

ФИЗИОЛОГИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

В ДВЕНАДЦАТИ ТОМАХ

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Главный редактор Б. А. РУБИН
С. С. АНДРЕЕНКО (зам. главного редактора),
Н. С. ТУРКОВА (зам. главного редактора), А. Н. БЕ-
ЛОЗЕРСКИЙ, П. А. ГЕНКЕЛЬ, А. И. ОПАРИН,
Н. Г. ПОТАПОВ, И. А. ЧЕРНАВИНА, В. Н. ШАПОШ-
НИКОВ

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1969

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. М. В. ЛОМОНОСОВА

ФИЗИОЛОГИЯ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ
РАСТЕНИЙ

Том IV

ФИЗИОЛОГИЯ ПШЕНИЦЫ

Ответственный редактор тома
П. А. ГЕНКЕЛЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1969

..Вырастить два колоса там, где
прежде рос один...
К. А. Тимирязев. «Земледелие и физиология растений» (1891)

ВВЕДЕНИЕ

Пшеница — наиболее распространенное культурное растение на земном шаре. Посевная площадь ее превышает 210 млн. га. Большая часть населения земли питается пшеничным хлебом. Возможно, что пшеница — одно из первых растений, которое начал культивировать человек. Имеются данные, свидетельствующие, что пшеницу культивировали уже за многие тысячелетия до нашей эры. До сих пор благодаря исключительной способности синтезировать клейковинные белки, обеспечивающие высокие хлебопекарные качества муки, пшеница занимает монопольное положение среди других зерновых культур.

Пшеницу возделывают на степных просторах Украины, Кубани, в Сибири, Казахстане, на равнинах Северной и Южной Америки, в Австралии. Высокие урожаи пшеницы получают в лесостепных районах Средней и Южной Европы. Ее выращивают в предгорных и горных районах Кавказа, Ирана, Афганистана, в знойной Африке, в тропической Индии, а также в самых холодных, приполярных районах Европы, Азии и Америки, вплоть до северных границ земледелия. Основные массивы посевов сосредоточены в степных и лесостепных районах северного полушария.

СССР занимает первое место по посевным площадям и сбору зерна пшеницы.

Многовековой опыт возделывания пшеницы в различных почвенно-климатических условиях способствовал формированию большого разнообразия видов и сортов.

Исследованиям роста, развития, фотосинтеза, минерального питания, водообмена, иммунитета, жаростойкости, засухоустойчивости и морозостойкости в разные периоды онтогенеза пшеницы посвящено значительное количество работ.

Авторы настоящего тома взяли на себя труд проанализировать и обобщить результаты своих исследований и многочисленные литературные материалы. При этом стремились не только к тому, чтобы дать читателю целостное представление о современном состоянии физиологии пшеницы, но и одновременно оказать помощь селекционерам, агротехникам, агрометеорологам и специалистам в области защиты растений в разработке практических мероприятий по повышению продуктивности пшеницы.

Монографическое изложение материалов по основным разделам физиологии может быть использовано для дальнейших углубленных исследований пшеницы, с тем чтобы вскрыть потенциальные возможности продуктивности и оказать помощь работникам сельскохозяйственной науки в повышении ее урожайности.

Авторы заранее признательны за все предложения и критические замечания, которые будут учтены в экспериментальных исследованиях по физиологии пшеницы и при работе над следующим изданием книги.

Авторы

ФИЗИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ, РОСТА И ОРГАНОГЕНЕЗА ПШЕНИЦЫ

К СИСТЕМАТИКЕ РОДА *Triticum* L.

Пшеница (род *Triticum* L.) относится к порядку Poales, семейству Poaceae Barhart, 1895 (Gramineae A. L. de Jussieu, 1789).

Пшеница, как и все однолетние злаки, характеризуется мочковатой корневой системой, стеблем-соломиной, четко разделенным на узлы и междоузлия, листьями, состоящими из влагалища, которое охватывает стебель, и листовой пластинки. На месте перехода от влагалища к пластинке образуются выросты (лигула) и ушки. Стебель несет терминальный сложный колос. Стержень колоса состоит из члеников. В местах сочленения, на выступах развиваются сидячие колоски, которые, чередуясь по обе стороны стержня, образуют лицевую, или черешчатую, сторону колоса. Колоски многоцветковые, несущие 2—7, иногда больше цветков. Каждый колосок имеет два колосковых чешуй, между которыми располагаются цветки. Каждый цветок образует две цветковые чешуи: наружная (нижняя), у остистых форм, несет ость; внутренняя — двукилевая. Завязь верхняя, образующая два перистых рыльца; тычинок три. У основания завязи имеются две слабо заметные пленочки (лодикули). Плод — зерновка.

Все многообразие диких и культурных пшениц (Фляксбергер, 1935; Жуковский, 1957; Якубцинер, 1956, 1957) представлено 22 видами, которые по генетическим и морфофизиологическим признакам можно разделить на четыре группы (секции) (Вавилов, 1923, 1935, 1966).

В первую группу входят диплоидные пшеницы, образующие по 14 (2n) хромосом: дикая однозернянка, пшеница Урарту и культурная однозернянка. Вторую группу составляют тетраплоидные пшеницы, имеющие по 28 (2n) хромосом: твердая пшеница, полба (карталинская), дика, тургидум, пшеница Тимофеева, туранская, полоникум, дикая двузернянка, абиссинская. Третья, гексаплоидная, группа с 42 (2n)

хромосомами — пшеница мягкая, карликовая, шарообразная, пшеница Маха, ванская, широколистная. Четвертая группа — октоплоидная с 56 ($2n$) хромосомами представлена одним видом — пшеница грибовойная.

В пределах каждой группы все виды сравнительно легко скрещиваются между собой. Межвидовые скрещивания пшениц разных по числу хромосом характеризуются низкой озерненностью колоса. Однако путем подбора компонентов и специальных приемов воздействия на растения и пыльцу удалось получить межвидовые гибриды пшеницы, из которых некоторые уже вошли в сортовой фонд как в СССР, так и за рубежом. Получены также амфидиплоиды с 56 ($2n$) и 70 ($2n$) хромосомами (Жебрак, 1957; Писарев, 1959).



Рис. 1. Колос мягкой пшеницы

По морфологическим признакам все виды пшениц делят на две группы: настоящие пшеницы (голозерные) и полбяные пшеницы (пленчатые): К первой группе относятся виды, у которых зерно при обмолоте легко освобождается от колосковых чешуй, стержень неломкий. У второй группы видоизмененные зерновки трудно отделяются от колосковых и цветковых чешуй, стержень колоса очень ломкий.

В сельскохозяйственном производстве распространены два вида пшеницы — мягкая и твердая. В некоторых районах возделываются еще полбы, тургидум, шарозерная, карликовая пшеницы и карталинская дика. Остальные виды пшеницы имеют очень ограниченные ареалы и размножаются преимущественно в коллекциях, иногда встречаются в виде примесей к другим видам. Некоторые виды, как например дикая однозернянка, пшеница Урарту, Халдская, дикая двузернянка встречаются лишь в диком состоянии.

Наибольшие площади занимает мягкая пшеница — *Triticum vulgare* Host. или *Tr. aestivum* L. (рис. 1). Она характеризуется следующими морфологическими признаками: колосковые чешуи кожистые, такой же длины, как цветковые или немного короче их. Киль колосковых чешуй узкий, килевой зубец короткий или длинный, заостренный. У основания колосковой чешуи часто наблюдается продольная складчатость и поперечная морщинистость. Внутренняя цветковая чешуя несколько короче наружной или равна ей. Лицевая (черепитчатая) сторона шире боковой (двурядной) или равна ей. Ко-

ости остистые или безостые. Ости обычно не длиннее колоса, расходящиеся. Колосья рыхлые или средней плотности, веретеновидной или призматической формы, иногда булавовидные. Стержень колоса с двурядной стороны хорошо заметен и не прикрыт колосками. Соломина под колосом полая (очень редко выполненная). Зерновки продолговатые, в поперечном разрезе округлые и в разной степени мучнистые и стекловидные. Ареолы округлый, более или менее выпуклый. Хохолок сильно развит.

Распространение в различных географических районах способствовало формированию многообразия разновидностей мягкой пшеницы. В зависимости от почвенно-климатических условий в каждом из географических районов возделывания пшеницы преимущественное распространение имеют определенные разновидности.

Чаще всего сортовое разнообразие мягких пшениц представлено следующими разновидностями, различающимися окраской колоса, зерновок, остей, степенью опушенности колосковых чешуй и развитием остей: лютесценс, милтурум, альбидум, эритро-спормум, ферругинеум, цезиум, гостпаум, велютинум, грекум, барбаросса.

Е. Ф. Пальмова (1925, 1935), М. М. Якубцинер (1947, 1956, 1957), П. М. Жуковский (1957) выделяют свыше 20 экологических групп мягкой пшеницы: степные (волжская, южная), лесные (северорусская, восточносибирская, горно-кавказская, закавказская, высокогорная), лесостепные (горно-украинская, южная, западносибирская, горно-кавказская), богарные, поливные низинные, горные поливные, закавказские низменно-предгорные, субтропические, приморская дальневосточная, северная приполярная и другие.

Следующее место по размерам посевных площадей принадлежит твердой пшенице — *Tr. durum* Desf. (рис. 2). Она отличается от мягкой пшеницы следующими признаками: ости длиннее колоса, параллельные или слабо расходящиеся. Бо-

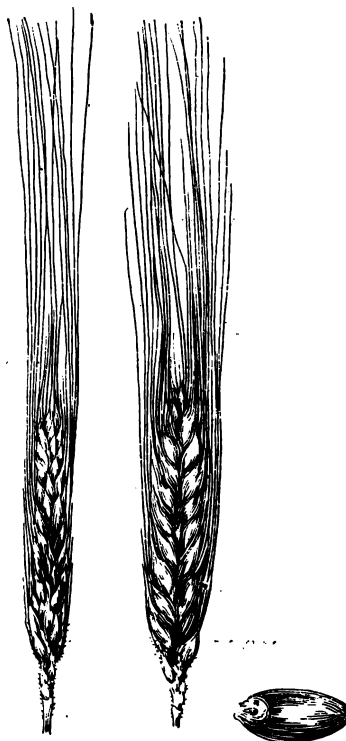


Рис. 2. Колос твердой пшеницы

ковая (двурядная) сторона колоса шире лицевой (черепитчатой) или равна ей. Стержень колоса с двурядной стороны мало заметен и прикрыт волосками. Колосковая чешуя кожистая, у основания без продольной морщинистости. Киль колосковой чешуи широкий, хорошо развит и резко выражен до основания. Соломина под колосом выполнена паренхимой. Зерно стекловидное, продолговатое, часто более ребристое, чем у мягкой пшеницы. Хохолок опушен слабее. Зародыш выпуклый, продолговатый.

Сорта твердой пшеницы, высеваемые в СССР, представлены преимущественно такими разновидностями: гордеиформе, мелянопус, леукурум, леукомелан, эритромелан, церулесценс, аффине, апуликум, рейхенбахи.

Сорта твердой пшеницы относятся к следующим экологическим группам: степная (южная, волжская), лесостепная волжская, среднеазиатская богарная, азербайджано-дагестанская, карталинская (Грузинская ССР), сирийско-палестинская, балканская, североафриканская, средиземноморская, южноевропейская, кипрская, индийская, иранская.

Твердая пшеница высевается преимущественно как яровая — весной или как полуозимая во вторую половину зимы, там, где позволяют климатические условия.

В последние годы Ф. Г. Кириченко, А. Ф. Шулындиным и И. И. Уколовым получены зимующие и озимые сорта твердой пшеницы.

Вопросам систематики, морфологии и экологии пшеницы посвящено большое количество работ¹.

