — легкий суглинок. Удобрения применялись только органические. Навоз из расчета 20 т на гектар был вывезен на поля с осени, а весной запахан на полную глубину. После обычной предпосевной обработки поле было размаркировано и гребни напаханы на расстоянии 80 см один от другого (считая по гребню).

Подготовка посевного материала заключалась в отборе клубней картофеля, типичных для сорта «Берлихинген», по возможности одинаковой величины, весом 80—90 г. Клубни были положены на яровизацию в по-

мещении на стеллажах в два ряда. Яровизация длилась 34 дня при температуре 10—12° С. К началу посадки часть ростков двинулась в рост. При посадке ростки старались не обламывать.

Схема полевого и вегетационного опытов была одна и та же. Варианты как по яровизированным, так и неяровизированным клубням были следующие:

1. Чеканка ботвы по всходам.
2. " " по бутонизации.
3. " " по цветению.
4. " " при начале полегания ботвы.
5. " " в конце яровизации.
6. Контроль.

Чеканка по всходам проводилась острым ножом на расстоянии 5 см от верхушки, когда ботва отрастала над поверхностью земли на 10 см. Чеканка ботвы по бутонизации проводилась, когда ясно обозначались бутоны, точнее — на 5-й день после их появления. Верхушки растений также срезались острым ножом с ботвой, длиной в 5 см. Чеканка по цветению проводилась на 2-й день после зацветания 75% кустов. Срезался цветок и верхушка со следующими бутонами и с ботвой в 5 см. Чеканка ботвы по полеганию проводилась после окончания цветения, когда ботва начинала ложиться. Чеканка по яровизации проводилась безопасной бритвой на 27-й день после начала яровизации клубней. Чеканились верхушки всех поросших центральных ростков.

Посадка проводилась в июле под лопату. Расстояние между растениями в 40 см, между рядами 80 см. В течение лета проводилось: два боронования — одно до всходов, другое — сразу после всходов; три ручных рыхления с окучиванием растений и одно конное окучивание.

При выращивании растений вегетационным методом брались железные сосуды, объемом в 9 кг почвы. Почва огородная, с того же участка, где проводились полевые опыты. Сосуды после посадки в них картофеля на глубину 7 см были закопаны в почву до краев. Полив проводился по мере необходимости по объему.

В полевых опытах в каждой повторности было по 50 растений каждого варианта. Всего было три повторности. В вегетационных опытах для каждого варианта как яровизированного, так и неяровизированного картофеля, было по 10 сосудов.

НАБЛЮДЕНИЯ И АНАЛИЗЫ

В течение вегетационного периода проводились фенологические наблюдения, промеры ботвы, наблюдения над ходом клубнеобразования и нарастания надземной массы. Каждую десятидневку проводились пробные подкопки с тщательным морфологическим анализом кустов, для чего из каждой повторности выкапывалось в первые две пробы по 5 кустов, таким образом в каждой пробе было взято по 15 кустов. В последующих пробах бралось по 8 кустов из каждой повторности, итого 24 куста в пробе. В последней пробе, или окончательной уборке, было взято по 15 кустов в каждой повторности, или 45 кустов в пробе. В последних трех пробах брались образцы для химического анализа.

ВЕГЕТАЦИОННЫЙ ПЕРИОД КАРТОФЕЛЯ СОРТА „БЕРЛИХИНГЕН“ С СВЯЗИ С ЧЕКАНКОЙ БОТВЫ

При чеканке ботвы в разные периоды развития растения изменяется вегетационный период растения и ход клубнеобразования.

Фаза бутонизации у вариантов «чеканка по всходам» и «чеканка по яровизации» передвигается по сравнению с контролем на более поздний срок. Особенно это относится к варианту «чеканка по яровизации», которая наступает на 15 дней позже по сравнению с контролем. Это явление мы объясняем тем, что при чеканке всходов и яровизированных ростков мы на некоторое время задерживаем ход развития растения; возможно, что в таком молодом возрасте растение сильно реагирует на хирургическое вмешательство, а способность к быстрой регенерации побегов в молодом возрасте у растений менее развита (Кренке, 1940).

Вследствие чеканки изменялся габитус растений, что очень хорошо можно было наблюдать в опыте, проводимом в сосудах, где все различия с контролем выступали более ярко, чем на поле. Особенно бросались в глаза растения в варианте «чеканка по яровизации» интенсивностью своей окраски и жесткостью листьев.



Рис. 1. Нормальное (слева) и ненормальное (справа) образование цветов картофеля (сорт „Берлихинген“)

Фаза цветения у опытных растений также запаздывала у вариантов «чеканка по всходам», «чеканка по яровизации» и особенно сильно запаздало цветение у варианта «чеканка по бутонизации». У последнего, вследствие чеканки, фаза цветения отодвинулась, по сравнению с контролем, на 20 дней. Характер цветения у варианта «чеканка по бутонизации» был совершенно иной, чем у контроля. Цветение наступало у этого варианта крайне неравномерно и не все стебли цвели, в большинстве случаев бутоны опадали не развиваясь. Большинство соцветий было недоразвито (рис. 1).

Такое явление можно объяснить тем, что вызванный чеканкой усиленный рост боковых побегов из пазух листьев интенсивно потребляет питательные вещества, вследствие чего и происходит опадение бутонов и цветов. В этот же период происходит и усиленный рост клубней, которые являются также значительными потребителями питательных веществ.

Неяровизированный картофель взошел на 13 дней позже яровизированного.

Бутонизация у варианта «чеканка по всходам» запоздала, по сравнению с контролем, в среднем на 10 дней. Фаза цветения у варианта «чеканка по всходам» и «чеканка по бутонизации» задержалась, по сравнению с контролем, в среднем от 5 до 9 дней. Цветение у неяровизированных растений по варианту «чеканка по бутонизации» так же, как и у яровизированных растений, наступило неравномерно, и период цветения у отдельных растений был более продолжительным, чем у яровизированных растений. У растений, где чеканка была произведена по цветению, вторичное цветение замечалось только у отдельных растений по 1—2 цветка на растении.

Растения, находившиеся в сосудах, довольно сильно отличались по внешнему виду от таких же растений, находившихся в полевых условиях.

В сосудах растения были все прямостоячими, более низкорослыми, с несколько более темной листвою и менее облиственны.

Данные фенологических наблюдений по различным вариантам чеканки ботвы в сосудах показывают у растений ту же закономерность в изменении длины вегетационного периода, что и у растений в полевых условиях.

Раньше всего в полевых условиях полегла ботва у растений вариантов «чеканка по всходам» как у яровизированных, так и у неяровизированных. Полегание ботвы здесь наблюдалось исключительно вследствие того, что стебли были слишком тонкими и они полегли под тяжестью листьев тогда, когда еще и стебли и листья были совершенно зелеными. Наблюдалось очень много растений, которые при полегании надламывались у своего прикрепления к основному стеблю. Из-за такого надлома получалась задержка оттока ассимилятов, вследствие чего на стеблях образовалось много воздушных клубней.

У варианта «чеканка по яровизации» можно было наблюдать много растений, которые очень долго не полегли, и почти в каждом кусте было по 2—3 стебля, которые сохраняли зеленую окраску до самой уборки и совсем не полегли. У контроля ботва полегла 10/VIII и к концу вегетационного периода полностью отмерла, совершенно потеряв зеленую окраску.

ЧИСЛО СТЕБЛЕЙ ИЛИ КУСТИСТОСТЬ РАСТЕНИЙ

На клубне картофеля сорта «Берлихинген» глазки располагаются по спирали в количестве 6—12 шт. При просмотре 400 клубней мы в среднем насчитывали 10—11 глазков на 1 клубень. Подсчетом числа стеблей, выросших в полевых условиях, было обнаружено, что в среднем на один куст приходится по 5—6 стеблей.

Следовательно, можно заключить, что обычно у клубня прорастают не все глазки. У растений же варианта «чеканка по яровизации» на 1 клубень в среднем было 10 стеблей. Таким образом, чеканка вызвала прорастание большинства глазков клубня.

Мы встречали не мало кустов со стеблями в количестве 12—15 шт. В этих гнездах обычно было и большее количество молодых клубней, однако, мы замечали, что, как правило, очень крупных клубней в таких гнездах не было.

Прорастание глазков на клубнях у варианта «чеканка по яровизации» очень часто было таким, как показано на рис. 2. У растений этого

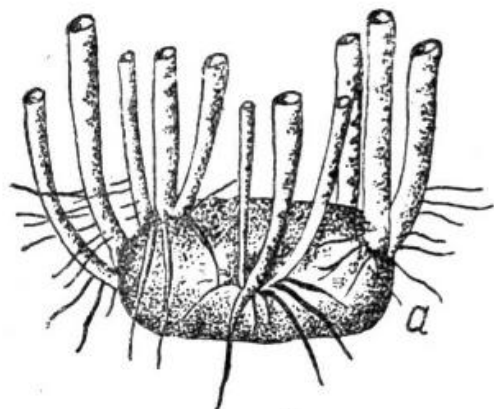


Рис. 2. Характер прорастания клубня при чеканке яровизированных ростков

варианта можно видеть, как прорастают глазки по всему клубню, причем из одного глазка образуется по 2—3 стебля. Никишин (1944) называет такое кущение «истинным» и считает это наиболее благоприятным для урожайности. Ростки при таком типе кущения имеют каждый свои корни, поэтому и корневая система у таких растений более мощная. При чеканке по всходам у растений также увеличивается количество побегов, но, главным образом, за счет пробуждения нижних почек стебля, т. е. за счет ветвления основного побега, а не за счет пробуждения соседних глазков клубня. На рис. 3

видно, что от каждого стебля отходят три ветви. Эти ветви более ослаблены, чем побеги контрольных растений, и всегда тоньше центрального стебля (А), который при чеканке был отрезан.

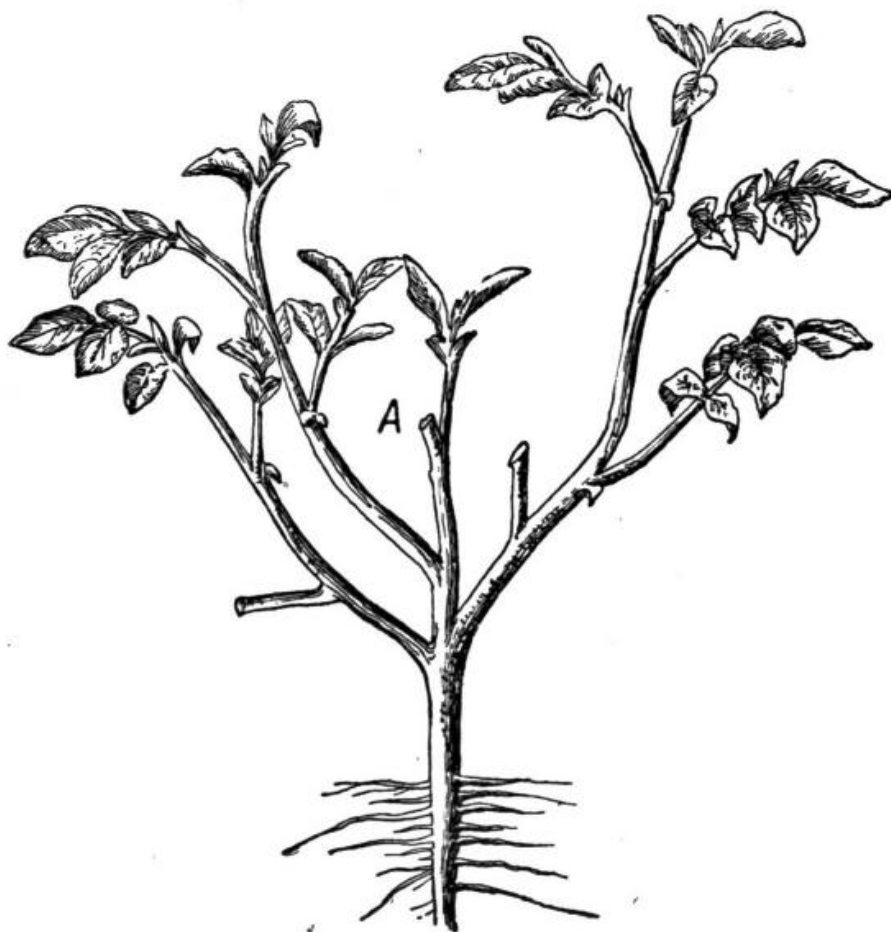


Рис. 3. Характер ветвления стебля по варианту «чеканка по всходам»

Особенно толстые стебли были у растений варианта «чеканка по яровизации». Более же толстые стебли обладают, очевидно, и более развитой механической тканью, поэтому они являются более устойчивыми

к полеганию. Мы замечали, что наиболее урожайные кусты с большим числом клубней были у тех растений, которые имели толстый, грубый, поздно полегающий центральный стебель с некоторым числом «подгона» (так мы называем боковые побеги, образовавшиеся из одного и того же глазка), причем чем лучше прорастает глазок, тем выше урожайность

ХОД НАРАСТАНИЯ НАДЗЕМНОЙ МАССЫ

Ботва промерялась в течение лета 5 раз, т. е. с 12/VII по 12/VIII. После этого срока она вся сильно полегла, и проводить точные измерения было невозможно, да практически она уже не нарастала. Данные промеров сведены в табл. 1.