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ТИПОВ ПШЕНИЦЫ

Наряду с классификацией пшеницы по экологическим признакам разработаны также принципы морфофизиологической классификации пшеницы, в соответствии с которыми можно выделить 10 основных типов мягкой и твердой пшеницы. Некоторые из них представлены двумя—пятью подтипами.

¹ Дж. Персиваль. Пшеница. Лондон, 1921 (на англ. яз.); Н. И. Вавилов. К познанию мягких пшениц.— Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 13, 2, 1923; Д. Ацци. Сельскохозяйственная экология. Сельхозгиз, 1932; К. А. Фляк-бергер. Пшеница. «Культурная флора», 1, 1935; Н. И. Вавилов. Научные основы селекции пшеницы. М., Сельхозгиз, 1935; Е. Ф. Пальмова. Введение в экологию пшеницы. М., Сельхозгиз, 1939; Д. А. Долгушин. Мировая коллекция пшеницы на фоне яровизации. М., 1935; М. М. Якубцинер. Пшеницы. Руководство по апробации сельскохозяйственных культур, 1. М., Сельхозгиз, 1947. Пшеница в СССР. Сб. под ред. П. М. Жуковского. М.—Л., Сельхозгиз, 1951; И. Д. Мустафаев. Виды и разновидности пшеницы Азербайджана. Тр. Ин-та ген. и сел. АН АзербССР, 3, 1963; П. Попов. Пшеница в Болгарии, 1965.

Первый морфофизиологический тип (подтипы *а, б, в*) — ультраскороспелые и скороспелые сорта яровой пшеницы — северной, приполярной, восточносибирской и дальневосточной селекции. Длина вегетационного периода (от всходов до созревания) — 68—85 дней, реже 75—100 дней. Пшеницы этого типа характеризуются способностью к прорастанию семян около 0°, выносливостью к относительно низким температурам весны и даже к слабым заморозкам, короткой первой стадии развития; приспособлены к развитию в условиях короткого лета и ранней осени. Ускоряют развитие при длине дня 18—24 час и преобладании в световом потоке длинноволновой части спектра (красно-оранжевой). Нетребовательны к теплу на X—XII этапах органогенеза. Созревание может проходить даже при температуре +12, +14°.

В связи с быстрым прохождением II—V этапов органогенеза образуют 5—6 листьев. Листья короткие (8—10 см), узкие (0,7—0,8 см), светло-зеленые, слабо опушенные. Листовое влагалище чище гладкое. Узлы не опушенные. Междоузлия короткие, высота растений около 70 см. Стебель тонкий, сравнительно прочный. Длинный день ускоряет развитие на III—IV этапах органогенеза, поэтому колосья формируются короткими (4,5—6,5 см). Высокая прозрачность воздуха, пониженные температуры не способствуют разрастанию члеников колоса и длину на VII—VIII этапах органогенеза и поэтому даже при небольших размерах колосьев они обычно плотные. Зерновки мелкие. Вес 1000 зерен — 14—18 г.

К подтипу *а* первого морфофизиологического типа относятся сорта мягкой яровой пшеницы — Северянка, Сибирка 1818, Местная, Северная скороспелка, Селенгинская, Аленькин 28, Апу и др. Ко второму подтипу *б* относятся Балаганка, Скили, Победа, Якутская скороспелка, Якутская улучшенная, Урожайная 716, Пика 2, Иркутская 49, Онохойская 4, Сольвычегодская, Таежная 4, Красноярская 1103, распространенные в таежных и подтаежных районах Сибири. Они несколько более позднеспелы и более влаголюбивы. Третий подтип *в* составляют такие сорта дальневосточной приморской экологической группы, как Амурская 71, Амурская 75, Дальневосточная, Монакинка и др.

Сорта первого морфофизиологического типа представлены в значительной степени красноокрашенными неопушенными разновидностями.

Второй морфофизиологический тип — среднеранние и среднеспелые сорта яровой пшеницы. Местные и селекционные сорта умеренных широт, развивающиеся главным образом за счет зимних и ранневесенних осадков, в районах с дефицитом влаги во вторую половину лета (сорта, устойчивые к летней засухе). Длина вегетационного периода — 80—105 дней. В условиях нарастающей длины дня они очень быстро

проходят I—II этапы, что обуславливает ограниченную облиственность растений и ранний переход к III этапу. Дефицит влаги и низкая относительная влажность воздуха в период IV—VI этапов органогенеза задерживают рост листовых пластинок (короткие, узкие), способствуют развитию преимущественно столбчатой паренхимы (окраска листьев зеленая). Первая стадия (I—II этапы) короткая и средняя, вторая (III—IV этапы) сравнительно продолжительная. Поэтому формирование нижней части зачаточного колоса успевает пройти за счет зимних и ранневесенних осадков; верхушка же колоса часто из-за дефицита влаги весной недоразвивается. В результате наблюдается резко выраженная веретеновидность в строении колоса или даже полная редукция верхних колосков. У сортов этого типа ускоряется на 2—3 дня прохождение III—IV этапов органогенеза (в условиях 16—20-часовой длины фотопериода) и V—VI этапов (при преобладании в световом потоке красно-оранжевых лучей спектра). Они сравнительно выносливы к высокой температуре и дефициту влаги на VII—VIII и X—XII этапах органогенеза. Высота растений 75—80 см, однако в зависимости от влагообеспеченности на VI—VIII этапах она сильно варьирует — от 30 до 110 см. Колосья средних размеров (7—9 см) и средней плотности.

Особенности физиологии развития и высокая засухоустойчивость позволяют возделывать многие сорта второго морфофизиологического типа как в степных районах юго-востока европейской части СССР, так и во многих районах Западной Сибири.

Ко второму морфофизиологическому типу относятся сорта южностепного и волжкостепного экологических типов: к подтипу *a* — Лютесценс 62, Альбидум 43, Саратовская 38, Саратовская 210, Саррубра, Эритроспермум 841, Саратовская 29, Лютесценс 758, Заволжская и твердые пшеницы Мелянопус 37, Мелянопус 69, Мелянопус 1932, Безенчукская 105, Мелянопус 26; к подтипу *b* — Артемовка, Народная и Харьковская 46. Сорта второго морфофизиологического типа представлены в основном разновидностями: мягкой пшеницы — Лютесценс и Эритроспермум и твердой — Мелянопус и Горденформе.

Третий морфофизиологический тип — среднеспелые и среднепозднеспелые сорта мягкой яровой пшеницы сибирско-уральской экологической группы (подтип *a*), а также северо-западной экологической группы (подтип *b*). Они характеризуются сравнительно продолжительным периодом I—II этапов органогенеза и средней продолжительностью III—IV этапов. Могут нормально развиваться при длине дня 16—17 час и преобладании в световом потоке красно-оранжевых лучей. Задерживаются в развитии при 13—14-часовой длине дня.

Продолжительность вегетационного периода — 85—100 дней. Пониженные температуры весной ведут к задержке развития на II этапе органогенеза и закладке 7—9 листьев, а также росту механических тканей нижних и средних междоузлий стебля. Хорошая влагообеспеченность на V—VI этапах органогенеза способствует синхронному формированию колосков и образованию цилиндрического и слегка булавовидного колоса, а также ускоренному росту листьев в длину и ширину. Влажностные условия увлажнения на X—XII этапах органогенеза обуславливают формирование крупного зерна, однако наступление пониженных температур задерживает на X этапе органогенеза рост зерновок в длину, у сортов этой группы они сравнительно короткие и часто с невысоким весом 1000 зерен (28—30 г).

К подтипу а третьего морфофизиологического типа относятся сорта лесостепной (сибиро-уральской) группы — Крошечкини, Нисни, Комета, Китченер, Тарская, Маркиз, Стрела, Цезарь 81; к подтипу б — Диамант, Краснозерная, Свенно, Горьковский 20, Минская, Гражучай, Каука, Прикульская, Тулуз 70, Фильгия и др. Некоторые сорта, возможно, следовало бы выделить в отдельный подтип третьего морфофизиологического типа.

Четвертый морфофизиологический тип включает позднеспелые сорта яровой пшеницы западноевропейской селекции. Длится вегетационный период — 120—130 дней. Продолжается первая стадия развития. Растения четвертого типа реагируют ускорением прохождения второй стадии (III—IV этапы органогенеза) в условиях длинного дня и высокой интенсивности света. Однако они могут замедленно развиваться и в условиях пониженной интенсивности света при значительной облачности и 14—15-часовом дне, а на начальных этапах и при более коротком фотопериоде. Замедленное развитие в этих условиях при хорошей влагообеспеченности и высоких нормах удобрений на V—VII этапах обуславливает формирование крупных листьев, скверхедных и даже булавовидных форм колоса у западноевропейской группы сортов. Медленное развитие при достаточной влагообеспеченности растений на X—XI этапах привело к образованию крупного зерна с высоким весом 1000 зерен (38—45 г и больше).

Сорта яровой пшеницы четвертого типа принадлежат главным образом к лесостепной и частично лесной экологической группам. Они в основном распространены в ГДР, Чехословакии, Дании, Бельгии, Финляндии. К числу этих сортов относятся Пека, Херман, Карола, Капега, Кога, Червона переяка, Опольска и др. Однако там они занимают по сравнению с озимыми пшеницами небольшие площади.

Пятый морфофизиологический тип представлен среднепозднеспелыми и позднеспелыми сортами западносибирской

селекции. Особенности климатических условий — холодные и сухие апрель, май, первая половина июня, сравнительно обильные осадки во второй половине лета (июль), пониженная температура в августе сформировали особый экологический тип сибирских лесостепных пшениц.

Длина вегетационного периода — 95—110 дней. Замедленное развитие и длительное прохождение II этапа органогенеза при наличии благоприятных условий для роста растений приводит к усиленному кущению растений этого морфофизиологического типа. Задержка в развитии на III—IV этапе органогенеза обуславливает возможность закладки увеличенного числа зачаточных колосков. Задержка на II этапе органогенеза позволяет значительно эффективнее использовать позднелетние осадки для формирования крупного колоса и многоцветковых колосков. Способность проходить X—XII этапы органогенеза даже при сравнительно пониженных температурах обеспечивает созревание пшеницы в конце августа, в сентябре. Большая длительность II этапа способствует формированию высокой облиственности растений. Число листьев 7—9. Листья крупные, темно-зеленые, средне- и сильно опушенные. К пятому морфофизиологическому типу относятся сорта Мильтурум 321, Мильтурум 553, Цезиум 94, Искра, Бийская, Альбидум 3700.

Шестой морфофизиологический тип — скороспелые сорта, сформировавшиеся в Средней Азии, преимущественно в условиях как весеннего, так и осеннего сева при периодическом поливе, реже в богарных посевах. Выделяются по своей устойчивости к почвенной и в особенности воздушной засухе на II—V и X—XII этапах органогенеза. Среди них имеются формы зимующие, яровые и двуручки. Высокая температура и интенсивная прямая солнечная радиация на VI—VII этапах органогенеза в советских республиках Средней Азии, в Иране, Афганистане часто приводят к редукции остей в зачаточном состоянии и нередкому появлению инфлятных форм, плотному замыканию колосковых чешуй, затрудняющему обмолот, а также к развитию механических тканей в колосковых чешуях и остях.

Быстрое прохождение II этапа органогенеза в условиях высоких температур и интенсивной прямой солнечной радиации приводит к резкому уменьшению числа закладывающихся на этом этапе листьев и междоузлий стебля, снижению процесса кущения.

На IV—VI этапах органогенеза растения нуждаются в поливе, обеспечивающем нормальную влагообеспеченность генеративных органов. XI—XII этапы проходят нормально при высокой температуре воздуха.