Таблица 1

Рост ботвы в различных вариантах чеканки ботвы в см на 1 растение в полевых условиях

№ делянок	Название вариантов	12.VII		21.VII		31.VII		11.VIII		19.VIII	
		в % к контролю	в % к контролю	в % к контролю	в % к контролю	в % к контролю	в % к контролю				
Яровизированные растения											
1	Чеканка по всходам . .	20	60,7	55	94,9	67	89,4	85	110,2	85	100,9
2	„ „ бутонизац. .	31	99,0	56	96,6	57	76,0	85	110,2	88	100,0
3	„ „ цветению .	35	100,4	58	100,0	72	96,0	80	100,5	85	100,0
4	„ „ полег. ботвы	38	100,2	63	100,8	76	100,1	83	100,9	86	110,0
5	„ „ яровизации	35	100,4	59	100,2	72	96,0	86	110,3	86	110,0
6	Контроль	34	100,0	58	100,0	75	100,0	76	100,0	78	100,0
Неяровизированные растения											
1	Чеканка по всходам .	—	—	26	83,9	46	85,2	74	110,1	88	110,4
2	„ „ бутонизац. .	—	—	32	100,3	48	89,0	76	110,3	78	100,0
3	„ „ цветению .	—	—	34	100,9	60	110,1	80	110,9	90	110,5
4	„ „ полег. ботвы	—	—	27	87,2	66	120,2	84	120,5	91	110,7
5	Контроль	—	—	31	100,0	54	100,0	67	100,0	78	100,0

Анализируя ход роста яровизированных растений, мы видим, что рост в высоту прекращается, приблизительно, 11/VIII. Наиболее сильно растут растения в период между 12/VII и 21/VII — это период перед началом цветения.

ДИНАМИКА НАРАСТАНИЯ ВЕСА БОТВЫ ПО РАЗЛИЧНЫМ ВАРИАНТАМ ЧЕКАНКИ БОТВЫ

Нарастание веса ботвы у растений по различным вариантам чеканки представлено на рис. 4, из которого следует, что, по сравнению с контролем, вес ботвы у всех вариантов чеканеных растений увеличился.

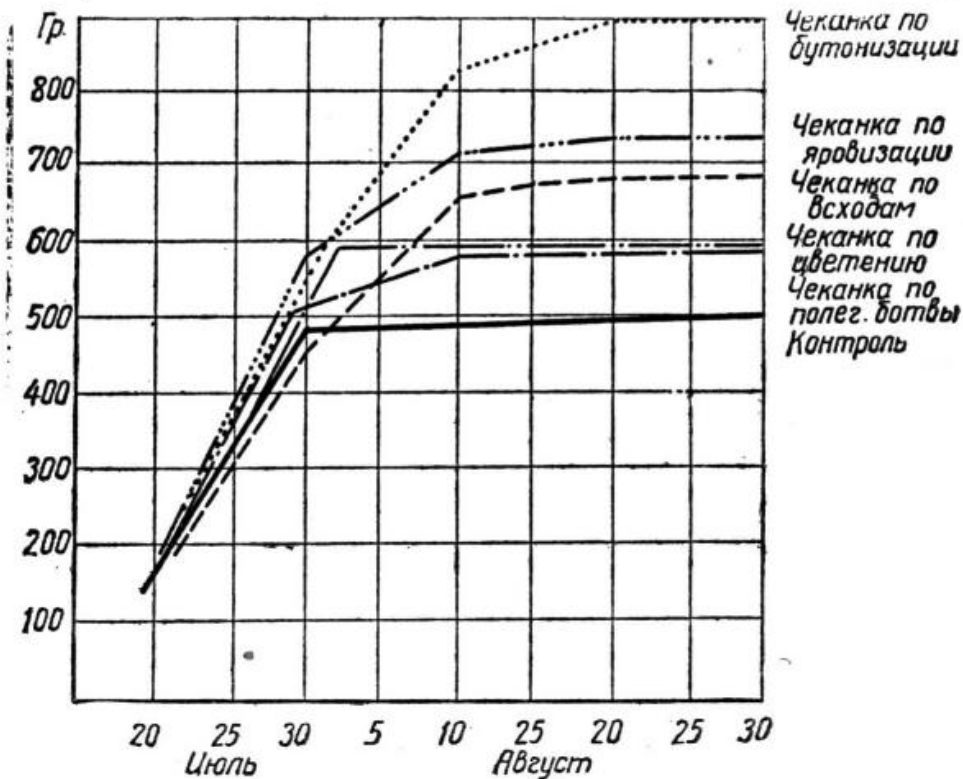


Рис. 4. Нарастание веса ботвы в граммах по различным вариантам чеканки

Особенно увеличился вес ботвы у варианта «чеканка по бутонизации» у яровизированных растений; по отношению к контролю это увеличение равняется 186,0% (последняя проба).

ОКОНЧАТЕЛЬНАЯ УБОРКА УРОЖАЯ

К окончательной уборке урожая приступили 15 сентября. Ботва к этому времени полностью засохла как у яровизированных, так и у неяровизированных растений. Всего учетных растений к этому периоду было 45. Все урожайные данные были статистически обработаны и сведены в таблице 2.

Данные окончательной уборки урожая показали, что наивысший урожай как по яровизированным, так и по неяровизированным растениям получен по вариантам «чеканка по бутонизации». У яровизированных растений увеличение урожайности по сравнению с контролем равно 39%, а по неяровизированным растениям — 40%. Увеличение урожайности также дали растения вариантов «чеканка по яровизации» и «чеканка по всходам» в количестве 26% по яровизированным растениям. Величина «t» показывает, что это увеличение урожайности существенно. По неяровизированным растениям разница по варианту «чеканка по всходам», в сравнении с контролем, незначительна.

Растения варианта «чеканка по бутонизации» дали наибольший процент товарных клубней. Большинство клубней было выравненным по

Таблица 2

Окончательная уборка урожая клубней картофеля сорта „Берлихинген“ по различным вариантам чеканки ботвы в полевых условиях (в 2 на 1 растение, ср. из 3 повторностей)

№ делянок	Названия вариантов	М	± m	t по отношению к контр.	в % к контролю
Я р о в и з и р о в а н н ы е р а с т е н и я					
1	Чеканка по всходам	951,3	22,9	4,9	126,3
2	„ „ бутонизации	1 049,3	25,6	6,9	139,0
3	„ „ цветению	852,3	22,0	2,2	113,0
4	„ „ полег. ботвы	849,0	26,9	2,3	112,0
5	„ „ яровизации	953,5	23,0	4,9	126,4
6	Контроль	753,0	34,0	—	100,0
Н е я р о в и з и р о в а н н ы е р а с т е н и я					
1	Чеканка по всходам	846,0	29,7	2,9	113,0
2	„ „ бутонизации	1 045,0	21,9	11,2	140,0
3	„ „ цветению	850,0	29,7	2,9	113,0
4	„ „ полег. ботвы	847,5	31,2	2,9	113,0
5	Контроль	748,6	14,8	—	100,0

величине и более правильными по форме. Особенно мелких клубней не было (меньше 3 см в диаметре), они были взвешены, и был исчислен их процент по отношению к общему весу всех клубней. Данные сведены в табл. 3, из которой видно, что наименьший процент мелочи был у вари-

Таблица 3

Количество мелких клубней по различным вариантам в % к общему количеству клубней (мелкие клубни 3 см в диаметре)

Названия растений	Чеканка по всходам	Чеканка по бутонизации	Чеканка по цветению	Чеканка по полег. ботвы	Чеканка по яровизации	Контроль
Яровизированные	10,1	4,2	6,2	7,0	10,2	8,4
Неяровизированные	11,4	5,8	6,7	8,1	—	9,3

анта «чеканка по бутонизации» как у яровизированных, так и у неяровизированных растений. Наибольший процент мелких клубней, как видно из табл. 3, падает на вариант «чеканка по яровизации» у яровизированных растений. Особенно много было мелких клубней у первого варианта. Встречались отдельные кусты, у которых были одни мелкие клубни,

залегавшие очень близко к поверхности земли. У варианта «чеканка по яровизации» куст был широкий, особенно близко к поверхности земли клубней не было, но мелких клубней все же было много.

Ход накопления урожая по периодам представлен на рис. 5.

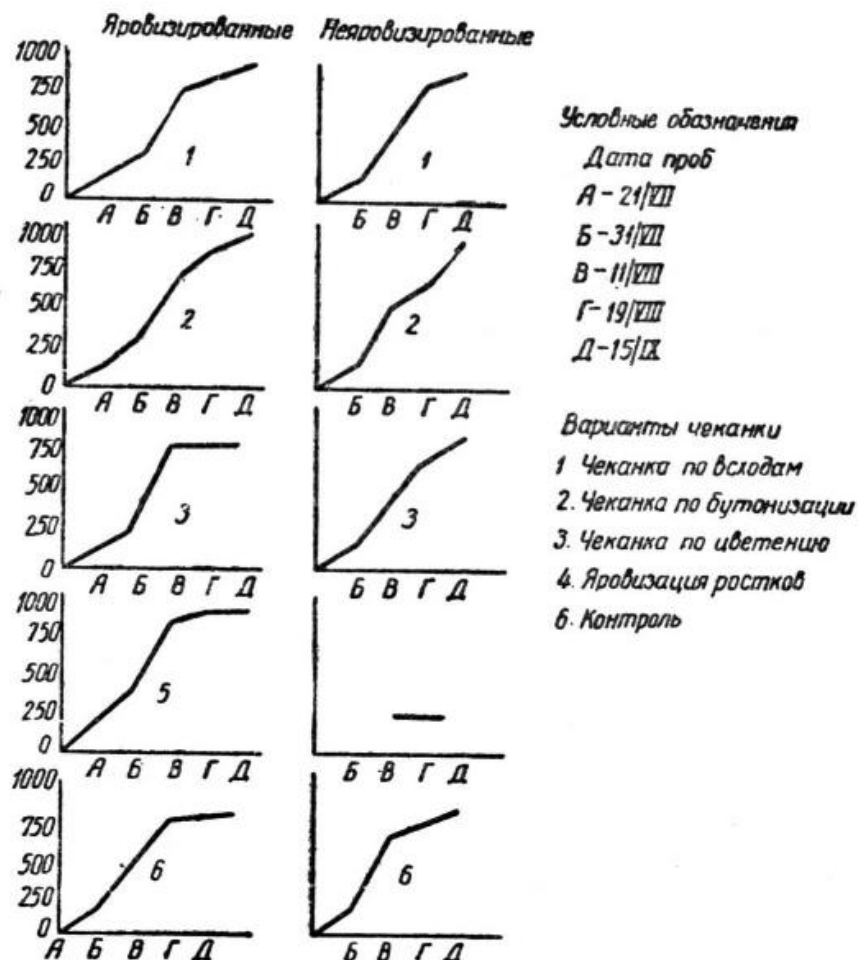


Рис. 5. Динамика накопления урожая картофеля (сорт „Берлихинген“) по различным вариантам чеканки ботвы в полевых условиях

Анализируя эти данные, можно заметить большие различия в характере накопления урожая у яровизированных и неяровизированных растений. Яровизированные растения (контроль) в данных условиях почти заканчивают накопление урожая уже к 11/VIII, в то время как неяровизированные растения продолжают накапливать урожай до самой уборки, так как яровизация ускоряет развитие растений, и они быстрее заканчивают свой онтогенез. Стадия яровизации ими закончена до посадки, в то время как неяровизированные растения проходят ее в поле. Чеканка ботвы во всех случаях изменила дальнейший ход накопления урожая, т. е. растения продолжают вегетировать почти до самой уборки. Кривые хода накопления урожая чеканеных яровизированных растений напоминают ход накопления урожая неяровизированных растений, т. е. период клубнеобразования у них растягивается на более продолжительное время. Вариант «чеканка по цветению» яровизированных растений по ходу накопления урожая напоминает контрольные яровизированные растения. Чеканка ботвы этого варианта не изменила физиологию и морфологию растения, и урожай почти не отличался от контроля.