К шестому морфофизиологическому типу относятся яровые сорта весеннего и осеннего сева: Грекум 283, Грекум 289,

Псевдотурцикум 2115, Эритроспермум 41, Ак-Бугдай, Ак-Бидий (Семидалатинский), Кзыл-Бидай, Псевдо-Мериодинале 122, Турцикум 57, Красная звезда, Эритролеукон 503, Кзыл-Шарк, Сурхан Юбилейный, Ватон и др. Сюда же относятся и сорта карликовой пшеницы Коже Бидай и Эринацеум.

Седьмой морфофизиологический тип представлен также новыми пшеницами весеннего и осеннего сроков сева и полувосковыми формами пшениц. Это местные и селекционные сорта крайнего юга СССР (Грузии, Азербайджана, Таджикистана), стран Средиземноморья, Эфиопии и др. Они характеризуются сравнительно короткой первой стадией развития (I—II этапы органогенеза) и средней продолжительностью второй (световой) стадией (III—IV этапы органогенеза), которую растения могут нормально проходить при 14—15-часовой длине дня. При яровизации семенного материала они требуют от 15 до 30 дней пониженных температур; в вегетирующем состоянии первая стадия развития у многих из них завершается в 10—15 дней. Ранняя теплая весна и редкие случаи возврата холодов обуславливают возможность перехода к III—V этапам органогенеза в условиях короткого дня. Задержка в развитии коротким днем в период дифференциации значаточного колоса способствует формированию многоколосковых колосьев, а последующая задержка на V этапе в условиях все еще сравнительно короткого дня и высокой влагообеспеченности за счет осадков весны и первой половины лета обеспечивает синхронное развитие многоцветковости колосков.

Благоприятные условия фотосинтеза, большая облиственность (8—10 листьев) и высокая влагообеспеченность на X—XII этапах органогенеза обеспечивают рост и налив зерновок, достигающих у этой группы пшениц предельного размера и веса.

Благоприятное сочетание таких признаков, как многоколосковость, многоцветковость, высокая озерненность и высокий вес зерна обеспечивает сортам седьмого типа потенциально высокую продуктивность. К числу сортов, характеризующих этот тип (подтип *a*), относятся сорта среднеазиатской горной поливной группы: Азербайджанская 1, Ленинанканская, Сурхак 5688, Сурхак 262, Бол-Бугда, Сурхак 194, Ироды 1006, Кзыл-Бугдай и др. К подтипу *б*, включающему сорта горно-кавказской лесостепной группы, относятся Ахалцис, Цители-Доли, Местная и Долис-Пури.

Восьмой морфофизиологический тип включает сорта озимых пшениц, формировавшиеся в условиях Крыма, юга Украины, Молдавии, Грузии, Азербайджана, Армении, юга Югославии, Болгарии, Индии и других районов со сравнительно мягкими зимами, поздними осенними и зимними сроками сева озимых культур. К подтипу *a* (южная степная группа засуш-

ливой и полузасушливой зоны) относятся сорта Крымки, Новокрымка 104, Кооператорка, Земка, Кубанская 131.

В вегетирующем состоянии (в фазе всходов, кущения) они могут проходить первую стадию развития (I—II этапы органогенеза) при температуре +7, +12°. В связи с этим они могут быстро переходить к III—IV этапам органогенеза ранней весной в условиях еще короткого дня и завершать вторую стадию при 12—13-часовой длине дня. Так как в начале формирования зачаточного колоса происходит некоторая задержка на IV и V этапах органогенеза, то у них могут формироваться многоцветковые колоски, с синхронным развитием цветков. В условиях же поздней весны и быстрого нарастания тепла цветки в верхних колосках колоса у многих сортов недоразвиваются; форма колоса в такие годы приближается к веретеновидной; в средней части колоса развиваются фертильных 3—5 цветков, в верхней — по 1—2 цветка. В связи с этим в зависимости от весенних условий резко варьирует длина колоса и его озерненность. Способность сортов этого типа развиваться при сравнительно высоких температурах на первой стадии и ускорять ее прохождение при действии пониженных температур, так же как возможность начинать вторую стадию в условиях короткого дня и резко ускорять развитие при удлинении фотопериода, обусловили высокую пластичность этих сортов.

Эти особенности в развитии растений, высокая продуктивность, а также способность формировать высокого качества зерно в условиях пониженной влажности воздуха определили широкое использование сортов этого морфофизиологического типа в качестве компонента при создании сортов, широко распространенных в Советском Союзе, Канаде, США и других странах мира.

К восьмому морфофизиологическому типу (подтип б) приближается и ряд новых весьма перспективных сортов, полученных путем синтетической многоступенчатой гибридизации, с привлечением в качестве компонентов географически отдаленных форм.

К числу их относятся Безостая 1, Аврора, Кавказ (СССР), Бачка, Панония (Югославия), Сан Пастория, Аутономия, Леонардо, Продуторе, Малиани, Банкути 1201 (Италия), Садовска ранозрейка, Юбилейна 2,3 (Болгария), Иллини-Чиф, Американка 15, Ковейлл (США). Эти сорта выделяются не только сравнительно длинным IV и V этапами органогенеза, но и значительной интенсивностью ростовых процессов и синхронным формированием метамерных органов на этих этапах, что обеспечивает им высокую потенциальную продуктивность.

Девятый морфофизиологический тип включает наиболее обширную полиморфную по ряду признаков группу сортов,

возделываемых как в СССР, так и за рубежом. Длительность первой стадии развития (яровизации семенного материала) от 40 до 85 дней.

В эту группу вошли сорта озимых пшениц (подтип *a*), отличающиеся высокой зимостойкостью (степная волжская экологическая группа), Лютесценс 329, Лютесценс 1060/10, Ульмишонка (подтип *b*), Гостианум 237, Одесская 12, Одесский 16, Одесская 26 и другие, а также сорта третьего подтипа высокой зимостойкости (западносибирская степная экологическая группа — Алабасская, Еловка, Цезиум 39 и Милитурум 48) и, наконец, подтипа *г* — также хорошей зимостойкости, хотя и несколько ниже, чем Лютесценс 329, Мироновский 808, Мироновская 264, Дюрабль, Белоцерковская 198, Пшенично-пырейный гибрид 186, Эритроспермум 15, Феррушисум 1239, Кунцевская 45, Немчиновская и др.

Как указывает В. И. Разумов (1961), в условиях Поволжья большинство сортов характеризуется более длинной стадией яровизации (50—55 дней). У сортов озимых с короткой первой стадией в годы, когда растения успевают завершить первую стадию в начале зимы, снижается зимостойкость и в суровые зимы они вымерзают (Куперман, 1935). Поэтому сорта с более короткой первой стадией в производственных условиях этих районов существовать не могут. Для большинства районов Украины — при сентябрьских сроках сева — длительность первой стадии 40—45 дней является оптимальной. За этот период растения на II этапе органогенеза закладывают в конусе нарастания по 7—8 листьев и усиленно кустятся.

Для районов Северного Кавказа сорта с длительностью первой стадии 40—45 дней являются наиболее озимыми. При поздних осенних сроках сева и раннем наступлении весенней вегетации сорта с более длинной первой стадией развития (I—II этапы органогенеза) не успевали бы ее завершать и затягивали бы прохождение последующих этапов. Это в условиях дефицита влаги во вторую половину лета в степных районах приводило бы к резкому ухудшению налива и качества зерна и тем самым снимались бы все преимущества озимых культур в этой зоне. Начиная с весны и позже, развитие растений девятого морфофизиологического типа очень сходно с развитием сортов второго морфофизиологического типа.

Десятый морфофизиологический тип включает большую группу озимых пшениц, культивируемых в Западной Европе (ГДР, Бельгии, Нидерландах, Дании, Финляндии, Швеции, ФРГ, Англии), а также в ряде районов СССР (Прибалтийских республиках, в Ленинградской и смежных областях). К подтипу *a* (западноевропейская экологическая группа) относятся такие сорта, как Иген-3, Куццику, Триумф, Фанал, Хохланд, Даньковская гранатка, Вильгельмина, Порос, Пи-

лот, Империял, Робуста, Вагенинген, Эмма, Монтолтс, Эрос, Мук, которые обладают наиболее продолжительной первой стадией развития (67—70 дней и более). Близко к ним при-мыкают сорта подтипа б (северорусская экологическая груп-па) — Боровичская, Луунья улучшенная, Глебовская, Пуш-кинская, Карело-финская безостая.

Начиная с весны, с переходом к III—IV этапу органогене-за, развитие сортов этого типа очень сходно с развитием яро-вых сортов четвертого морфофизиологического типа. Они так-же формируют скверхедный и даже булавовидный колос, позднеспелы, хорошо облиственны; листья их богаты хлоро-филлом, темно-зеленого цвета, слегка поникающие, формиру-ют крупное зерно.

Озимые сорта десятого морфофизиологического типа от-носятся к так называемой северорусской и западноевропей-ской лесостепной и частично к лесной экологическим груп-пам.

Идея морфофизиологической классификации растений не нова. Еще в 1940 г. Н. И. Вавилов в работе «Новая система-тика культурных растений» указывал, что изучение сельско-хозяйственных растений для целей селекции, так же как и для лучшего понимания проблем эволюции, потребует от ис-следователей применения дифференцированной систематики. Он отмечал, что для селекционной практики необходимо в дополнение к обычной ботанической характеристике видов и разновидностей дать еще схему изменчивости признаков и их географического распространения, дифференцировать виды на экологические и физиологические группы.

Разработанная под руководством Н. И. Вавилова во Все-союзном институте растениеводства экологическая классифи-кация пшениц (Пальмова, 1925, 1935; Фляксбергер, 1935; Якубцинер, 1947, 1957) ныне вошла во все руководства по апробации.

Н. И. Вавилов (1966) полагал, что для каждого сорта необходимо создать «экологический паспорт», в котором дол-жны быть приведены данные, характеризующие длину вегета-ционного периода, продолжительность межфазных периодов и ритм прохождения фаз развития, а также основные хозяй-ственные признаки — продуктивность растений и величину семян. В этом же «экологическом паспорте» должны быть описаны основные показатели, характеризующие вегетативные органы, устойчивость сорта к неблагоприятным условиям — холодостойкость, засухоустойчивость, иммунитет к фитозабо-леваниям и энтомовам вредителям.

Осуществлению этих идей Н. И. Вавилова в значительной степени способствовали работы лаборатории физиологии ра-стений ВИРа, где в течение многих лет проводились иссле-дования стадийного развития пшениц почти всей коллекции,

собранных экспедициями Всесоюзного института растениеводства.

В. И. Разумов (1954, 1961) исследовал продолжительность стадий яровизации и фотопериодические реакции пшениц в зависимости от экологических условий их происхождения. Изучение более 6000 образцов пшеницы в широких географических опытах на фоне яровизации было осуществлено Д. А. Долгушиным (1935). За последние 25 лет сотрудниками ВИРа накоплен огромный материал по характеристике основных экологических групп пшеницы.

Исследования основных этапов органогенеза однолетних растений открыли новые возможности для изучения экологических групп пшениц. Были выявлены основные закономерности в формировании признаков, характеризующих разные экологические группы. При помощи морфофизиологического метода анализа растений (Куперман, 1950, 1952, 1956) были открыты причинные связи между условиями формирования экологических типов пшеницы и становлением физиологических и морфологических признаков на разных этапах органогенеза.

На основе этих экспериментальных исследований и анализа многочисленных материалов по характеристике экологических групп пшеницы, накопленных в экспедициях и географической сети Всесоюзного института растениеводства, а также данных Государственной комиссии по сортоиспытанию зерновых культур, установлено 10 морфофизиологических типов и 18 подтипов пшеницы (см. схему на стр. 20—23).

Приведенное выше краткое описание морфофизиологических типов и некоторых подтипов еще далеко не полное. Необходимы дальнейшие исследования коррелятивных связей между биохимическими, физиологическими и морфологическими признаками растений, характеризующими специфику отдельных морфофизиологических типов.