Особенно резко изменила чеканка ботвы ход клубнеобразования у неяровизированных растений. Период клубнеобразования здесь стал очень растянутым. Можно предположить, что при неблагоприятных климатиче-

ских условиях осеннего периода чеканка неярвизированных растений может вызвать и отрицательные результаты в урожайности клубней в силу того, что растения не успевают закончить свою вегетацию до сбора урожая. Так же резко меняется ход клубнеобразования у вариантов «чеканка по бутонизации» как у ярвизированных, так и у неярвизированных растений. Здесь мы видим особенно резкий подъем вверх кривой накопления урожая. «Чеканка по бутонизации» вызвала бурный рост молодых побегов у растений, что, повидимому, способствовало усиленному подъему биохимических и физиологических процессов у растений и обеспечило повышение урожайности.

УЧЕТ УРОЖАЯ В ВЕГЕТАЦИОННЫХ СОСУДАХ

Уборка урожая в вегетационных сосудах была произведена также 15 сентября. Ботва к этому периоду в сосудах не полегла и во многих случаях была еще зеленой. Наибольшая прибавка урожая была получена у неярвизированных растений по варианту с «чеканкой по цветению», затем идет «чеканка по бутонизации». Небольшую прибавку урожая (21%) дали варианты «чеканка по полеганию ботвы». Примерно такие же результаты имели место у ярвизированных растений. Однако не дали прибавку урожая «чеканка по всходам» и «чеканка по ярвизации» у ярвизированных растений (см. табл. № 4).

В отношении варианта «чеканка по цветению», давшей в сосудах наибольшую прибавку урожая, следует оговориться. Цветение у этих растений почти не наступило, и поэтому чеканка фактически была произведена, пожалуй, в стадии бутонизации, но только в более поздний ее период.

Таблица 4

Результаты окончательной уборки урожая в сосудах (данные на 1 растение)

Неярвизированные

№ сосудов	Названия вариантов	Длина стебля в см	Вес ботвы в г	Вес корневой системы в г	Количество клубней, шт.	Вес 1 клубня в г	Число стеблей, шт.	Вес клубней в г на 1 куст	Вес клубней в % к контролю
1	Чеканка по всходам . . .	25,0	15,4	25,0	8,2	15,0	5	122,0	100,0
2	„ „ бутонизац. . .	37,0	52,0	44,6	11,8	15,3	6	168,0	139,6
3	„ „ цветению . . .	45,0	52,4	44,0	13,6	12,9	6	176,6	146,6
4	„ „ полег. ботвы .	44,0	63,8	35,8	8,2	18,2	7	146,0	121,0
5	Контроль	39,4	35,6	35,6	14,0	8,6	6	120,4	100,0

Морфологические изменения растений в сосудах были аналогичны тем, которые имелись у растений в поле. Так же, как и в поле, «чеканка по всходам» дала ветвление в виде 3 стеблей. «Чеканка по бутонизации» вызвала рост пасынков и боковых побегов. Растения в вариантах «чеканка по цветению» и «чеканка по полеганию ботвы» морфологически почти не реагировали. Кущение у растений «чеканка по ярвизации» было несколько большим, чем у контроля.

Корневая система, тщательно отмытая, взвешивалась в воздушно-сухом состоянии. Судя по весу, она была наиболее хорошо развита у вариантов «чеканка по цветению», «чеканка по бутонизации» у яровизированных растений и «чеканка по полеганию ботвы», «чеканка по цветению», «чеканка по бутонизации» у неяровизированных растений. Наиболее крупные клубни оказались у варианта «чеканка по полеганию ботвы», но число их было почти такое же, как и у контроля. Общий урожай клубней выше всех оказался, как уже указывалось, у вариантов «чеканка по цветению» и «чеканка по бутонизации».

Вариант «чеканка по бутонизации» как в сосудах, так и в полевых условиях дал более выравненный материал.

ПОРАЖАЕМОСТЬ БОЛЕЗНЯМИ ПО РАЗЛИЧНЫМ ВАРИАНТАМ ЧЕКАНКИ БОТВЫ

Невольно бросалась в глаза меньшая заболеваемость чеканеных растений (фитофтора, вирусные болезни). Оценка заболеваемости в большинстве проводилась качественно по пятибальной системе.

В общем меньшая заболеваемость наблюдалась у неяровизированных растений, а среди них у чеканеных растений. Побегов, которые образовались на растении позже по времени, отличались более здоровым видом и заболели фитофторой и вирусными болезнями позже побегов, образовавшихся в начале произрастания клубня. Особенно это было заметно у растений варианта «чеканка по бутонизации» яровизированных и неяровизированных и, в частности, у растений в сосудах, которые долго были облиственны, их нижние листья позже желтели, по сравнению с контролем, и дольше оставались зелеными и более блестящими.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ УГЛЕВОДОВ ПО РАЗЛИЧНЫМ ВАРИАНТАМ ЧЕКАНКИ БОТВЫ

Пробы для химического анализа брались по яровизированному материалу 3 раза в лето, по неяровизированному — 2 раза. Для взятия средней пробы клубни, после уборки урожая, сортировались по фракциям: крупные — больше 50 г, средние — 50—20 г и мелкие — меньше 20 г. Из каждой фракции бралась проба пропорционально весу фракции. Общий вес пробы был 2 кг. Из этой пробы в лаборатории из каждого клубня пробочником бралась проба в центре клубня и определялась сумма растворимых углеводов и крахмала по методу Ильина. Данные химического анализа сведены в табл. 5.

Из таблицы следует, что у яровизированных растений мы замечаем увеличение процента как растворимых углеводов, так и крахмала у вариантов «чеканка по всходам» и «чеканка по яровизации». Следовательно, чеканка ботвы даже в ранний период вызвала изменения в химическом составе клубней. В последней пробе мы увидим увеличение процента крахмала у растений варианта «чеканка по бутонизации», «чеканка по полеганию ботвы» и у растений варианта «чеканка по всходам» яровизированных растений. У неяровизированных растений такой закономерности нет. Наибольший процент крахмала наблюдается у контроля и у варианта «чеканка по полеганию ботвы».

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ 1947 г.

Опыты 1947 г. проводились в совхозе «Петрорайсовет». Они имели целью испытать действие чеканки на некоторых других сортах картофеля, несколько расширить объем работ и проверить данные, полученные в 1946 г., в новых погодных и почвенных условиях.

Таблица 5

Данные химического анализа в процентах на воздушно-сухой вес

№ п/п	Названия вариантов	I проба 21.VII				III проба, сентябрь						Примечание		
		Яровиз.		крахмал		яровизи- ров.	неяровизи- ров.	яровизи- ров.	неяровизи- ров.	к р а х м а л				
		растворим. углеводы	%	%	в % к контр.					растворимые углеводы	%		в % к контр.	%
		%	в % к контр.	%	в % к контр.	%	в % к контр.	%	в % к контр.	%	в % к контр.			
1	Чеканка по всходам . . .	8,64	111,1	28,83	114,5	6,10	129,1	6,40	148,0	48,90	109,1	49,00	96,60	II проба яровизи- ванного картофеля и I — неяровизированного выпали из анализов по техническим причинам
2	" " бутонизац.	7,77	100,0	25,87	100,2	7,81	165,5	5,30	122,3	53,40	121,8	48,50	94,70	
3	" " цветению . . .	6,85	88,4	23,41	94,4	4,51	95,5	5,41	125,2	41,20	94,3	46,20	90,0	
4	" " полег. бот- вы	7,07	90,9	24,04	95,5	5,10	108,0	5,02	116,2	49,10	112,2	50,00	97,4	
5	Чеканка по яровиза- ции	8,70	112,0	28,89	115,0	6,23	131,8	—	—	41,40	94,4	—	—	
6	Контроль	7,78	100,0	25,10	100,0	4,72	100,0	4,32	100,0	43,70	100,0	51,40	100,0	

Для опыта были взяты следующие сорта картофеля:

1. Ранний сорт «Фрюботе», полученный из совхоза «Красная заря», репродукции ВИРа¹. Сорт низкорослый, слабо цветущий, не образующий ягод, с коротким вегетационным периодом.

2. Сорт «Берлихинген» имеет высокий куст, хорошо облиственный, обильно цветущий, ягод не дает. Поспеваемость — средняя.

3. Сорт «Мажестик» имеет высокий куст, прямостоячий, облиственный. Цветет обильно. Образует ягоды. Среднепоздний.

4. Сорт «Лорх». Куст высокий. Цветет обильно и продолжительно. Обычно ягод не дает. Сорт — среднепоздний (более поздний, чем «Мажестик»).

Работа проводилась только на яровизированном материале, так как опыты прошлого года показали, что чеканка стеблей удлиняет вегетационный период картофеля и неяровизированный материал может в условиях Ленинграда не вызреть.

Опыты проводились полевым методом. Повторность — 4-кратная. В каждой повторности было по 50 растений. В одном варианте было по 200 растений. Сорт «Фрюботе» имел 2 повторности из-за недостатка посадочного материала.

Варианты чеканки были приняты следующие:

1. Чеканка яровизированных ростков в конце их яровизации (яровизация понимается здесь как агроприем), в дальнейшем обозначаем как вариант № 1.

2. Чеканка яровизированных ростков в конце их яровизации плюс чеканка бутонов (вариант № 2).

3. Чеканка бутонов на пятый день их образования (вариант № 3).

4. Чеканка цветов и верхушек стеблей (вариант № 4).

5. Контрольные растения.

В 1947 г. из испытания были исключены варианты чеканки стеблей в начале всходов, так как этот вариант в вегетационных сосудах дал утонченные стебли с рано полегающей ботвой и снижение урожайности. Часто имело место подламывание стеблей и образование в месте подлома воздушных клубней.

Исключен был также вариант «чеканка стеблей по полеганию ботвы», так как урожайность этого варианта по сути дела не отличается от контроля.

В 1947 г. был введен новый вариант — это вариант № 2 — двойная чеканка. Вариант был принят для того, чтобы проверить действие чеканки при наложении одного варианта на другой.

НАБЛЮДЕНИЯ И АНАЛИЗЫ

В течение вегетационного периода проводились:

1. Фенологические наблюдения.

2. Наблюдение за ростом ботвы. Промеры ботвы проводились каждую пятидневку, начиная на 10—15-й день после всходов картофеля.

3. Наблюдения за ходом нарастания ботвы и клубней, для чего периодически (раз в десятидневку) брались пробы и проводился тщательный морфологический анализ. Тут же отбирались пробы для химического анализа.