Морфофизиологическая классификация пшениц, требующая еще значительного уточнения, позволяет, однако, уже сейчас на основе анализа продолжительности этапов органогенеза и морфологических признаков (тип куста, высота растений, длина междоузлий стебля и их соотношение, строение колоса, число, форма и окраска листьев) судить о некоторых важных для селекционера физиологических свойствах сорта (скороспелости, засухоустойчивости, зимостойкости, потенциальной продуктивности). Поэтому дальнейшая разработка и уточнение классификации морфофизиологических типов, так же как и выделение подтипов, приобретает все большее значение для практической селекции пшениц. Важнейшей задачей является разработка ключа для определения принадлежности сорта к тому или иному морфофизиологическому типу для всего мирового разнообразия пшениц.

Морфофизиологические типы

Образ жизни	Морфофизиологический		Сорта, относящиеся к данному морфофизиологическому типу (подтипу)	Экологические группы (по М. М. Якубцинеру)
	тип	подтип		
Яровые	I	a	Сибирка 1818, Скороспелки северные (местные сорта), Аленькая	Приполярная и Высокогорная северная
		б	Балаганка, Якутянка, Победа (якутская), Иркутская 49, Скала, Онохойская 4, Сольвычегодская	Лесостепная восточно-сибирская
		в	Амурская 71, Амурская 75, Дальневосточная, Монакинка	Дальневосточная, Приморская
	II	a	Лютесценс 62, Лютесценс 758, Альбидум 24, Альбидум 43, Саррубра, Заволжская, Саратовская 29, Саратовская 38, Саратовская 210, Эритроспермум 841, Меланопус 26	Степная волжская
		б	Артемовка, Народная, Харьковская 46, Шортандинка, Восток	Степная южная и восточная
	III	a	Весна, Крохинская, Комета, Китценер, Тарская, Маркиз, Цезиум 31, Стрела, Кустанайская 14, Акмолинка 5, Казахстанская 126	Лесостепная восточная (сибиро-уральская), североамериканская гибридная
		б	Диамант, Свенно, Горьковская 20, Краснозерная, Минская, Гражучай, Каука, Приекульская, Тулун 70	Скандинавская и северо-западная русская
	IV		Пеко, Карола, Капега, Кога, Червона перьяка, Опольска	Западноевропейская лесостепная и лесная
	V		Мильтурум 321, Мильтурум 553, Цезиум 94, Искра, Бийская, Альбидум 3700	Лесостепная западно-сибирская

Наименование формирования и распространения данного морфофизиологического типа (подтипа)	Длина вегетационного периода, дни	Скороспелость			Относительная продолжительность этапов органогенеза									
		скороспелый	среднеспелый	позднеспелый	Периоды онтогенеза пшеницы									
					1 период (I—II этап)			2 период (III—VIII этап)			3 период (IX—XII этап)			
					короткий	средний	длинный	короткий	средний	длинный	короткий	средний	длинный	
Север европейской части СССР	60—85	+			+					+		+		
Восточная Сибирь и Восточный Казахстан	85—100	+	+		+					+		+		
Приморский и Хабаровский край	90—100	+			+	+				+				+
Районы Юго-Востока, Северного Казахстана и Алтайского края	80—95		+		+	+				+				+
Крым, Молдавия, Восточная Кубань	90—105		+		+	+				+				+
Средний Урал, Казахстан, Западная Сибирь (предгорные районы)	85—105		+		+	+				+				+
Северо-западные районы, Средний Урал, Западная Сибирь	90—110		+	+	+	+				+				+
ГДР, Чехословакия, Дания, Бельгия, южные районы Финляндии	120—130		+	+				+		+	+		+	+
Степные районы Западной Сибири	95—110		+	+		+	+				+	+		

Образ жизни	Морфофизиологический		Сорта, относящиеся к данному морфофизиологическому типу (подтипу)	Экологические группы (по М. М. Якубцinerу)
	тип	подтип		
Полусезные и яровые осеннего сева (двуручки)	VI		Красная звезда, Псевдо-Турпикум 2115, Эритролеукоп 503, Эритроспермум 41, Грекум 283, Сурхак юбилейный, Ватан, Ак-Бугдай	Среднеазиатская богарная
	VII	a	Азербайджанская 1, Ленинанская, Сурхак 194, Сурхак 5688, Ироды 1006, Кзыл-Бугдай	Среднеазиатская горная поливная
		б	Ахалцихис, Цители-Доли местный, Долис-Пури	Горнокавказская лесостепная
в	Арташати 42, Армянка, Хулуго	Грузино-армянская (лесная)		
Озимые	VIII	a	Крымки, Новокрымка 104, Коператорка, Земка, Кубанская 131	Южная степная группа (полузасушливой и засушливой зоны)
		б	Безостая 1, Аврора, Новоукраинка 83, Кавказ, Тбилисури 5, Ковейл, Банкути 1201, Сан-Пастория, Продуторе	Степная (зона достаточного увлажнения), лесостепная южная
	IX	a	Лютесценс 329, Ульяновка, Лютесценс 1060/10	Степная волжская
		б	Гостианум 237, Одесская 51, Одесская 16, Одесская 26	Степная южная (украинская)
		в	Алабаская, Еловка, Цезиум 39, Мильтурум 48	Степная западносибирская
		г	Мироновская 808, Веселоподольская 499, Дюрабль, Белоцерковская 198, Эритроспермум 15, Кунцевская 45, ППГ 186	Лесостепная южная (украинская)
	X	a	Иген-3, Фанал, Хохланд, Вильгельмина, Пилот, Империял, Робуста, Вагенинген, Эрос, Мук, Эмма, Монтолтс	Западноевропейская лесостепная и лесная
		б	Боровичская, Прикульская, Глебовская, Колхозница, Пушкинская, Луунья улучшенная	Северорусская

Места распространения и типы данного морфофизиологического типа (подтипа)	Длина вегетационного периода, дни	Скороспелость			Относительная продолжительность этапов органогенеза									
		скороспелый	среднеспелый	позднеспелый	Периоды онтогенеза пшениц									
					1 период (I—II этап)			2 период (III—VIII этап)			3 период (IX—XII этап)			
					короткий	средний	длинный	короткий	средний	длинный	короткий	средний	длинный	
Ирригационные районы Узбекистана, Туркмени, Таджикистана, Киргизии; Южный Казахстан	95—105 (весенний сев) 190—230 (осенний сев)	+	+		+				+				+	+
Предгорные и нагорные районы Таджикистана, Азербайджана, частично Узбекистана	250—280	+				+				+				+
Преимущественно на высоте 300 м над уровнем моря в Грузинской ССР	270—280	+	+		+					+				+
Горные районы Закавказья (Армянская ССР), Грузия	240—280	+	+		+					+				+
Южные области Украины и Крымский полуостров	280—300	+			+				+	+				+
Кубань, Северо-Кавказская зона, Югославия, Болгария, Италия, районы США	250—300	+	+		+	+				+	+			+
Поволжье, ЦЧО и Урал	310—320		+			+	+			+				+
УССР, Молдавская ССР	275—310		+			+	+			+				+
Западная Сибирь	270—310		+			+	+	+	+					+
Юго-западные районы УССР, частично ЦЧО и нечерноземная зона РСФСР	290—305		+			+	+			+				+
Литовская ССР, ГДР, Бельгия, Нидерланды, Дания, Англия	320—340			+		+				+	+	+		+
Северо-западные районы СССР	300—315		+	+		+				+		+	+	+

На фоне приведенной здесь морфофизиологической характеристики значительно легче понять многие свойства пшениц, такие, как засухоустойчивость, жаростойкость, зимостойкость, морфогенез, развитие, рост, продуктивность.

Морфофизиологическая характеристика и сравнительное изучение пшениц в разных географических условиях дает возможность установить также известные закономерности в дифференциации видов и разновидностей пшениц в ходе селекции и многотысячелетнего процесса их эволюции.

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ПШЕНИЦЫ

Пшеница — однолетнее монокарпическое растение. По длительности жизненного цикла пшеницы разделяют на озимые, яровые, полуозимые формы и так называемые двуручки.

При всем многообразии жизненного цикла различных видов, разновидностей, экологических групп и морфофизиологических типов пшеницы физиологами установлен ряд общих морфологических и физиологических признаков, характеризующих онтогенез пшениц. К их числу относятся: 1) основные фенологические фазы развития и роста растений, 2) возрастные периоды, 3) стадии развития и 4) этапы органогенеза. Все они тесно взаимосвязаны.

Жизненный цикл, или онтогенез, пшеницы, как и всех покрытосеменных растений, начинается с момента появления оплодотворенной яйцеклетки — зиготы — и завершается естественной смертью организма (особи). В сельскохозяйственной практике онтогенез часто определяют от начала прорастания семени до отмирания растений.

Онтогенез у пшеницы складывается из двух периодов. *Первый период* — формирование корней, стебля, листьев — вегетативных органов, или вегетативной сферы растений, выполняющей важнейшие функции питания, дыхания, водообмена, синтеза и передвижения веществ в организме; *второй период* — формирование генеративных органов, или органов размножения растений — колоса, колосков, цветков, зерновок, семян.

Первый период часто определяется как фаза вегетативного роста, а второй как фаза генеративного развития растений. Однако такое разделение жизненного цикла неточно. Формирование каждого органа связано не только с ростом, но и с развитием генеративных органов и растения в целом. Значительно полнее отражают переход от вегетативного развития к генеративному фенологические фазы развития и этапы органогенеза.

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ФАЗЫ

Фенологические фазы, как известно, характеризуются в жизненном цикле появлением новых органов и рядом внешних морфологических признаков (рис. 3). Для пшеницы при-



Рис. 3. Фазы развития и роста пшеницы (по Руденко, 1950)
1 — всходы; 2 — третий лист; 3 — кушение; 4 — выход в трубку; 5 — колошение; 6 — цветение; 7 — молочная спелость; 8 — восковая спелость

няты следующие фенофазы: 1) набухание семян, 2) прорастание семян, 3) всходы, 4) появление третьего листа, 5) кушение, 6) выход в трубку, 7) стеблевание, 8) колошение, 9) цветение, 10) молочная спелость, 11) восковая спелость, 12) полная спелость. Фазы 1, 2, 6 и 7 не всегда отмечаются.

ВОЗРАСТНЫЕ ПЕРИОДЫ

В соответствии с принятой возрастной периодизацией жизненного цикла у пшеницы следует выделить *пять возрастных периодов*, характеризующихся рядом физиологических и структурно-морфологических особенностей.

Первый возрастной период — эмбриональный — от начала образования зиготы до завершения процессов формирования зародыша, способного к прорастанию. Чаще всего этот период проходит еще на материнском растении и завершается полной спелостью и уборкой урожая. Однако в некоторых северных районах уборка урожая проходит до наступления полной зрелости зародыша. В этих случаях эмбриональный период завершается уже при хранении зерновок. Он может

быть несколько сокращен путем подсушки или подогрева семенного материала.

Второй возрастной период — формирование проростка. Все органы в этот период — корни, листья, зачаточный стебель — являются зародышевыми, образовавшимися за счет материнских веществ. Проростки наряду с автотрофным питанием используют еще запасы питательных веществ семени.

Продолжительность этого периода у пшениц варьирует в зависимости от вида и морфофизиологического типа от 5 до 15 дней и больше.

Третий возрастной период — ювенильный. Характеризуется формированием вегетативных органов (листьев, стебля, корней), ветвлением подземных узлов стеблей (кущением), а также закладкой осевых (вегетативных) органов соцветия и его разветвлений. Ювенильный период часто называют виргинильным (девственным), отмечая тем самым неспособность растений в это время к формированию органов плодоношения.

Длительность этого периода варьирует от 160 до 270 дней у озимых сортов и от 15 до 25 дней у скороспелых яровых сортов пшеницы.

Четвертый период — половозрелость, или зрелость. Характеризуется формированием органов размножения, начиная от дифференциации археспориальных клеток в тканях пыльника и семязпочки и кончая образованием зиготы. Продолжительность этого периода значительно различается у разных видов, но относительно меньше варьирует у разных морфофизиологических типов мягкой и твердой пшеницы.

Пятый возрастной период — старение и отмирание. Связан с формированием зерновок и завершается в фазу полной спелости семян и отмирания материнского растения.

СТАДИИ РАЗВИТИЯ

Пшеница — один из первых объектов, на котором исследовались закономерности стадийного развития растений (Лысенко, 1935, 1952; Долгушин, 1935; Разумов, 1954, 1961; Олейникова, 1946, 1959; Новиков, 1956).

Под влиянием условий среды и в соответствии с природой (наследственностью) организмов на каждой стадии развития у пшеницы протекают характерные для той или иной стадии физиологические процессы, которые и составляют ее внутреннее содержание (Рубин, 1963; Сисакян, 1954; Бассарская, 1934, 1959; Гребинский, 1953; Сказкин, 1961; Аникеев, 1963; и др.).

Стадии развития пшеницы — это качественно переломные периоды в онтогенезе растений. Смена необходимых условий

минимум среды в процессе онтогенеза характеризует переход растений от одной стадии к другой. Комплекс, который необходим для каждой стадии, определяется теми ведущими экологическими условиями, в которых формировались виды, разновидности и сорта пшеницы. Смена необходимых для раз-

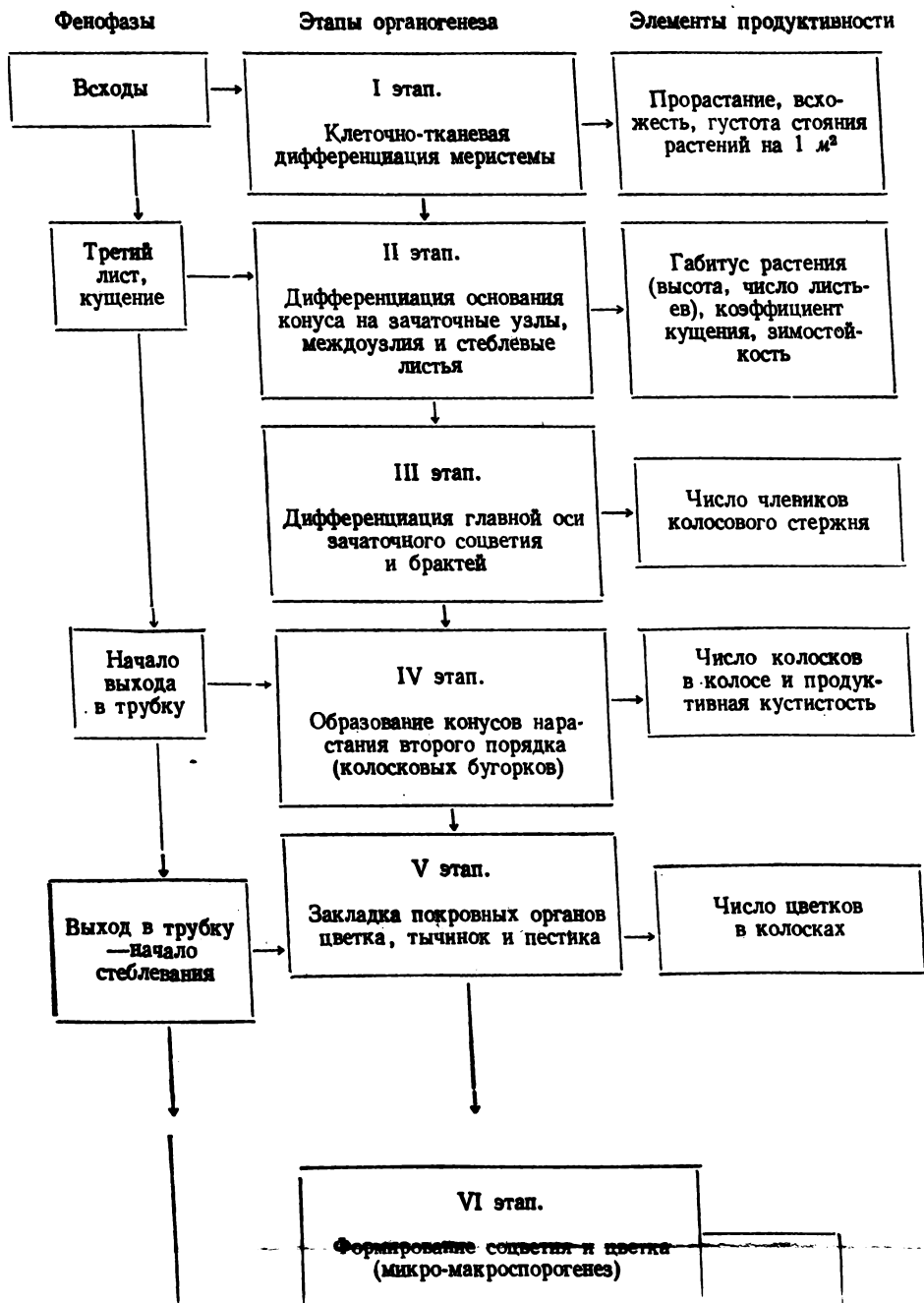
Температурные условия													
Весь спектр лучистой энергии от длинных радиоволн до космических лучей (включая видимый свет)													
Вода													
Кислород и другие элементы, участвующие в энергетических процессах жизни													
Минеральные и органические соединения (вся система элементов на земном шаре)													
Радиоактивные вещества													
Земное электричество (включая электрические явления в живых организмах)													
Земной магнетизм													
Другие малоизученные факторы (тяготение и др.)													
Стадия онтогенеза	1 стадия (яровизация)			2 стадия (ростовая стадия)			3 стадия (спектростадия)			4 стадия		5 стадия	
Возрастные периоды	Юность						Зрелость			Старение			
Этапы онтогенеза	I этап	II этап	III этап	IV этап	V этап	VI этап	VII этап	VIII этап	IX этап	X этап	XI этап	XII этап	
Процессы на уровне организма	Вегетативная нарастание	Вегетативная нарастание, закладка и рост осей	Вегетативная нарастание, закладка и рост осей	Закладка и рост осей, нарастание пластичности стеблевых	Вегетативная нарастание, закладка	Формирование пыльничков и завязи	Рост в длину вегетативных органов	Закрепление вегетативных	Цветение и оплодотворение	Формирование плодов	Созревание плодов	Созревание плодов	
Процессы на уровне популяции	—	—	—	—	Аргументация	Микро- и макроэволюция	Гамето-генез	Гамето-генез	Зиготогенез	Эмбриогенез	Перевод потомства в состояние покоя	Наполнение популяции новыми особями	
Митотические процессы	Рост междоузлий стебля						Рост						
Фазы	Розетки (кущение узлово)			Выход в трубку и злаков			Средних			Соцветия		Цветение	
Типы цветков	Первый тип, высокие			Второй тип, низовые			Третий тип, стеблевые			Четвертый тип, верховые и прицветники		Налива	
Периоды митозогенеза	Карпогенез		Спорофиллогенез		Спорогенез		Гаметогенез		Зиготогенез		Карпогенез (и однажды эмбриогенез)		

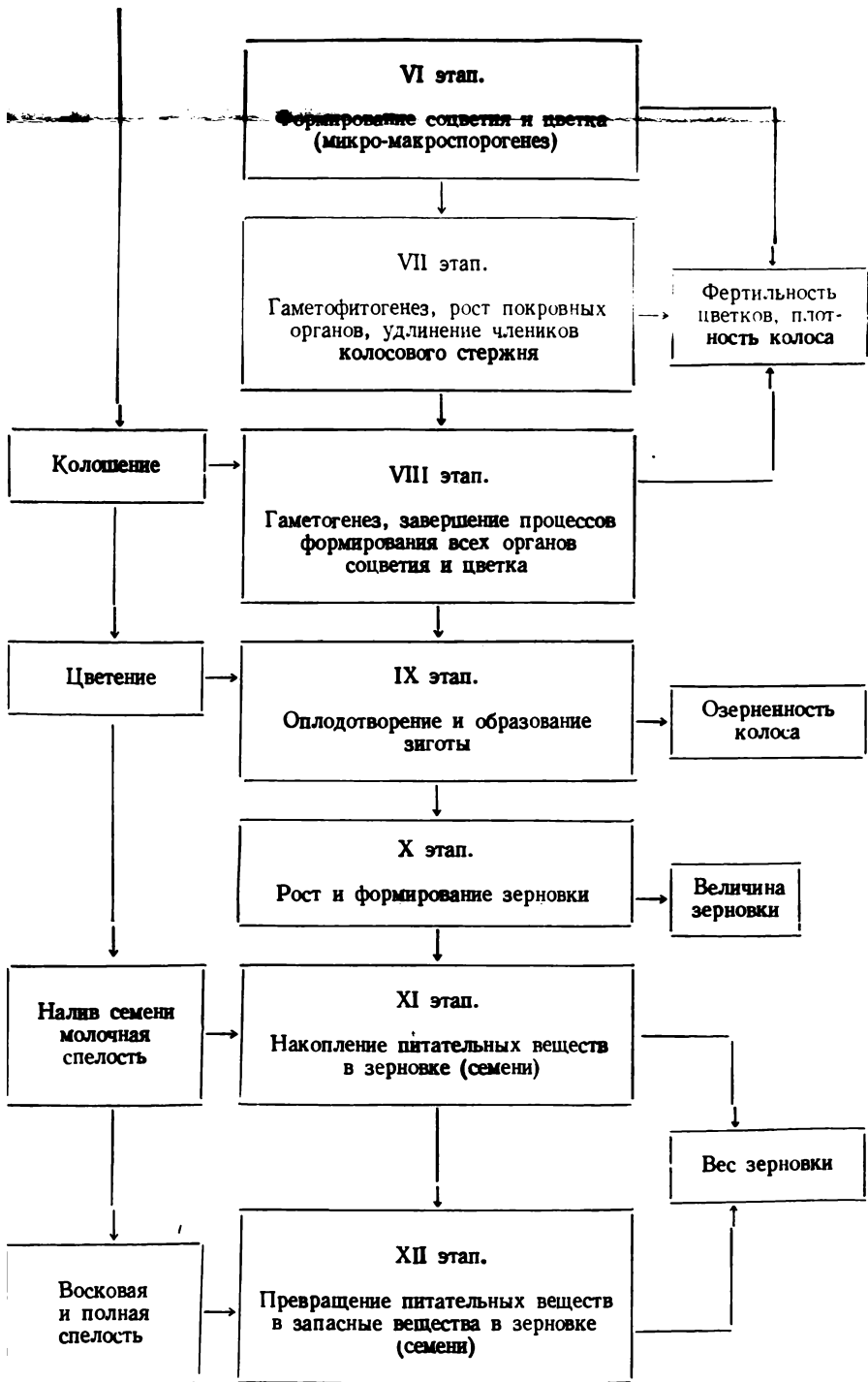
Рис. 4. Схема взаимосвязей стадийных, возрастных и органообразовательных процессов в онтогенезе однолетних растений

вития факторов, как и продолжительность каждой стадии, обусловлена всей предыдущей родовой, видовой и сортовой историей.

Длительность стадий — величины сравнительно постоянные и варьируют в незначительной степени в наиболее типичных условиях выращивания растений как для данного вида пшеницы и его морфофизиологических типов, так и для каждого сорта. При резко отклоняющихся условиях скорость прохождения стадий развития у пшеницы может изменяться от минимальной (при наиболее оптимальных для развития условиях) до бесконечно большой (при предельных их границах, необходимых для развития на данной стадии).