4. Наблюдения над заболеваемостью растений (вирусными болезнями и фитофторой).

5. Определение интенсивности фотосинтеза (методом половинок).

¹ ВИР — Всесоюзный ин-т растениеводства.

6. Определение количества сухого вещества зеленой массы.
7. Определение количества сухого вещества клубней.
8. Определение растворимых и нерастворимых углеводов в клубнях.
9. Определение общего азота в клубнях (окончательной уборки).

ПОЧВЕННЫЕ И КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ 1947 г.

Погодные условия 1947 г. были менее благоприятными для культуры картофеля, чем в 1946 г. Весна в текущем году была с резкими колебаниями температуры почвы и воздуха, так, в течение мая минимальная температура почвы была ниже 0° , а максимальная повышалась до $22-23^{\circ}\text{C}$. Средняя температура воздуха в первой половине мая была $6,1^{\circ}\text{C}$, во второй половине — $11,1^{\circ}\text{C}$. Вторая половина лета характеризовалась выпадением больших количеств осадков. Особенно много выпало осадков в первой половине мая и августа.

Почвенные условия на опытном участке в 1947 г. были также менее благоприятными, чем в 1946 г. Почвенная разность представляла собою дерново-подзолисто-глееватую почву с грубозернистым хрящеватым почвенным горизонтом и малым содержанием питательных веществ; $\text{P}_2\text{O}_5=3-10$ мг на 100 г почвы; 3 мг K_2O на 100 г почвы. Мощность пахотного слоя 20 см.

Опытный участок в 1946 г. был хорошо окультурен дерново-слабо-подзолистой глееватой почвой супесчаного механического состава. Гумусовый горизонт около 20 см с достаточным количеством питательных веществ: $30-75$ мг P_2O_5 на 100 г почвы; K_2O $6,1-11,2$ мг на 100 г почвы; хорошо насыщены основаниями.

Агротехника. Вспашка — под зябь. Навоз был вывезен зимою и запахан весною. Доза внесения равна 30 т на гектар. Весною — перепахка, боронование и посадка под лопату. В течение лета — 2 раза конное окучивание, 3 ручных прополки.

На яровизацию клубни сортов «Берлихинген» и «Фрюботе» были положены 20 апреля. Посадка — 20 мая. Продолжительность яровизации — 30 дней. Сорта «Лорх» и «Мажестик» были положены на яровизацию 1 мая (из-за отсутствия материала). К моменту посадки (20/V) ростки у сортов «Берлихинген» и «Фрюботе» были длиною около 1 см, а «Лорх» и «Мажестик» имели ростки несколько меньшие. Чеканка ростков производилась безопасной бритвой. Срезались верхушки центральных ростков за 5—7 дней до высадки в грунт. У сорта «Берлихинген» во многих случаях имело место прорастание нескольких ростков в глазке, и при таком положении приходилось срезать и верхушки боковых ростков. К моменту посадки у большинства клубней сорта «Берлихинген» и «Фрюботе» тронулись в рост средние и нижние глазки и боковые ростки из чеканенных глазков. Боковые ростки были толстые и приземистые. Отрастание глазков у сортов «Лорх» и «Мажестик» было в меньшей степени. У «Фрюботе» прорастали в большей степени верхушечные ростки и в меньшей степени нижние и средние.

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ

Посадка картофеля была проведена в один день — 20/V. Температура почвы на глубине 12 см была 6°C . В период после посадки наблюдалось похолодание, вследствие чего всходы картофеля задержались, особенно у сортов более позднеспелых. «Мажестик» взошел на 27-й день.

«Лорх» — на 24-й, «Фрюботе» — на 22-й и «Берлихинген» — на 18-й. У вариантов первого и второго всходы, по сравнению с контролем, запаздывали —

у „Берлихинген“	на 4 дня
„Мажестик“	„ 2 „
„Фрюботе“	„ 3—5 дней
„Лорх“	запаздывания не было.

Всходы у растений с чеканкой яровизированных ростков, особенно у сортов «Берлихинген» и «Фрюботе», отличались от контроля, как и в прошлом году, по габитусу куста, цвету листьев и темпам нарастания

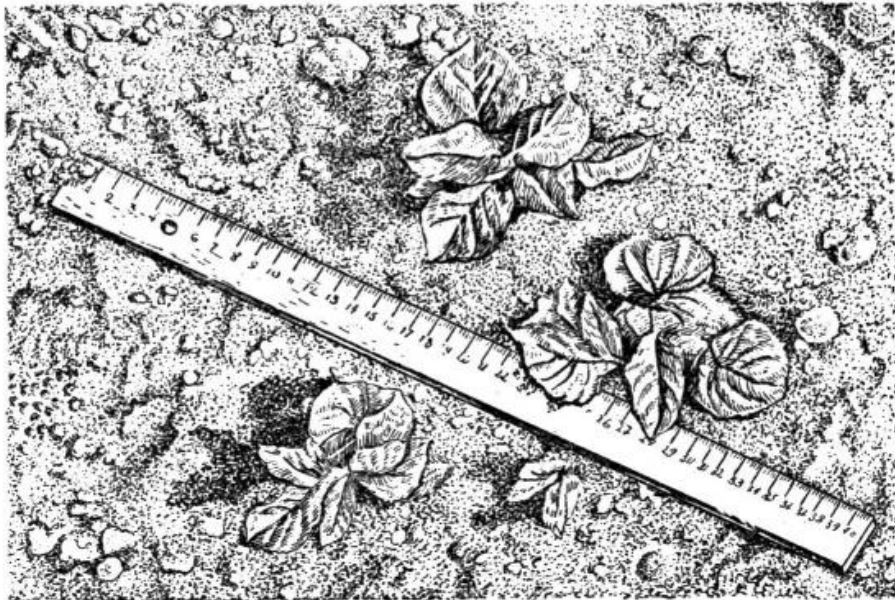


Рис. 6. Всходы картофеля (сорт „Фрюботе“) при чеканке яровизированных ростков

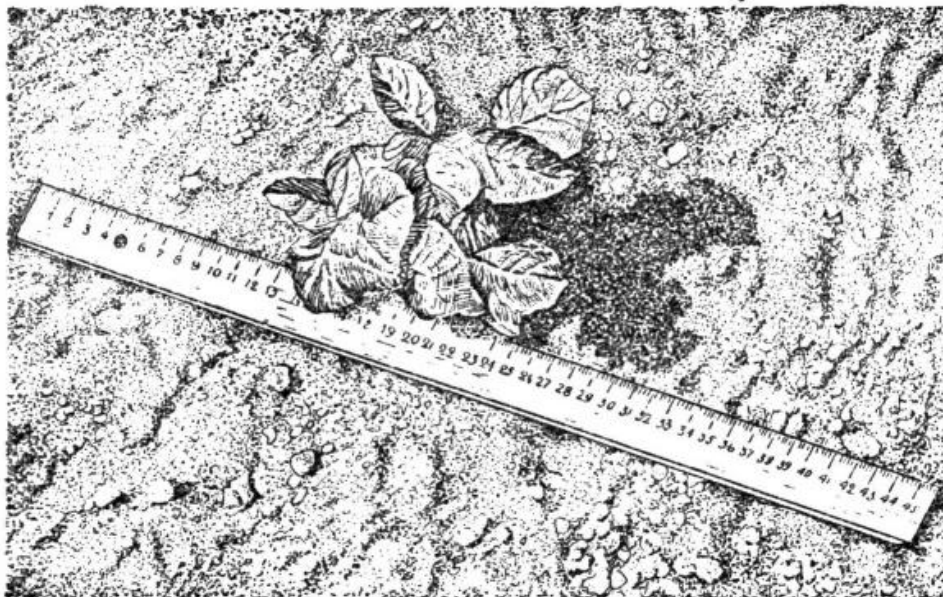


Рис. 7. Всходы контрольных растений (сорт „Фрюботе“) без чеканки

подземной массы. Характерным для этих вариантов было преобладание кустов, всходы которых появлялись сразу несколькими, широко друг от друга отстоящими ростками (рис. 6 и 7).

Все варианты «чеканки яровизированных ростков», независимо от сорта, были в период всходов более мелколистными, чем контроль, и имели более темную окраску.

Темп роста их несколько отличался от темпа роста контрольных растений. Последние после всходов очень быстро наращивали зеленую массу, а растения с чеканеными ростками давали очень малый прирост и лишь на 19-й день после всходов почти сравнялись с контрольными.

Фаза бутонизации у контрольных растений всех сортов наступала почти одновременно, несмотря на существенные различия их в скоро-спелости. Только сорт «Берлихинген» дал бутоны раньше, по сравнению с другими сортами, на 3 дня. У вариантов с чеканеными ростками наступление фазы бутонизации запаздывало: у сорта «Берлихинген» на 3—4 дня, у «Лорха» и «Фрюботе» — на 6—7 дней, у «Мажестик» запаздывания не было. Чеканка бутонов проводилась на 5-й день их образования. Бутоны к этому времени хорошо были обозначены (рис. 8).



Рис. 8. Развитие бутонов в момент чеканки

Чеканке подвергались все точки роста на кусте как центральных, так и боковых стеблей.

В некоторых случаях, особенно у сорта «Берлихинген», иногда без всякой чеканки прорастает очень много глазков, а в глазках прорастает несколько почек, — такие кусты всегда урожайны, и клубни их более выровнены.

Фаза цветения наступила у всех сортов контрольных растений на 52—56-й день. У тех же растений, у которых была проведена чеканка по бутонизации, фаза цветения у сортов «Фрюботе» и «Берлихинген» не наступала совсем, у сорта «Лорх» наступила с большим опозданием, т. е. по сравнению с цветением контроля — позже на 19 дней.

Чеканка цветов и верхушек растений была проведена тогда, когда зацветало не меньше 75% кустов на делянке; в условиях данного лета это наступало на 3—4-й день после появления первых цветов.

У второго и третьего вариантов (чеканка яровизированных ростков плюс чеканка бутонов) наблюдалась на очень небольшом количестве кустов вторичная бутонизация и цветение у сортов «Берлихинген» и «Мажестик», причем цветение у таких кустов было очень ограниченным. Это были стебли из вторых почек глазков или стебли вторичного порядка, которые к моменту чеканки бутонов еще были очень малы.

Клубнеобразование раньше всего началось у сорта «Фрюботе». Первые клубни были отмечены у контроля 22/VI. У сортов «Мажестик» и «Берлихинген» начало клубнеобразования отмечено на контрольных растениях 29/VI. У «Лорха» первые клубни появились 2/VII. У первого

и второго вариантов¹ клубнеобразование запаздывало у всех сортов, по сравнению с контролем, на 7—9 дней. Характер клубнеобразования



Рис. 9. Клубнеобразование у растений с чеканеными ростками. Чеканка производилась в конце яровизации (сорт „Берлихинген“)



Рис. 10. Клубнеобразование у контрольных растений (сорт „Берлихинген“)

у растений первого и второго вариантов также отличался от контроля. У контроля клубнеобразование начиналось 2—3 клубеньками, затем,

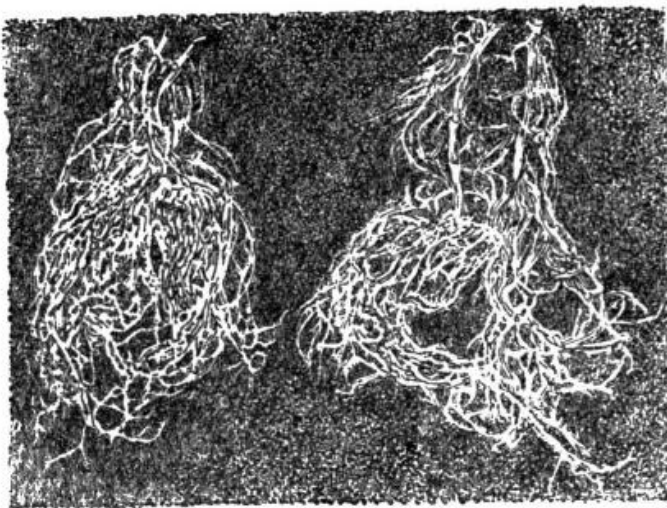


Рис. 11. Корневая система растений с чеканкой яровизированных ростков (слева) и контрольных растений (справа)

когда эти клубни достигали определенной величины, наблюдалось образование следующих клубней. У растений у которых чеканились ростки, клубнеобразование наступало сразу большим количеством клубней, и всегда у всех сортов число клубней на 1 куст при чеканке в этот период было большим, чем у контроля. Рис. 9 и 10 показывают неравномерное развитие клубней у контрольных растений сорта «Берлихинген» и более равномерное развитие клубней у вариан-

¹ Вариант первый — „чеканка яровизированных ростков“. Вариант второй — „чеканка яровизированных ростков плюс чеканка бутонов“.

тов с чеканеными ростками, благодаря чему нам кажется, что и по возрасту у последних клубни были более выровненными.

У растений всех сортов этих вариантов (первого и второго) столоны с клубнями напоминали гроздь винограда.

Обращает на себя внимание и развитие корневой системы у растений с чеканеными ростками в конце яровизации. Корневая система у этих растений более развита, чем у растений контроля (рис. 11), с большим количеством корней третьего и четвертого порядков. Поэтому она более мощная, хотя отдельные корни тонки.

ХОД НАРАСТАНИЯ БОТВЫ КАРТОФЕЛЯ ПО РАЗЛИЧНЫМ ВАРИАНТАМ ЧЕКАНКИ СТЕБЛЕЙ

В 1947 г. погодные и почвенные условия сильно отличались от условий прошлого года, и поэтому растения имели несколько другой вид.

Однако и в этом году чеканка стеблей картофеля во все периоды жизни оказала влияние как на рост, так и на накопление массы ботвы картофеля.

У всех сортов опытные растения имели более интенсивный рост, чем контрольные.

Наиболее низкорослым был сорт «Фрюботе». Нарастание надземной массы у контрольных растений этого сорта почти прекратилось к 1 августа. У опытных растений нарастание ботвы продолжалось несколько дольше, приблизительно еще 7—8 дней. Отмирание нижних листьев и пожелтение всего растения наступало у чеканеных растений также позже контроля на 7—8 дней. У этого сорта в текущем году наблюдалось опадение бутонов, он цвел очень скудно.

Ход нарастания ботвы для чеканеных растений характеризуется тем, что период роста у таких растений удлиняется. Так, если контрольные растения у большинства сортов почти прекращают свой рост после 1—6 августа, опытные растения продолжают расти в высоту, приблизительно, до 15—16 августа. У опытных растений наблюдалось также более позднее пожелтение нижних листьев; повидимому, омоложение растений, вызванное чеканкой, сказалось не только в том, что появилось много боковых, более молодых побегов (пасынков), но сказалось омолаживающим образом на всем растении, в том числе и на его нижних листьях. Как и в 1946 г. чеканка вызвала утолщение стеблей. Особенно толстые стебли были у растений варианта с чеканкой яровизированных ростков. Стебли растений этого варианта у всех сортов не полегли и были более зелеными, чем стебли контрольных растений. У сорта «Фрюботе» после чеканки бутонов рост боковых побегов (пасынков) был менее интенсивным, чем у других сортов. Однако после чеканки бутонов довольно сильно начали развиваться на верхушке растения молодые нежные листья и усилился рост листовых пластинок. Нами были произведены взвешивания отдельных листовых пластинок пятых листьев (считая сверху) до чеканки бутонов и цветов и после нее. Данные представлены в табл. 6 (площадь листовых пластинок измерялась путем обрисовки листьев на бумаге и взвешивания рисунков на весах).

Площадь листовых пластинок у растений увеличилась по варианту «чеканка бутонов» (вариант третий), по сравнению с контролем, на 14%. Заметного увеличения листовых пластинок у растений варианта «чеканка по цветению» не наблюдалось. Листовые пластинки у растений первого

и второго вариантов («чеканка яровизированных ростков») были даже несколько меньше, чем у контрольных.

Таблица 6

Площадь листовых пластинок до и после чеканки ботвы
(в % к контролю)

№ делянок	Названия вариантов	Площадь 1-го листа до чеканки ботвы	Площадь 1-го листа после чеканки ботвы
1	Чеканка яровизир. ростков	97,84	99,48
3	„ бутонов	102,40	114,38
4	„ по цветению	103,42	105,41
5	Контроль	100,00	100,00

Сходные явления наблюдались и по сорту «Мажестик». По сорту «Берлихинген» и «Лорх» заметного увеличения листовых пластинок не было.

Интересно отметить, что после чеканки бутонов наблюдается у всех сортов очень быстрый рост верхушки стебля за счет роста ближайшей боковой почки и буквально через 3—4 дня чеканеное место оказывается на 10—18 см ниже новой верхушки стебля.

Чеканка бутонов вызвала, как и в прошлом году, появление боковых и прорастание части боковых почек в глазках, что, в свою очередь, обеспечило образование более мощного куста с обильной облиственностью. Кусты у растений этого варианта имели куполообразную форму.

Чеканка по цветению вызвала меньший рост пасынков. Ветвление было, главным образом, в верхней части стебля.

У растений первого варианта («чеканка яровизированных ростков») ветвления стебля почти не наблюдалось, но были некоторые отдельные кусты с ветвящимися стеблями, как при чеканке бутонов.

У сортов «Лорх» и «Мажестик» ветвление стеблей было схожим с ветвлением стеблей у сорта «Берлихинген», но степень этого ветвления была выражена в меньшей степени. Сорт «Фрюботе» дал ветвление среднее между сортами «Мажестик» и «Берлихинген».

ХОД КЛУБНЕОБРАЗОВАНИЯ

В 1947 г. для получения высокого урожая картофеля метеорологические условия были чрезвычайно неблагоприятными. Вследствие чрезмерного количества осадков в июле и августе наблюдалось массовое загнивание молодых клубней. На более же дренированных почвах картофель был более низкорослым, чем в прошлом году, но дал хороший урожай клубней.

Как правило, где ботва картофеля не полегла рано, имелись крепкие зеленые стебли до конца уборки. У этих кустов урожай клубней был больше, чем у кустов, где ботва ложилась рано. Клубни у неполегающих кустов были более крупными, хорошо выровненными.

Мы провели наблюдения над урожайностью клубней картофеля в связи с разным полеганием его ботвы. В начале августа несколько растений картофеля были положены на землю и ботва укреплялась колышками, чтобы растения не могли подняться. Очень скоро у таких «лежачих» растений появилось из пазух листьев массовое количество пасынков, направляющихся вверх. Это говорит о том, что, повидимому, здесь имеет место задержка оттока питательных веществ, вследствие чего идут в рост боковые почки. В данном случае можно привести некоторое сравнение с ростом боковых почек при чеканке верхушки стебля, при которой также появляется масса боковых побегов. Однако для урожайности клубней оказывается далеко не безразличным, каким способом вызвано ветвление стебля.

Так, например, к моменту уборки урожайность клубней у растений «лежачих» и с чеканкой бутонов была различной (табл. 7).

Таблица 7

**Урожайность клубней и ботвы картофеля сорта „Берлихинген“
в связи с ранним полеганием ботвы**

№ делянок	Название вариантов	Вес ботвы в г на 1 растение	Вес клубней в г на 1 растение	В % к контролю	
				Ботва	Клубни
1	Контроль	414	935	100,0	100,0
2	„Лежачие“ растения .	632	744	152,6	79,6
3	Чеканка бутонов . . .	601	1 077	145,1	114,8

Ботва взвешивалась 1 сентября, к этому периоду большая часть листьев была потеряна, вследствие чего вес ботвы был относительно небольшим. У части «лежачих» растений, особенно где наблюдалось хотя бы небольшое повреждение коры (вследствие пригибания), появились воздушные клубни, что уже явно говорит о задержке оттока пластических веществ. Следовательно, важно получить не только хорошо развитую, многостебельную ботву, но следует добиться, при помощи соответствующей агротехники, чтобы она рано не полежала. Подтверждением этого предположения могут служить и двухлетние данные наших опытов. В 1946 г. почвенные и климатические условия на опытном участке были более благоприятными для развития картофеля, чем в 1947 г. Почва была более плодородна и лучше удобрена. В текущем же году почва на опытном участке была беднее и слишком большое количество осадков создали в ряде случаев на более пониженных участках застои воды, затруднявшие рост и развитие растений. В ряде мест, вследствие чрезвычайного переувлажнения, очень часто ботва рано полежала, и урожай клубней были очень низкими. На опытном же участке песчаная почва была хорошо дренирована, вследствие чего застоя воды не было. Ботва полежала гораздо позже, чем в 1946 г., и урожай на 1 растение в 1947 г. был выше, чем в 1946 г. Приводим данные из таблиц 1946 и 1947 гг. по полеганию ботвы и урожайности клубней по сорту «Берлихинген» (табл. 8).

Конечно, из наших данных совершенно не следует, что величина урожая определяется только временем полегания ботвы. Однако, наряду с другими факторами, фактор полегания ботвы может безусловно оказать влияние на величину накопления урожая.

Полегание ботвы и урожайность. Сорт „Берлихинген“

Название вариантов	Дата полегания ботвы		Урожай на 1 растение в г	
	1946 г.	1947 г.	1946 г.	1947 г.
Чеканка яровизиров. ростков .	12/VIII	Не было	953,5	1 286
Чеканка бутонов	1/VIII	17/VIII	1 049,3	1 128
Чеканка по цветению	4/VIII	Не было	852,3	1 130
Контроль	10/VIII	„ „	753,0	1 090

В табл. 9 мы приводим данные хода клубнеобразования по различным вариантам чеканки у разных сортов. Из таблицы следует, что чеканка яровизированных растений у всех сортов задержала в той или иной мере клубнеобразование в первые периоды развития растения. Интенсивное накопление урожая передвигается на более поздний период. Чеканка бутонов также вызывала отставание в накоплении урожая растений, и наращивание урожая у них пришлось, главным образом, на вторую половину августа, в то время как контроль в этот период уже незначительно накапливал урожай (такая закономерность более характерна для сортов «Фрюботе» и «Берлихинген» и в меньшей степени для сортов «Мажестик» и «Лорх»). Чеканка бутонов у сорта «Берлихинген» вызвала некоторую приостановку в накоплении урожая в период с 20/VII по 1/VII, и увеличение его шло уже позднее в период с 1/VIII по 10/VIII. Такое течение клубнеобразования имело место и по второму варианту. Наложение одного варианта на другой (вар. 2) не дало больших результатов, повидимому, здесь сыграли большую роль условия этого года.

Ход клубнеобразования при чеканке по цветению существенно от контроля не отличался. Интенсивное увеличение урожая наблюдалось почти у всех сортов после 10/VIII. В табл. 10 представлены данные окончательной уборки урожая, обработанные статистически.

Из таблицы следует, что существенную прибавку урожая у сортов «Лорх», «Мажестик», «Берлихинген» дал вариант с чеканкой яровизированных ростков. Особенно большую прибавку урожая, по сравнению с контролем, этот вариант дал у сорта «Лорх» (43,96%); при пересчете на гектар, прибавка урожая весьма значительна.