Схема формирования элементов продуктивности озимых пшениц на разных фазах развития и этапах органогенеза (по Куперман и Семенову)





Исследования стадийного развития дают основание предполагать существование пяти основных стадий развития у пшеницы.

Наиболее изучены первая и вторая стадии развития. В последние годы собран большой материал о прохождении третьей и четвертой стадии у пшениц разных видов и морфо-физиологических типов (Куперман, 1956; Новиков, 1956 и др.). Наименее исследована пятая стадия.

Критериями для определения границ стадий развития наряду со многими физиологическими признаками могут служить также изменения морфологических структур на разных этапах органогенеза (рис. 4).

ЭТАПЫ ОРГАНОГЕНЕЗА

Исследованиями (Куперман, 1939, 1952, 1953) установлено, что формирование каждого органа, как и целостного растения пшеницы, проходит этапами. В процессе органогенеза наблюдается определенная последовательность в прохождении этапов. По этапам органогенеза можно со сравнительно высокой степенью достоверности судить о том, в каком возрастном периоде и на какой стадии развития находится растение (рис. 4).

В развитии однолетнего побега пшеницы выявлены 12 основных этапов органогенеза (рис. 5). Ниже на схеме иллюстрируется связь между формированием отдельных элементов продуктивности пшеницы и продолжительностью этапов органогенеза.

На *первом этапе* органогенеза формирование побега пшеницы начинается с образования инициальных клеток прористемы. Из этих клеток формируется первичная образовательная ткань конуса нарастания — меристема, которая дает начало зачаткам зародышевых листьев и зародышевого стебля. Форма конуса нарастания у пшеницы на первом этапе куполообразная, слегка вытянутая.

Второй этап характеризуется дифференциацией основания конуса нарастания на зачаточные узлы, междоузлия стебля и зачатки стеблевых листьев. В пазухах зачаточных листьев закладываются бугорки — зачатки побегов второго порядка. У пшеницы они развиваются только в пазухах листьев подземных узлов стебля (процесс кушения). Вышележащие зачатки боковых побегов в нормальных условиях не развиваются.

Третий этап — процесс дифференциации главной оси зачаточного колоса и зачаточных кроющих листьев-брактей. На этом этапе образуются сегменты (зачаточные членики) колоса.

Четвертый этап характеризуется появлением на зачаточной оси колоса конусов нарастания второго порядка. Это зачаточные колоски.

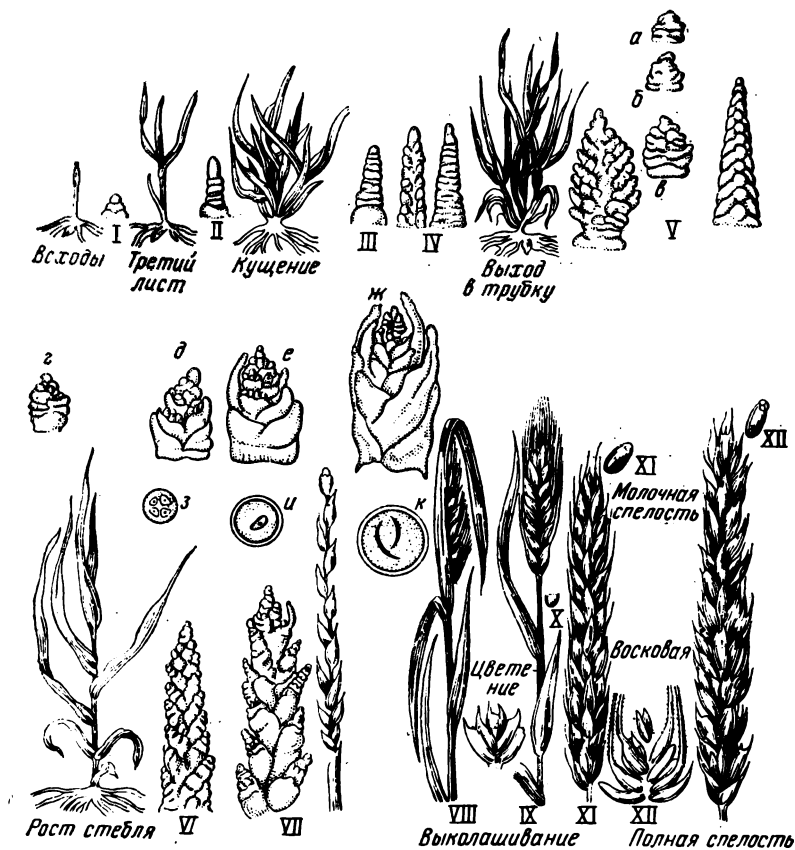


Рис. 5. Фазы развития и этапы органогенеза озимой пшеницы

I — I этап — недифференцированный конус нарастания; **II** — II этап — дифференциация зачаточного стебля на узлы и междоузлия (начало формирования влагалищ стеблевых листьев); **III** — III этап — сегментация нижней части конуса нарастания и формирование зачаточных кроющих листьев (брактей); **IV** — IV этап — начало формирования колосковых бугорков; **V** — V этап — формирование цветков в колосках; **VI** — VI этап — формирование пыльников (микроспорогенез) и пестика (мегаспорогенез); **VII** — VII этап — формирование половых клеток (начало гаметогенеза), рост в длину членков колосового стержня, покровных органов колосков и цветков; **VIII** — VIII этап — выколашивание и завершение процессов гаметогенеза; **IX** — IX этап — цветение, оплодотворение, образование зиготы (зиготогенез); **X** — X этап — формирование зерновки; **XI** — XI этап — молочная спелость (накопление питательных веществ); **XII** — XII этап — восковая спелость (перевод питательных веществ в запасы) и созревание семян; **а** — **ж** — последовательное формирование колоска; **з** — **к** — последовательное формирование пыльца

На пятом этапе органогенеза идут процессы формирования цветочных бугорков и дифференциация зачаточных бугорков покровных и генеративных органов. В конце этого

этапа возникают новообразования — спорогенные ткани — археспориальные клетки.

Шестой этап характеризуется процессами микро- и макро-спорогенеза. На этом этапе отмечается усиленный рост колосковых чешуй, цветковых чешуй и завязи.

С переходом к *седьмому этапу* развиваются мужской и женский гаметофиты. Одновременно идет усиленный рост членников колосового стержня, вытягиваются в длину колосковые и цветочные чешуи, начинается гаметогенез.

Восьмой этап совпадает с фенофазой — колошение. На этом этапе идет завершение процессов гаметогенеза и формирования колоса, цветков.

Девятый этап — цветение, оплодотворение и образование зиготы.

Десятый этап характеризуется процессом роста и формирования зерновки и органов семени. В семени на этом этапе идут процессы дифференциации зародышевых органов.

Одиннадцатый этап характеризуется накоплением питательных веществ. Этот этап у пшеницы совпадает с фазой молочной спелости.

На *двенадцатом этапе* идут процессы превращения питательных веществ в запасные вещества зерновки (семени). Этот этап определяет фенофазу восковой спелости и завершается полной спелостью семян пшеницы.

Таким образом, в ходе онтогенеза у растений пшеницы протекают одновременно разные процессы — возрастные, стадийные и органообразовательные.

О ВЗАИМОСВЯЗЯХ ВОЗРАСТНЫХ, СТАДИЙНЫХ И ОРГАНООБРАЗОВАТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Из схемы, представленной на рис. 4 (стр. 27), видно, что до тех пор пока растения находятся на I—II этапах органогенеза, у них могут формироваться лишь вегетативные органы, характерные для ювенильного состояния растительных организмов.

Из этой же схемы следует, что до завершения первой стадии развития растения не могут перейти к III—IV этапам и лишь после завершения яровизационных процессов растения переходят к III—IV этапам органогенеза. Растения на III и IV этапах, проходящих на базе световой стадии, завершают ювенильный период. На V этапе идет процесс дифференциации археспориальных тканей, дающих начало развитию генеративной сферы, и тем самым определяется переход растений к следующему возрастному состоянию — зрелости. В этом состоянии растение проходит VI—IX этапы, которые завершаются формированием половых клеток — гаметогенезом пыльцы и зародышевого мешка. Это соответствует фено-

фазам выколашивания, цветения и оплодотворения, после чего начинается рост зерновок в колосе (X этап). Все питательные вещества переходят в формирующиеся зерновки, в созревающий колос, а листья и стебель постепенно отмирают. Идет процесс старения, что характерно для последнего возрастного состояния растения пшеницы. Восковая, а затем полная спелость (XI—XII этапы органогенеза) совпадают с усыханием всех вегетативных органов пшеницы.

Следовательно, этапы органогенеза отражают возрастные и стадийные изменения в онтогенезе пшеницы. В то же время анализ взаимосвязей возрастных, стадийных и органообразовательных процессов показывает, что нормальный морфогенез органов — одно из важнейших внутренних условий для осуществления возрастных и стадийных процессов в онтогенезе растения. Без образования соответствующих морфоструктур с характерными для них физиологическими отправлениями и качественно новыми превращениями веществ нормальный ход онтогенетических процессов задерживается и зачастую прекращается, несмотря на наличие благоприятных условий.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ЯРОВЫХ И ОЗИМЫХ ФОРМ ПШЕНИЦЫ

Продолжительность жизненного цикла пшеницы в значительной степени определяется ходом температурных условий. Огромное многообразие разновидностей и сортов пшеницы принято объединять, в зависимости от продолжительности их жизненного цикла и особенностей прохождения стадий яровизации в четыре основные группы: 1) яровые, 2) озимые, 3) полуозимые пшеницы и 4) пшеницы «двуручки».

К яровым пшеницам, как известно, относятся все сорта, способные при весенних сроках посева выколашиваться и созревать в этот же вегетационный период. К озимым относятся сорта, не способные выколашиваться при весеннем посеве. Их высевают осенью, а выколашиваются и созревают эти сорта лишь летом следующего года. К группе полуозимых относятся сорта, высеваемые в районах с длительной осенью и относительно не суровой зимой; они выколашиваются ранней весной и созревают в первую половину лета. «Двуручки» можно высевать поздней осенью и ранней весной. Некоторые из них обладают высокой зимостойкостью.

У яровых пшениц продолжительность жизненного цикла от всходов до полной зрелости в зависимости от степени скороспелости сорта составляет 65—115 дней, у полуозимых — 180—210 дней и у озимых сортов — 220—300 дней и несколько более.

Причина невыколашивания озимых пшениц при весеннем посеве заключается в том, что для прохождения яровизационных процессов им необходимы пониженные температуры порядка $0 + 10^{\circ}$ в течение 35—50 дней и более.

При этом озимость пшениц тем выше, чем длительнее период прохождения яровизационных процессов.

Как показали исследования В. И. Разумова (1954), максимальной длительностью первой стадии развития (65—70 дней) обладают озимые сорта северо-западных районов СССР (ленинградской и эстонской селекции), сорта Швеции, Голландии, Бельгии. Следующую группу представляют сорта из Кировской и Горьковской областей они проходят первую стадию за 50—55 дней. К ним приближаются сорта Поволжья, характеризующиеся очень высокой зимостойкостью; первая стадия (при температуре $+1, +2^{\circ}$) у этих сортов завершается за 45—50 дней.

К наиболее обширной группе озимых пшениц относятся сорта, для яровизации которых необходимы пониженные температуры в течение 40—45 дней.

У сортов, высеваемых в южных районах Украины, Молдавии, Грузии, Азербайджана, Армении длительность первой стадии колеблется от 20 до 35 дней.

Яровые пшеницы могут развиваться и обычно высеваются, когда температура почвы и воздуха уже выше 0° ($5-15^{\circ}$). Поэтому при воздействии на них пониженными температурами (яровизация) не обнаруживается заметного ускорения в развитии и сокращения продолжительности их жизненного цикла.