Почти не дал прибавку урожая вариант с двойной чеканкой (вариант второй), что не совсем понятно. Низкий конечный урожай в данном случае, по сравнению с контролем, мы склонны объяснить более ранним полеганием ботвы в текущем году в связи с неблагоприятными метеорологическими условиями, а отсюда, повидимому, имело место и снижение урожая. У раннего сорта «Фрюботе» этот вариант (второй) дал прибавку урожая на 10,2%, по сравнению с контролем, очевидно, здесь отток питательных веществ обеспечивался лучше, чем у других сортов. Вариант «чеканка бутонов» (вариант третий) в текущем году не дал такой большой прибавки урожая, как в прошлом году, за исключением раннего сорта «Фрюботе», у которого этот вариант, по сравнению с другими, дал высшую прибавку урожая (37,9%). Растения «чеканка ботвы по цветению» в этом году по всем сортам дали существенную прибавку урожая (около 20%). Исключение составил лишь сорт «Берлихинген», у которого эта величина прибавки урожая такая же, как и по варианту «чеканка бутонов» (3%). Повидимому, условия этого года, влажность воздуха, а

Таблица 9

Динамика клубнеобразования у картофеля в связи с чеканкой ботвы
(в 2 на 1 растение)

№ делянок	Название вариантов	Д а т ы в з я т и я п р о б ы										
		29/VI	10/VII	В % к контролю	20/VII	В % к контролю	1/VIII	В % к контролю	10/VIII	В % к контролю	4/IX	В % к контролю
„Берлихинген“												
1	Чеканка яровиз. ростков	—	12	10,7	128	64,0	480	82,8	780	86,5	1286	117,9
2	„ „ + чеканка бутонов	—	18	16,0	133	67,5	501	86,4	898	99,5	1110	101,8
3	„ „	10	110	98,0	144	72,0	640	110,4	795	88,1	1128	103,5
4	„ по цветению	14	98	86,8	251	125,5	634	109,7	842	93,0	1130	103,6
5	Контроль	16	113	100,0	200	100,0	580	100,0	902	100,0	1090	100,0
„Мажестик“												
1	Чеканка яровиз. ростков	—	10	24,4	160	82,5	211	79,6	432	60,0	1118	121,0
2	„ „ + чеканка бутонов	—	12	29,4	132	68,1	175	66,1	571	79,3	1013	110,0
3	„ „	—	30	73,2	140	72,2	164	61,9	601	83,5	972	105,7
4	„ по цветению	—	38	92,7	156	80,9	238	89,8	694	96,4	1090	118,5
5	Контроль	—	31	100,0	194	100,0	265	100,0	720	100,0	920	100,0
„Фрюботе“												
1	Чеканка яровиз. ростков	10	27	10,8	178	47,1	445	68,4	642	76,0	910	97,2
2	„ „ + чеканка бутонов	14	34	13,6	205	52,9	435	66,9	682	80,8	1030	110,2
3	„ „	90	200	80,0	252	66,6	455	70,0	794	94,1	1288	137,9
4	„ по цветению	100	232	93,0	344	91,0	680	104,6	892	105,7	1112	119,0
5	Контроль	110	250	100,0	378	100,0	650	100,0	844	100,0	934	100,0
„Лорх“												
1	Чеканка яровиз. ростков	—	5	8,7	185	97,4	472	92,2	680	95,3	1360	143,5
2	„ „ + чеканка бутонов	—	7	12,1	105	52,7	413	90,6	500	70,1	970	102,7
3	„ „	—	54	93,2	200	105,3	432	84,4	485	67,9	1060	111,8
4	„ по цветению	—	62	107,0	230	121,1	664	129,4	710	99,5	1120	117,0
5	Контроль	—	58	100,0	190	100,0	512	100,0	714	100,0	948	100,0

Таблица 10

Данные окончательной уборки по сортам и различным вариантам чеканки ботвы

(в г на 1 растение)

№ Делянок	Названия вариантов	„Берлихинген“			„Мажестик“			„Лорх“			„Фрюбоге“							
		М	$\pm m$	t	М	$\pm m$	t	М	$\pm m$	t	М	$\pm m$	t	В % к контролю				
1	Чеканка яровизирован. ростков	1 286	46,1	5,4	1 118	21	6,5	1 360	77,1	8,3	1 360	77,1	8,3	143,5	910	47	1,7	97,4
2	Чеканка яровиз. ростков+чекан. бутонов	1 110	28,4	3,0	1 013	40	3,1	974	57,5	1,21	974	57,5	1,21	102,7	1 030	46	11,4	110,2
3	Чеканка бутонов	1 128	28,0	6,6	972	24	1,7	1 060	63,5	4,7	1 060	63,5	4,7	111,8	1 288	55	11,2	137,9
4	„ по цветению	1 130	27,6	4,7	1 090	43	3,3	1 120	53,6	6,97	1 120	53,6	6,97	117,8	1 122	43	13,0	119,0
5	Контроль	1 090	29,0	—	920	37	—	948	59,0	—	948	59,0	—	100,0	934	45	—	100,0

возможно, и почвы, создали более благоприятные условия для накопления и оттока питательных веществ при чеканке в более поздний период развития растений. Приведенные данные говорят о том, что чеканка безусловно вызывает изменение направленности физиологических процессов растений, однако, степень действия чеканки на клубнеобразование у разных сортов и в разных условиях была различна. В наших опытах величина прибавки урожая от чеканки в среднем по различным вариантам колебалась от 2 до 43%.

ВЛИЯНИЕ ЧЕКАНКИ БОТВЫ НА ТОВАРНОСТЬ И ЧИСЛО КЛУБНЕЙ В КУСТЕ

Увеличение урожая картофеля определяется или увеличением числа клубней в гнезде, или значительным увеличением средней величины одного клубня. В нормально растущем кусте обычно клубни различной величины; это, повидимому, результат того, что молодые клубни образуются из стеблей с различным возрастным состоянием, так как глазки клубня, как доказано многими исследователями, качественно различны. Клубни, образовавшиеся в разные периоды лета, при разной температуре воздуха, влажности и при различном возрастном состоянии листьев, также, несомненно, должны быть качественно различны и различны по величине. При проведении чеканки в разные периоды жизни картофельного растения изменяется ход течения клубнеобразования, изменяется и товарность клубней. Варианты «чеканка бутонов» и «чеканка по цветению» во всех случаях и во всех сортах уменьшили процент мелких клубней. К мелким клубням мы отнесли все клубни, меньшие 3 см в диаметре.

По числу клубней в гнезде у сорта «Берлихинген» в текущем году нет особенно большого различия по вариантам чеканки (табл. 11). Вариант второй дал некоторое снижение числа клубней в гнезде. У других сортов различие в числе клубней по различным вариантам чеканки довольно значительно. Сорта «Мажестик» и «Лорх» дали значительное увеличение числа клубней по первому и второму вариантам (чеканка яровизированных ростков и чеканка яровизированных ростков + чеканка бутонов). Значительно увеличилось число клубней у сорта «Лорх» по варианту «чеканка по цветению» и «чеканка по бутонизации».

По сорту «Фрюботе» наибольшее увеличение числа клубней имеется у варианта «чеканка по бутонизации», затем у варианта «чеканка яровизированных ростков плюс чеканка бутонов», остальные варианты незначительно отличаются от контроля.

Обычно считается, что средний вес одного клубня до некоторой степени коррелирует с числом клубней в гнезде. Чем больше число клубней, тем меньше их средний вес. Видимо, это так и есть, хотя коэффициента корреляции мы и не высчитывали. Из данных табл. 11 следует, что эта зависимость подвержена значительным колебаниям. У сорта «Берлихинген», при почти одинаковом числе клубней по различным вариантам чеканки, средний вес значительно колеблется. Все варианты чеканенных растений у этого сорта дали увеличение среднего веса одного клубня. Наибольший средний вес одного клубня дал вариант «чеканка по цветению». У сорта «Мажестик» наибольший средний вес одного клубня приходится на варианты «чеканка яровизированных ростков» и «чеканка яровизированных ростков плюс чеканка бутонов». У сорта «Фрюботе» наибольший средний вес одного клубня дали также варианты «чеканка по

Таблица 11

Число клубней на 1 растение и вес 1 клубня по различным вариантам чеканки ботвы у различных сортов

№ делянок	Названия вариантов	Число клубней на 1 куст $M \pm m$	Число клубней в % к контролю	Вес 1 клубня в г	Вес в % к контролю
„Берлихинген“					
1	Чеканка яровизиров. ростков	14,12±0,54	98,1	86,6	115,0
2	„ яровизир. ростков + чеканка бутонов	14,02±0,47	97,4	80,1	106,0
3	Чеканка бутонов	12,08±0,45	84,0	90,8	120,0
4	„ по цветению	14,1±0,41	98,1	92,2	122,6
5	Контроль	14,1±0,50	100,0	75,2	100,0
„Мажестик“					
1	Чеканка яровизиров. ростков	15±0,32	125,0	67,7	90,3
2	„ яровизир. ростков + чеканка бутонов	15±0,41	125,0	65,6	87,9
3	Чеканка бутонов	12±0,51	100,0	71,2	95,5
4	„ по цветению	13±0,37	109,0	84,3	113,0
5	Контроль	12±0,34	100,0	74,0	100,0
„Фрюботе“					
1	Чеканка яровизированных ростков	13±0,41	100	65,1	102,7
2	„ яровизир. ростков + чеканка бутонов	17±0,48	131	66,4	104,7
3	Чеканка бутонов	20±0,34	154	68,0	107,2
4	„ по цветению	14±0,38	108	68,0	107,2
5	Контроль	13±0,42	100	63,4	100,0
„Лорх“					
1	Чеканка по яровизации	13±0,38	147	76,3	105,4
2	„ яровиз. ростков + чеканка бутонов	18±0,31	139	60,2	83,1
3	„ бутонов	15±0,29	116	70,8	97,8
4	„ по цветению	21±0,34	162	61,1	84,4
5	Контроль	13±0,33	100	72,4	100,0

цветению» и «чеканка бутонов», а наименьший средний вес был у контроля.

Сорт «Лорх». Наибольший средний вес дал вариант «чеканка по яровизации» и наименьший средний вес варианты «чеканка по яровизации + чеканка бутонов» и «чеканка по цветению». Это можно объяснить тем, что в данном случае чеканка ботвы вызвала некоторую задержку в накоплении урожайности, удлинила вегетационный период, в результате чего у такого позднего сорта, как «Лорх», очевидно, что по этим вариантам полностью не закончился рост клубней.

ПОРАЖАЕМОСТЬ РАСТЕНИЙ ВИРУСНЫМИ БОЛЕЗНЯМИ И ФИТОФТОРОЙ В СВЯЗИ С ЧЕКАНКОЙ БОТВЫ

Иммунитет растений тесно связан с развитием растений. В молодом возрасте растения меньше поражаются вирусными и другими болезнями, чем в более старом. Поражаемость растения, его отдельных частей, даже

частей листьев, связана со старением организма как в целом всего растения, так и отдельных его частей (Дунин, 1946). Известно, какое большое снижение урожая приносят болезни сельскохозяйственным культурам. По данным М. С. Дунина, поражение картофеля морщинистой мозаикой и скручиванием листьев снижает урожай клубней на 30—70%. М. С. Дунин также считает, что у картофеля, только освободившись от самых вредоносных заболеваний, можно, по меньшей мере, вдвое увеличить урожай.

Вершкование (или по-нашему — чеканка стеблей) картофеля сильно сказывается на уменьшении развития вирусных болезней, так как оно омолаживает растение, а более молодой организм, как указывалось выше, лучше противостоит заболеваниям. Эйгес (1945) тоже приходит к такому же заключению. Наши данные в течение двух лет подтверждают это положение. Мы проводили наблюдения, главным образом, над поражаемостью растений фитофторой и заметили, что опытные растения всегда в меньшей степени поражались этой болезнью. Наименьше подвергался заболеванию вариант «чеканка бутонов», повидимому, здесь омолаживающее действие чеканки сказывается наиболее сильно. Очень мало по степени поражаемости отличались от контроля варианты «чеканка по цветению». Мы склонны думать, что чеканка у этого варианта оказывает наименьшее омолаживающее действие потому, что растение уже находится на нисходящей кривой своего развития, согласно теории Кренке. Варианты «чеканка яровизированных ростков» также меньше поражались фитофторой, по сравнению с контролем. Видимо, здесь играло еще большую роль то, что кусты эти были гораздо мощнее контроля.

БИОХИМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ У КАРТОФЕЛЯ В СВЯЗИ С ЧЕКАНКОЙ БОТВЫ

Из предыдущих данных можно заключить, что чеканка ботвы вызывает те или иные морфологические изменения у картофельного растения. Интересно было проследить и некоторые биохимические изменения у растений картофеля в связи с его чеканкой.

Таблица 12

Динамика накопления сухого вещества листьями у картофеля сорта „Берлихинген“ по различным вариантам чеканки ботвы

№ делянок	Название вариантов	Дата взятия проб							
		29. VI		14. VII		1. VIII		20. VIII	
		% сухого вещества	в % к контролю	% сухого вещества в листьях	в % к контролю	% сухого вещества в листьях	в % к контролю	% сухого вещества в листьях	в % к контролю
1	Чеканка яровизир. ростков	10,82	93,7	13,14	90,8	14,21	90,0	13,89	97,4
2	Чеканка яровиз. ростк.+ чекан. бутонов . .	10,78	93,4	13,60	94,0	14,72	93,2	18,32	89,7
3	Чеканка бутонов	11,42	98,2	14,01	96,8	15,03	95,2	18,94	92,8
4	„ по цветению	11,74	101,7	15,80	109,2	16,82	106,5	19,32	94,1
5	Контроль	11,54	100,0	14,47	100,0	15,79	100,0	20,41	100,0

НАКОПЛЕНИЕ СУХОГО ВЕЩЕСТВА КЛУБНЯМИ

В табл. 14 приводим данные накопления сухого вещества в клубнях при окончательной уборке урожая по различным сортам в связи с чеканкой ботвы.

Таблица 14

% сухого вещества в клубнях по различным вариантам чеканки ботвы у различных сортов картофеля

№ делянок	Названия вариантов	Названия сортов							
		«Берлихинген»		«Мажестик»		«Фрюботе»		«Лорх»	
		% сухого вещества	в % к контролю	% сухого вещества	в % к контролю	% сухого вещества	в % к контролю	% сухого вещества	в % к контролю
1	Чекан. яровиз. ростков	21,05	123,9	19,22	107,0	22,25	117,1	21,46	99,3
2	Чекан. яровиз. ростк. + чеканка бутонов .	19,44	114,4	20,40	113,5	22,48	118,3	20,81	96,3
3	Чеканка бутонов . . .	18,36	108,1	19,22	107,0	22,78	119,9	18,85	87,2
4	„ по цветению .	19,30	113,6	18,67	103,9	21,29	112,0	21,40	99,0
5	Контроль	16,98	100,0	17,97	100,0	19,00	100,0	21,60	100,0

При окончательной уборке урожая опытные растения сортов «Берлихинген», «Мажестик» и «Фрюботе» повышают сухой вес клубней. У сорта «Берлихинген» сухой вес клубней особенно повысился у первого варианта. Меньше других увеличился сухой вес у третьего варианта.

Сорт «Мажестик» дал наибольшее увеличение сухого веса по второму варианту (двойная чеканка). По сорту «Фрюботе» наибольший сухой вес был у третьего варианта. Поздний сорт «Лорх» дал снижение сухого вещества в клубнях, по сравнению с контролем, особенно по третьему варианту. Таким образом, мы видим, что все сорта реагировали различно в накоплении сухого вещества в клубнях по различным вариантам чеканки. Все это говорит о том, что биологическая особенность различных сортов картофеля различна, поэтому действие чеканки у них будет сказываться различно. В данном случае, по видимому, поздние сорта будут снижать процент сухого вещества клубней, возможно, в силу большого увеличения вегетационного периода. Нельзя сделать из этого вывод, что клубни у таких растений будут обладать худшими вкусовыми качествами или худшими посевными свойствами. Как известно, во время хранения в клубнях имеют место большие химические изменения, в частности, идет превращение углеводов, идет постепенное накопление растворимых углеводов (степень накапливания будет зависеть от условий хранения) и т. д.

НАКОПЛЕНИЕ УГЛЕВОДОВ

Нами проведены химические анализы клубней различных вариантов чеканки ботвы. Накопление углеводов определялось лишь у сорта «Берлихинген». Данные представлены в табл. 15.

Таблица 15

Ход накопления углеводов у сорта «Берлихинген» в связи с чеканкой ботвы
(в % на сухой вес)

№ делянок	Названия вариантов	I проба — 15.VII				II проба — 20.VII				III проба — 4.IX			
		растворимые	в % к контролю	нерастворимые	в % к контролю	растворимые	в % к контролю	нерастворимые	в % к контролю	растворимые	в % к контролю	нерастворимые	в % к контролю
1	Чеканка яровизированных ростков	16,92	118,0	29,40	76,0	7,32	113,1	35,11	86,5	2,56	104,5	48,93	102,0
2	Чеканка яров. ростк. + чекан. бутонов	15,85	110,5	31,94	82,9	8,12	125,3	34,25	84,4	2,79	113,9	51,43	107,3
3	Чеканка бутонов	14,64	102,1	38,94	100,7	7,34	113,2	42,18	103,9	3,34	136,3	51,42	107,3
4	» по цветению	14,30	99,7	40,57	104,9	6,11	94,3	40,42	99,5	3,01	122,8	53,33	112,5
5	Контроль	14,34	100,0	38,66	100,0	6,48	100,0	40,59	100,0	2,45	100,0	47,93	100,0

Таблица 16

Процент растворимых углеводов и крахмала в окончательной уборке урожая
У различных сортов картофеля
(в % на сухой вес)

№ делянок	Названия вариантов	"Ф р ю б о т е"				"М а ж е с т и к"				"Л о р х"			
		растворимые	в % к контролю	нерастворимые	в % к контролю	растворимые	в % к контролю	нерастворимые	в % к контролю	растворимые	в % к контролю	нерастворимые	в % к контролю
1	Чеканка яровизированных р-стков	4,17	159,7	41,12	112,6	3,09	108,8	53,46	106,6	3,70	115,0	58,00	100,1
2	Чеканка яровизированных р-стков+чеканка бутонов	3,89	149,0	39,56	108,3	3,06	107,7	53,97	107,6	3,80	118,1	57,10	98,6
3	Чеканка бутонов	4,36	167,0	40,06	109,8	3,08	108,7	53,91	107,5	3,82	118,6	57,90	100,0
4	" по цветению	4,08	156,3	37,80	103,5	3,21	113,1	56,46	112,6	4,01	124,5	57,00	98,0
5	Контроль	2,61	100,0	36,53	100,0	2,84	100,0	50,21	100,0	3,22	100,0	57,90	100,0

Углеводы определялись методом Ильина (1928). Из табл. 15 следует, что содержание растворимых углеводов к концу вегетационного периода уменьшается, крахмала — увеличивается. Процент растворимых углеводов у опытных растений во всех пробах выше контроля. Процент крахмала в первой пробе у опытных растений первого и второго вариантов ниже, чем у контроля. Во второй пробе содержание крахмала у этих вариантов также ниже. В последней пробе все опытные растения имеют больше как растворимых углеводов, так и крахмала. Особенно большое увеличение процента крахмала получено по четвертому варианту (чеканка по цветению).

У других сортов содержание углеводов изучалось при окончательной уборке. Данные представлены в табл. 16, из которой следует, что сорт «Фрюботе» и сорт «Мажестик» повышают процент растворимых углеводов и крахмала при окончательной уборке. Сорт «Мажестик» дал особенно большое увеличение крахмала по четвертому варианту.

Данные химического анализа показывают, что чеканка растений изменяет химическую природу клубней. У многих сортов происходит повышение процента крахмала, что для северной полосы очень важно.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Из опытов, проведенных в течение 2 лет, совершенно очевидно, что чеканка ботвы в различные периоды жизни картофельного растения оказывает большое влияние на клубнеобразование, его ход, накопление сухого вещества в клубнях и листьях.

Чеканка ростков в период конца их яровизации накладывает определенный отпечаток на морфологию куста. Увеличивается прорастание глазков клубня, в некоторых случаях прорастает несколько почек в глазках. Все это дает увеличение числа стеблей и увеличивает урожай.

Г. Х. Молотковский (1946) пришел также к выводу, что чеканка ростков, или, как он называет, декапитация, увеличивает кустистость, улучшает качество клубней и их количество, что согласуется и с нашими данными в условиях пригородного сельского хозяйства Ленинграда.

Чеканка ростков на всех сортах вызвала утолщение стеблей. Такие стебли лучше сопротивляются полеганию ботвы. Чем дольше не полегает ботва картофеля, тем выше урожай клубней.

Чеканка стеблей в начале всходов способствует прорастанию ниже лежащих почек на стебле. Обычно прорастают три нижних почки, которые дают тонкие стебли, очень рано полегающие. Очень часто получаются надломы стеблей, вследствие чего задерживается отток питательных веществ и образуются воздушные клубни.

В вегетационных опытах этот вариант дал понижение урожайности из-за вышеуказанных причин.

Чеканка в период бутонов вызывает прорастание большего числа пазушных почек, и после чеканки увеличивается рост растения. Весь куст принимает округлую форму. Значительно увеличивается общая масса ботвы. У раннего сорта наблюдалось также увеличение и рост листовых пластинок. Вариант «чеканка по бутонизации» удлиняет у растений вегетационный период, сохраняет дольше зеленую окраску, пожелтение и отмирание нижних листьев становится поздним, следовательно, рабочий период у таких растений удлиняется. Растения накапливают больше пластических веществ и увеличивают урожай клубней: Степень увеличения урожайности стоит в большой зависимости от окружающих условий. Так, по нашим наблюдениям, все то, что способствует раннему полеганию

ботвы, будет неблагоприятно влиять на отток питательных веществ и будет уменьшать урожайность клубней. Это в дальнейшем следует проверить экспериментально.

Мы склонны думать, что «чеканка по яровизации» и «чеканка по бутонизации» омолаживают растения. Клубнеобразование у растений этих вариантов передвигается на более поздний период (с более холодными температурами почвы).

Омоложенный листовой аппарат должен изменять и качество образующихся клубней. Более же молодые клубни обладают лучшими семенными качествами, что доказано обширными опытами Лысенко (1936, 1939) по борьбе с вырождением картофеля на юге. В северных условиях картофель считается относительно здоровым и не подвергающимся болезням вырождения, тем не менее признаки его вырождения имеют место и в Ленинградской области, хотя не в такой степени, как в южных районах. В Ленинградской области часто встречаются вирусные заболевания картофеля, как-то: морщинистая мозаика, скручивание листьев и др. Оздоровление семенного картофеля — существенная задача и в Ленинградской области.

Вирусные болезни, вызванные теми или иными причинами, сказываются и на морфологии клубня. Клубни от вирусных растений получаются более веретеновидной формы с вздутыми глазками (Дунин, 1947; Сказкин и Власова, 1948, и др.). В наших опытах имело место такое же явление. Верхние столоны у сортов «Мажестик» и «Берлихинген» на контрольных растениях в начале июля в большинстве случаев направлялись вверх и прорастали в побеги, давая тонкие, вытянутые, мало облиственные стебли. Часть же столонов давала клубни веретенообразной формы с признаками вырождения клубня.

Рыжков (1946) описывает это явление как болезнь, носящую название «веретеновидность клубней картофеля». Ее характерные признаки — удлиненная форма клубней, выдающиеся «брови», листья растения обращены вверх. Терещенко (цитировано по Рыжкову, 1946) наблюдал такое явление на Урале, Балашев — в Узбекистане (по Рыжкову, 1946) и т. д.

Характерно, что в наших опытах у чеканеных растений как в варианте «чеканка яровизированных ростков», так и в варианте «чеканка бутонов» такого явления не наблюдалось; это позволило нам сделать определенное предположение, что способом чеканки можно в наших ленинградских условиях оздоровить картофель и улучшить его семенные качества. К такому же выводу приходит Дунин (1946) и Эйгес (1945) для тех мест, в которых они работали.

Нами замечено также, что чеканка уменьшает поражаемость опытных растений фитофторой, что для северных условий имеет большое значение.