Однако и у некоторых сортов яровых пшениц, как, например, Мильтурум 321, Мильтурум 553, относящихся к пятому морфофизиологическому типу, воздействие пониженными температурами на I—II этапах органогенеза вызывает ускорение в развитии. К числу таких же форм относятся и некоторые сорта твердых пшениц из горных районов, которые характеризуются значительной продолжительностью первой стадии развития — 7—12 дней и более.

Детальный анализ большого числа сортов (Долгушин, 1935; Разумов, 1954) выявил очевидную связь между климатическими условиями происхождения сортов и степенью их озимости. Формирование озимых и полуюзимых сортов сопряжено, как указывает В. И. Разумов (1954), с теми районами, где наблюдается различная длительность действия пониженных температур в осенне-зимний период и где озимые пшеницы могут хорошо выносить суровые условия зимовки.

Температурные условия, таким образом, являются ведущими для яровизации растений. Но вместе с тем все условия, в том числе световой режим, влияющие на процессы создания энергетических веществ, влияют и на яровизацион-

ные процессы. Яровизация вегетирующих растений при «пороговых», далеких от оптимальных, условиях может ускоряться под влиянием короткого, в начальные периоды роста, дня у некоторых сортов пшеницы (Разумов, 1962; Долгушин, 1962). Эти и ряд других исследований свидетельствуют об исключительной роли фотопериодизма в формировании жизненного цикла пшеницы.

ВЛИЯНИЕ ФОТОПЕРИОДИЗМА НА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ПШЕНИЦЫ

В световом режиме, создаваемом солнечной радиацией, можно различать продолжительность освещения в течение суток, интенсивность или напряженность света (освещенность), направленность действия светового потока и спектральный состав света. Как интенсивность, так и спектральный состав солнечной радиации, достигающей поверхности Земли, определяются в основном высотой солнцестояния. Высота солнцестояния изменяется на протяжении суток, зависит от времени года и географической широты.

Одновременно с изменением полуденной высоты солнца над горизонтом, в зависимости от широты и времени года, изменяется и продолжительность дня и ночи или, как часто говорят, соотношение фото- и никтопериодов.

В высоких широтах, чем ближе расположен пункт к полюсу, тем резче амплитуда изменений продолжительности дня в течение года. На 65° с. ш. длина дня колеблется от *21 час 49 мин* летом до *3 час 43 мин* зимой. В центральных районах европейской части СССР длина дня в июне достигает *17 час 23 мин* и в декабре сокращается до *7 час 09 мин*. На широте 35° наибольшая длина дня не превышает *14 час 31 мин* и не бывает короче *9 час 18 мин*.

В южных районах Советского Союза (примерно $35-40^{\circ}$ с. ш.) наиболее длинный день, когда высота солнцестояния достигает $70-80^{\circ}$, не превышает *14,5-15 час*; в Москве и районах, близких по широте (примерно между 50° и 60° с. ш.), в полдень в июне солнце находится на высоте $50-59^{\circ}$, длина дня в это время достигает *16,5-17 час*. В наиболее северных районах и у границ земледелия ($65-70^{\circ}$ с. ш. и выше) солнце стоит еще ниже и даже в июне не поднимается выше $43-48^{\circ}$. Длина светового дня весной и в первую половину лета в высоких широтах очень велика — *22-23 час* в сутки, т. е. практически здесь ночи как явления «темноты» совсем не бывает в это время года и сумерки сливаются с зарей.

Продолжительность светового периода в течение суток в каждом районе в определенные календарные даты каждого года представляет сравнительно постоянную величину. Приспособленность растений к длине дня или к соотношению

длины дня и длины ночи, к так называемому фотопериодизму, отражена в параллелизме темпов развития у самых различных видов, произрастающих на одних географических широтах. Однако в зависимости от сроков посева, продолжительности вегетации, степени озимости или яровости растений, высоты местности над уровнем моря, температурных условий, степени обеспеченности органическими веществами и т. д. растения одних и тех же широт попадают в разные условия жизни. В этих случаях не так просто установить прямую зависимость между географическим происхождением растений, характером приспособления к определенной длине дня и продолжительностью их вегетационного периода.

В то время как всходы яровой пшеницы в южных районах СССР начинают развитие при длине дня около 13—14 час, в условиях севера эта фаза проходит при 17—23-часовой длине дня. Таким образом, растения, произрастающие на разных широтах и высеваемые в различные сроки, попадают в неодинаковые условия светового режима. Не меньшие различия имеются и по спектральному составу света.

Чем ниже находится солнце над горизонтом, тем больше путь, проходимый солнечными лучами через атмосферу, тем меньше проникает к растениям коротковолновых, ультрафиолетовых и сине-фиолетовых лучей и относительно больше длинноволновых, оранжево-красных лучей. При этом возрастает доля рассеянной радиации. Наряду с рассеиванием в атмосфере происходит поглощение лучей некоторых областей спектра и, следовательно, изменение спектрального состава солнечной радиации.

Как известно из работ С. И. Савинова, Н. Н. Калитина, И. А. Шульгина, спектральный состав солнечной радиации постоянен при высоком стоянии солнца над горизонтом. В полуденные часы спектральный состав прямых солнечных лучей в области физиологически активной радиации (ФАР) очень сходен как в северных, так и в умеренных и южных широтах нашего полушария. Основным и решающим различием в эти часы суток оказывается количество световой энергии, попадающей на земную поверхность, — с приближением к экватору количество энергии заметно возрастает.

Чем ниже опускается солнце, тем богаче красными лучами становится солнечный свет. Чем длиннее день, тем больше растения имеют возможность использовать для развития и роста часы дня, богатые длинноволновой частью солнечной радиации.

С изменением широты как общая закономерность выступает формирующая роль спектрального состава света, особенно утренне-вечерних часов суток.

Растения приспособлены не только к определенному соотношению частей спектра в дневные часы суток, но, и что, по-

видимому, не менее важно, к действию соотношения видимых и невидимых лучей (близкой и дальней инфракрасной радиации, а также частично ультрафиолетовых лучей), удельное значение которых значительно повышается в дневные и ночные часы суток, при этом по-разному в северных и южных широтах.

Когда речь идет о действии явлений фотопериодизма, явлениях светового дня той или иной продолжительности, исследователи, проводящие эксперименты в разных странах, особенно на разных широтах, должны при сравнении полученных результатов помнить о том, что в низких широтах при значительно меньшей длине светового дня и большей высоте полуденного солнцестояния весной и в первую половину лета ход нарастания высоты солнца с утра и снижения ее во вторую половину дня, к вечеру, несравненно более быстрый, чем в высоких широтах. На севере при большой длине дня и низком солнцестоянии в полдень увеличение высоты солнцестояния и понижение ее вечером происходит медленнее, чем в субтропиках и на экваторе.

Это тоже создает своеобразие «качества» светового режима (Шульгин, 1967). В северных районах растения формируются в условиях более длительного воздействия «косого» утренне-вечернего освещения, характеризующего световой режим на этих широтах, а растения субтропических и экваториальных районов, наоборот, мало приспособлены к использованию такого «косого» света, получая солнечную энергию в течение почти всего «светового дня» в виде отвесно падающих солнечных лучей очень высокой интенсивности.

При исследовании световых условий формирующих растения, следует учитывать также и степень поляризации световых лучей атмосферой и пластинками листьев.

Также различна интенсивность солнечной радиации, падающей на разные ярусы листьев растений. Значительные различия в интенсивности света создаются густотой травостоя, характером распределения листовой поверхности и направления листовых пластинок.

Солнечные лучи в разной степени поглощаются листьями растений верхних, средних и нижних ярусов. В результате не только различные виды, занимающие разные ярусы в растительных сообществах, но и особи разных возрастов одного вида, и различные листья одного и того же растения оказываются в неодинаковых условиях по отношению к спектральному составу солнечной радиации.

Интенсивность солнечной радиации определяется высотой стояния солнца над горизонтом и, следовательно, как и спектральный состав солнечного света, зависит от времени суток, года, географической широты и от состояния атмосферы. Она изменяется не только в течение суток, но и в течение года.

Интегральная интенсивность солнечной радиации достигает максимума днем и уменьшается при переходе к утру и вечеру. Максимум интенсивности солнечной радиации в году наблюдается в апреле — мае, минимум — в декабре.

Все это значительно усложняет исследование лучистой энергии как важнейшего условия существования растений пшеницы и требует точного учета всех условий световых режимов в природе и эксперименте.

Еще в 1739 г. К. Линней отметил более быстрое развитие растений на севере по сравнению с умеренными широтами. А. Н. Бекетов в 1865 г. писал, что одним из главнейших внешних условий, одним из могущественных деятелей при построении тела растения следует считать свет. Он также отмечал, что многие формы растений идут далеко на север, хотя они находят там меньше теплоты, но весьма длинные дни и прозрачное, светлое небо. А. В. Воейков (1957) указывал, что плодonoшение и созревание растений в северных широтах могут проходить при меньшей сумме температур по сравнению с южными широтами благодаря ускоряющему действию северного длинного дня. Это же отмечал К. А. Тимирязев в «Крунианской лекции».

Г. Клебсу (1905) удалось экспериментально показать, что высокая интенсивность света и длинноволновые красные лучи стимулируют цветение у некоторых видов. В опытах И. Турнуа в 1912 г. растения японского хмеля и конопли в теплице переходили к цветению раньше или позже в зависимости от длины светлого периода суток. В 20-х годах американские исследователи Гарнер и Аллард впервые детально описали действие фотопериодизма на растения.

В 30-е годы работами Н. А. Максимова, В. Н. Любименко, В. И. Разумова, А. В. Дорошенко, Б. С. Мошкова и др. было показано, что при формировании растений наряду с температурой, влажностью, питанием и аэрацией огромное значение имеет собственно «фотопериодизм», т. е. определенная реакция растений по отношению к суточному ритму света и темноты, дня и ночи.

Большинство посевов пшеницы распространено в умеренных районах северного полушария. Однако виды мягкой и твердой пшениц обладают весьма широким ареалом возделывания. Являясь типичными представителями длиннопдневных форм, они в то же время широко распространены не только в субтропиках, но и во многих районах экваториального пояса.

Поэтому наряду с сортами пшениц северного происхождения, способными нормально развиваться лишь при длине дня не менее 16—18 час, можно встретить и такие сорта, которые проходят развитие в условиях 12—13-часовой длины дня.

Надежным признаком их «длиннодневной» природы служит значительное сокращение вегетационного периода в условиях искусственного удлинения дня до 17—18 час за счет дополнительного освещения (табл. 1).

Длина вегетационного периода зависит не только от широты, но и от рельефа страны. При этом возможно, что решающее значение здесь имеет и качество света.

Таблица 1

Число дней от всходов до выколашивания при различной длине дня в зависимости от географического происхождения растений (по Разумову, 1954)

Место происхождения растений	Число дней до колошения на длине дня		Задержка колошения, дни
	18 час	12 час	
Финляндия	51	—	—
Московская область	42	96	54
Краснодарский край	39	84	45
Армения (долинные районы)	36	56	20

Примером изменения реакции растений на длину дня в связи с высотным положением пункта произрастания могут служить сорта пшениц Афганистана. Приблизительно на одних широтах среди афганских пшениц встречаются сорта, которые слабо задерживаются в колошении (в условиях опыта при укорочении дня), не более чем на 10—15 дней, и имеются сорта, у которых на коротком дне наступление фазы колошения затягивается на 46—50 дней; при этом по своей реакции на короткий день они напоминают сорта Центральной и даже Северной Европы.

Длина дня в пределах Афганистана колеблется очень незначительно: 20 июня на широте 30° длина дня — 14 час 04 мин, на широте 38° — 14 час 50 мин, а 20 марта соответственно 12 час 07 мин и 12 час 14 мин. При анализе конкретных условий, формирующих разную длительность вегетационного периода афганских пшениц, выяснилось, что с высотой резко изменяются сроки начала вегетации. Поэтому различия в длине дня при прохождении световой стадии достигают 2 час 46 мин. Это, как полагает В. И. Разумов (1961), и сказывается на формировании пшениц с разной продолжительностью вегетационного периода.