Из работ И. В. Мичурина (1932) и Т. Д. Лысенко (1943) известно, что особенно отзывчив на внешние условия молодой организм. Возможно, что чеканеные растения как более молодые являются и более пластичными и отзывчивыми на все агротехнические мероприятия по повышению урожайности картофеля. Чеканка стеблей картофеля в определенные периоды его жизни займет, наряду с другими агротехническими мероприятиями, видное место в деле повышения урожайности и улучшения качества клубней.

Чеканка по бутонизации увеличивает также процент крупных клубней, а это есть один из признаков более здорового материала, так как было показано: чем сильнее вырождены клубни, тем меньше образуется в гнезде крупных клубней (Кружилин, 1938).

Чеканка по цветению в меньшей степени вызывает изменение морфологии куста растения.

Здесь сказывается, повидимому, уже возраст растений. Исходя из теории Кренке, растение находится в момент цветения, если не на нисходящей кривой, то, во всяком случае, на рубеже тех периодов, после которых начинается быстрее старение организма. При переходе в репродуктивную фазу «имеем определенный пример перехода организма в новое качество. Этот переход в значительной степени определяет и долговечность растения» (Максимов, 1933).

В 1947 г. по ряду сортов вариант «чеканка по цветению» дал существенную прибавку урожая, что, повидимому, нужно отнести еще и за счет влияния метеорологических условий этого года, так как большая влажность и невысокие температуры июля и августа не способствовали быстрому старению картофеля. Несомненно, что удаление цветов все же изменило в той или иной мере перераспределение питательных веществ; содержание крахмала и сухого вещества в клубнях повысилось (исключение — более поздний сорт «лорх»).

Чеканка стеблей после окончания цветения растения (этот вариант назван «чеканка по полеганию ботвы») не изменила по сути дела характер клубнеобразования, урожайность и т. д. Очевидно, проводить в этот период чеканку ботвы нет никакого смысла, поэтому биохимические исследования клубней на содержание воды, углеводов, общего азота и так далее представляют интерес в том отношении, что вопрос об увеличении крахмалистости сорта и сухого остатка в условиях нечерноземной полосы представляет большое значение. Содержание крахмала, как известно, сильно варьирует в зависимости от внешних условий у одного и того же сорта. В частности, сильно влияет на процентное содержание крахмала и сухого вещества географический фактор. По данным Института картофельного хозяйства, изменение содержания крахмала и сухого вещества в различных географических пунктах характеризуется следующими показателями. Ниже мы приводим выдержку из данных Института картофельного хозяйства (табл. 17, данные на сырой вес.)

Т а б л и ц а 17

Пункты	Поздний сорт		Среднепоздний		Ранний сорт	
	«Крюгер»		«Лорх»		«Ранняя роза»	
	% крах-мала	% сух. в-ва	% крах-мала	% сух. в-ва	% крах-мала	% сух. в-ва
Орджоникидзе	19,53	25,80	19,88	27,55	15,98	23,48
Коренево	15,53	22,55	17,04	23,48	17,04	22,70
Чакино	21,70	29,06	24,50	32,55	17,75	26,75
Ленинград	11,36	18,93	15,27	21,11	14,91	21,48

Из таблицы следует, что в Ленинграде, пункте более северном, все типы сортов снижают процент крахмала и сухого вещества, по сравнению с пунктами более южными. На подобную закономерность указывал в свое время Н. Н. Иванов (1936).

Все это говорит о том, что задача повышения процентного содержания крахмала и сухого вещества в северных условиях важна. Конечно, на содержание сухого вещества и крахмала влияют и многие другие

факторы, как-то: характер почвы, влажность, минеральное питание и пр. Очевидно, в связи с чеканкой будет изменяться и потребность растения в удобрениях и сроках их внесения, так как, видимо, будет изменяться все минеральное питание растений, его водный режим и т. д., для чего потребуются постановка новых экспериментов. Опыты же наши показали, что и в северных условиях можно и нужно заниматься вопросами более активного вмешательства в жизнь растения, что картофельное растение очень пластично и что чеканка ботвы в определенные периоды жизни приносит существенные биохимические изменения в урожае картофеля.

Повышение крахмалистости у чеканеных растений не следует рассматривать как признак старения их. Причину повышения крахмалистости можно искать еще и в том, что, по данным Якушкина и Прянишникова (1936), существует определенное соотношение между длиной вегетационного периода и накоплением крахмала в клубнях. Ранние сорта менее крахмалисты, средние и поздние более крахмалисты. Разница в среднем достигает 5%. Возможно, что увеличение крахмалистости чеканеных растений связано с увеличением вегетационного периода у них.

ВЫВОДЫ

Подытоживая все данные наших опытов, мы приходим к следующим выводам:

1. Чеканка ботвы в любой период жизни растений* удлиняет его вегетационный период.

2. Чеканка яровизированных ростков и чеканка бутонов вызывают прорастание нижних глазков клубня или нижележащих почек стебля, увеличивая тем самым ассимиляционную поверхность растения.

3. При чеканке ботвы в период яровизации, бутонизации и отчасти цветения изменяется весь габитус растения — его ветвление, толщина стеблей. Отмирание ботвы у всех вариантов чеканеных растений наступало позже, по сравнению с контрольными.

4. Испытанные сорта дают под влиянием чеканки ботвы увеличение сухого вещества клубней и повышают процент крахмала, кроме более позднего сорта «Лорх». Процент растворимых углеводов к моменту уборки урожая выше у опытных растений, по сравнению с контролем. Это указывает на то, что клубни опытных растений более молоды, чем контрольные, что должно иметь большое значение для улучшения семенных качеств картофеля.

5. Процент общей влаги у чеканеных растений увеличивается, что можно объяснить также общим омоложением растения.

6. На опытных растениях заболеваемость вирусными болезнями и фитофторой наблюдалась в меньшей степени, чем у контроля.

7. Период клубнеобразования у чеканеных растений увеличивается, и общая урожайность клубней повышается. Степень повышения урожайности клубней зависит от окружающих условий. Наиболее устойчивое повышение урожайности дает вариант, при котором чеканились ростки проросших глазков клубня в конце периода яровизации.

8. «Чеканка по яровизации» и «чеканка по бутонизации», вследствие своего омолаживающего действия, позволяют улучшить в ленинградской пригородной зоне семенные качества клубней.

9. Чеканка ботвы, изменяя течение физиологических процессов в растении, потребует: изменения агротехники картофеля, изменения срока внесения удобрений, изменения площадей питания и т. д., что должно явиться предметом дальнейших исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г., Фотосинтез различных листьев на стебле одного и того же растения. Записки Научно-приклад. отд. Тиф. бот. сада, г. Тифлис, вып. III, 1923.

Балашев Л. Л., Из истории сельскохозяйственной Москвы, „Советская агрономия“, № 10, ОГИЗ, Сельхозгиз, М., 1947.

„Биохимия культурных растений“, под общей ред. проф. д-ра Н. Н. Иванова, т. 4, Сельхозгиз, М.—Л., 1939.

Боровский, Новое в науке и практике сельского хозяйства, газ. „Соцземледелие“ (за 21/VII), 1945.

Гужевский А., Способ выращивания картофеля розетками, изд. „Красноярский рабочий“, 1945.

Дворянкин Ф. А. и Филиппов Д. И., „Летние посадки картофеля“, „Яровизация“, № 1(28), 1940.

Дунин М. С., Как оздоровить картофель и удвоить его урожай, изд. „Московский рабочий“, 1947.

Дунин М. С. Иммуногенез и его практическое использование, Тр. Моск. орд. Ленина сель.-хоз. академии им. К. А. Тимирязева, Ленгосиздат. Рига, 1946.

„Картофель“ под общ. ред. Арнаутова, изд. научно-исслед. Ин-та картофельн. хозяйства, ОГИЗ—Сельхозгиз, 1937.

Катунский В. М., Интенсивность фотосинтеза как основной показатель углеродного питания растений, сб. работ по физиологии растений памяти К. А. Тимирязева, изд. Акад. Наук СССР, М.—Л., 1941.

Коварский, Чеканка арахиса, „Яровизация“, № 4—5, 1938.

Кренке Н. П., Теория циклического старения и омоложения растений, Огиз—Сельхозгиз, 1940.

Кружилин А. С., Вырождение картофеля в Поволжье и меры борьбы с ним, „Яровизация“, № 4—5, 1938.

Ильин, Bestimmung des Zuckermittels Fehlingscher Lösung und Zentrifugierens. Biochemische Zeitschrift, B. 193, 1928.

Лысенко Т. Д., К вопросу о регулировке вегетативного периода у сельскохозяйственных растений, „Бюллетень яровизаций“, № 1, Одесса, 1931.

Лысенко Т. Д., Теоретические основы яровизации, Л., Сельхозгиз, 1935.

Лысенко Т. Д. и Авакян А. А., Чеканка хлопчатника, М., Сельхозгиз, 1937.

Лысенко Т. Д. и Бабак Н. М., Борьба с вырождением картофеля на юге, ОГИЗ—Сельхозгиз, М., 1936.

Лысенко Т. Д. и Фаворов А. М., Летние посадки картофеля, Сельхозгиз, М., 1939.

Лысенко Т. Д., Агробиология. Огиз—Сельхозгиз, 1943.

Макаровский А. Ф., Материалы к изучению сроков и способов чеканки бахчевых, сб. научно-исслед. работ Азово-Черномор. Сел.-хоз. ин-та, № X, г. Новочеркасск, 1940.

Макаровский А. Ф. и Сидоренко М. Н., Повышение урожайности у бахчевых культур от применения чеканки, „Яровизация“, № 4—5, 1938.

Макаров В. М. и Семейчук А. С., Влияние удаления соцветий и верхушек стеблей на урожай картофеля, „Сад и огород“, № 4—5, 1946.

Мичурин И. В., Соч., т. I, Огиз—Сельхозгиз, 1939.

Молотковский Г. Х., К вопросу о борьбе с вырождением картофеля на Юге. ДАН СССР, т. X, VI, № 9, 1945.

Молотковский Г. Х., Дека питания ростков яровизированных клубней картофеля, ДАН СССР, III, № 9.

Нилова В. И., Значение различных ярусов листьев для накопления крахмала у картофеля, т. XXII, № 9, 1939.

Пиневич Л. М., О развитии картофеля. Тр. Пушкинского с.-х. Ин-та, т. XIII, 1939.

Пиневич Л. М., Краткий обзор литературы по развитию растений, изд. Пушкинского с.-х. ин-та, г. Пушкин, 1947.

Ручкина А. и Филимонов А., Агротехнические приемы сокращения вегетационного периода у картофеля, Раб. ВНИИКХ, вып. 1, 1935.

Рыжков В. Л., Фитопатогенные вирусы, изд. АН СССР, М.—Л., 1946.

Сказкин Ф. Д. и Власова О. В., Влияние температуры почвы на клубнеобразование у картофеля, Известия АН СССР. Сб. памяти акад. А. А. Риктера, 1948.

Суманов Е. Я., О способах борьбы с вырождением картофеля, Сб. научн.-исслед. раб. Азово-Черном. с.-х. ин-та, т. X, г. Новочеркасск, 1940.

Сологуб С. Д., Опыты с чеканкой гороха, „Селекция и семеноводство“ № 5, 1939.

Эйгес С. Г., Влияние подрезки (чеканки) на ярусную изменчивость и повышение урожайности картофеля. Рефераты работ, выполненных в Ин-те биологии АН СССР, Северо-уральский филиал, 1945.

Эйгейс С. Г., Новый способ предпосевной подготовки клубней картофеля, Свердловск, обл. гос. изд-во, 1947.

Якушкин И. В. и Прянишников Д. В., Растения полевой культуры (частное земледелие), "Сельхозгиз", М., 1936.

Bartholdi W.L., Influence of flowering and fruting upon vegetative growht and tuber yield in the potato, Technical Bull, 150, uniw. Minesotta, 1942.

Län de U., Varsien latvojen ja kukintgen katkajsun vaitutuksesta perunan satooh. Valtion maotalonskoetoiminnan tiedonantoja № 161, Helsinki.