Влияние местности на формирование потребности растений к длине дня зачастую связано с различными сроками сева. В. И. Разумов приводит пример с посевами пшеницы в Саудовской Аравии в окрестностях Медины (24° с. ш.), где

посевы проводятся в ноябре и все развитие проходит при длине дня от 10 час 30 мин до 10 час 49 мин. О том, как влияют широтные условия районов происхождения пшениц на их фотопериодическую реакцию можно судить по данным опытов В. И. Разумова (табл. 2).

Таблица 2

Число образцов пшеницы (в % к общему числу), задержавшихся в колосении на коротком (14-часовом) дне, в сравнении с колосением на длинном (18-часовом) дне (по Разумову, 1954)

Место происхождения растений	Задержка в наступлении колосения, дни											
	0-10	11-15	16-20	21-25	26-30	31-35	36-40	41-45	46-50	51-55	56-60	Более 61
Эфиопия	—	—	—	—	25	25	25	—	—	—	—	—
Саудовская Аравия	25	25	50	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Индия	28	28	26	12	12	4	—	—	—	—	—	—
Средиземноморье .	4	4	16	20	32	8	12	4	—	—	—	—
Афганистан	—	18	18	25	11	7	14	4	3	—	—	—
ГДР, Польша . . .	—	—	16	5	16	10	10	18	5	5	5	—
Швеция, Голландия	—	—	—	4	—	8	13	—	—	—	—	75

Таким образом, при изучении роли фотопериодизма в формировании вегетационного периода пшениц следует учитывать не только географическую широту места происхождения или распространения растений, но и сроки посева, длину первой стадии и, следовательно, календарные сроки наступления второй (световой) стадии, высоту над уровнем моря и многие другие очень важные экологические, почвенные и агрикультурные условия. Лишь при исследовании всего комплекса условий произрастания пшеницы можно характеризовать все многообразие морфологических, анатомических, физиологических и биохимических признаков пшеницы — одного из наиболее распространенных видов культурных растений на Земле.

СТРОЕНИЕ ЗЕРНОВКИ И ФИЗИОЛОГИЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН, РОСТА И РАЗВИТИЯ ПРОРОСТКА

СТРОЕНИЕ ЗЕРНОВКИ

Зерновки пшеницы — односеменные плоды, которые в агрономической практике называют семенами. В зерновке следует различать собственно семя, состоящее из зародыша, эндосперма и семенных оболочек, и плодовую оболочку, представляющую собой стенки завязи (рис. 6). Размеры зерновки

в зависимости от вида, сорта и условий произрастания сильно изменяются. Длина их колеблется от 4 до 9 мм, ширина — от 0,8 до 2 мм и толщина от 1,5 до 3,5 мм. Различаются они также и по весу — от 20 до 90 мг.

Зародыш (embryo) расположен у основания зерновки, под некоторым углом к эндосперму, и может быть легко от него отделен. Зародыш состоит из щитка (scutellum), который соединяет его с эндоспермом, почечки (plumula) и зачаточных бугорков корешков (radicula). Зародышевая почка семени состоит из конуса нарастания, первичного зачаточного стебля (hypocotyle) и зародышевых листьев, закрывающих в виде колпачка конус нарастания.

По данным определений, проведенных более чем на 20 сортах пшениц (Куперман, 1950), средний вес зародыша колебался от 1,7 до 3% от общего веса зерновки, вес плодовых и семенных оболочек — от 11,3 до 17,3% и вес эндосперма — от 78,5 до 87%. Аналогичные данные получены Мамбиш (1953).

В некоторых случаях в одной зерновке образуется два и даже три зародыша. Это явление чаще всего наблюдается при выращивании пшениц на высоком агро-техническом фоне и при избытке азота на V—IX этапах органогенеза. Реже встречается явление беззародышевости зерновок, когда при нормально развитом эндосперме отсутствует зародыш. Еще реже наблюдаются случаи нормального развития зародыша при редуцированном эндосперме.

В эндосперме можно выделить наружный слой — алейроновый, который почти не содержит крахмала, и собственно эндосперм, клетки которого содержат крахмальные зерна.

Алейроновый слой составляет от 6 до 8% от веса зерновки (Александров, Александрова, 1939). Он состоит из одного ряда крупных клеток величиной от 30 до 70 мк. Реже в отдельных частях зерновки встречается два ряда клеток алей-

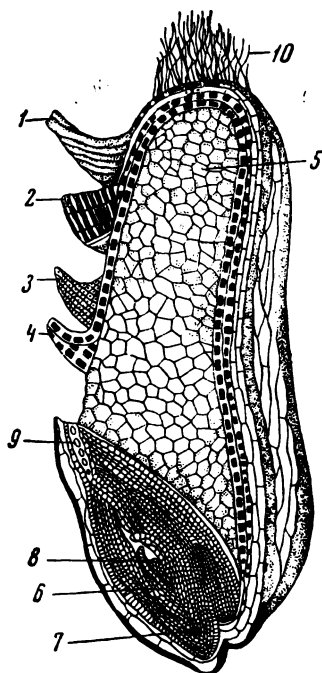


Рис. 6. Продольный разрез зерновки пшеницы

1—3 — плодовые и семенные оболочки; 4 — алейроновый слой; 5 — эндосперм; 6 — зародыш; 7 — зачаточный корешок; 8 — почечка; 9 — щиток; 10 — борода

ронового слоя. Клетки алейронового слоя состоят из оболочек, протоплазмы ядра и шаровидных, полупрозрачных зерен размером 1,5—6 мк.

Эндосперм не представляет собой однородной ткани. Крахмальные зерна клеток, которые прилегают к алейроновому слою, мелкие (8—20 мк в диаметре). В центральной части эндосперма кроме мелких сферических крахмальных зерен встречаются крупные, чечевицеобразные, округлой, реже эллиптической формы. М. И. Комар (1916), Т. Е. Козинец (1938) указывают, что клетки эндосперма, расположенные близко к алейроновому слою, отличаются также наибольшим содержанием белковых веществ.

Плодовая оболочка зерновки состоит из трех слоев. Под ними расположена семенная оболочка, которая образуется из стенок семязпочки. Она также состоит из трех слоев: наружного — прозрачного, водонепроницаемого, внутренних — пигментального и гиалинового (Александров, Александрова, 1939; Козьмина, 1955).

Толщина плодовой и семенной оболочки достигает, по данным М. И. Комара (1916), у мягкой пшеницы 55 мк, у твердой в этих же условиях — 60 мк. Толщина их варьирует в зависимости от условий влагообеспеченности растений на X—XI этапах органогенеза.

И. Д. Наумов (1954) установил закономерность уменьшения толщины оболочки зерновок с продвижением пшеницы с запада на восток; так, по его данным, толщина оболочки зерновок у сорта Гордеиформе 10 в Воронежской области была 31,9 мк, а в Красноярском крае — 27,1 мк.

Оболочки по весу составляют от 5,7 до 7,5% от веса зерновки. Плодовая и особенно семенная оболочка выполняют важные защитные функции. Они предохраняют зародыш от излишнего высыхания, проникновения микроорганизмов и повреждений насекомыми. Одновременно оболочки предохраняют запасы питательных веществ от вымывания при набухании семян.

Химический состав зародыша, эндосперма и оболочек детально исследован. Зародыш пшеницы содержит, по данным М. И. Княгиничева (1951), 41,3% азотистых веществ и около 12—15% жира. В зародыше около 5—6% зольных веществ. В алейроновом слое — клетчатки 48,8%, азотистых веществ — 25,0%, жира — 9,1% и зольных веществ — 5,3%. В эндосперме — азотистых веществ около 10%, жира — 0,9% зольных веществ — 0,5%, крахмала около 75% и следы клетчатки — 0,2—0,3%. Оболочки, наоборот, содержат свыше 76% клетчатки, 9,5% азотистых веществ и около 2,8—3,0% зольных веществ. В зерновках пшеницы содержится около 10% гигроскопической воды. Кроме крахмала, в зерновках пшеницы имеется сахароза (до 1—1,5%, преимущественно в зароды-

ше) и декстрины. Жиры в зародыше пшеницы представлены сложными эфирами; азотистые вещества — главным образом белками.

Содержание белка зависит от вида, сорта и условий выращивания; по данным М. Н. Княгиничева (1951) и более поздним исследованиям Н. П. Козьминой (1961), у сортов мягкой пшеницы, как и у твердой пшеницы, оно колеблется от 9,6 до 25%. Наряду с сортовыми особенностями на содержание белка оказывают большое влияние внесение азотных удобрений, а также климат и погодные условия, способствующие образованию белка. Белковые вещества пшеницы состоят из проламинов, глобулинов, глютелинов и альбуминов. Из небелковых азотистых веществ в зерновках пшеницы в небольших количествах содержится аспарагин, аргинин, глутатион, нуклеиновые кислоты. Белки зерновки пшеницы относятся к трем функциональным группам: запасным (проламины, глютелины); структурным (альбумины, глобулины), образующим с нуклеиновыми кислотами и липидами структуру цитоплазмы и ядра — микросом, митохондрий, мембран; каталитическим, обладающим ферментативной активностью (Павлов, 1967).

В зерновках пшеницы имеется сложный набор ферментов — амилазы (альфа- и бета-амилаза), мальтаза, сахараза, липаза, протенназа, оксидаза, пероксидаза, каталаза. В них обнаружены также витамины А, В, В₂, В₆, РР, К, С, D, Е (последние два лишь в зародышах зерновок). В 100 г зародышей содержится около 0,6 г каротина. Витамин РР концентрируется в алейроновом слое и оболочках зерновок.

Зерновки в воздушно-сухом состоянии содержат не более 10—12% гигроскопической воды. При соблюдении ряда условий — пониженные температуры при хранении, достаточная аэрация, сухость семян и воздуха — всхожесть семян может сохраняться до 10 лет. В большинстве случаев у зерновок пшеницы снижалась всхожесть уже после 4—5 лет хранения. При длительном хранении не только снижается всхожесть семян, но и жизнеспособность растений. По данным А. И. Носатовского (1950), при посеве по мере старения семян увеличивается количество ненормальных, нетипичных растений, появляется карликовость всходов, уродливые формы колосков. По данным М. В. Навашина (1933), старение семян приводит к появлению мутаций в потомстве.

ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН

Еще в 1889 г. С. Богданов показал, что семена пшеницы могут начинать прорастать лишь при содержании воды в почве не ниже удвоенной ее гигроскопичности. Эти данные

подтвердили опыты Бригса и Шанца (1913), а затем и других исследователей.

Оптимальные условия для прорастания зерновок пшеницы наступают тогда, когда они поглощают около 45—47% воды (в процентах к воздушно-сухому весу). Набухание зерновок пшеницы сначала идет за счет поглощения воды, а к концу набухания действуют осмотические силы, возникающие в результате гидролиза полисахаридов и других веществ. А. А. Предтеченская (1931) и Б. И. Тарасенко (1958) отмечают возможность прорастания зерновок пшеницы при относительной влажности воздуха 95—100%.

По-видимому, и в полевых условиях, как указывает А. Ф. Чудновский (1955), внутрисочвенная конденсация влаги, особенно в осенний период, когда резко колеблются суточные температуры, может оказывать влияние на прорастание семян.

По данным некоторых исследователей, ксерофитные сорта нуждаются в меньших количествах воды при прорастании, чем мезофитные. Н. С. Петин (1959) отмечает, что прорастание семян ксерофитных сортов может происходить при более высоких предельных концентрациях минеральных солей по сравнению с мезофитными. По данным Б. В. Квасникова (1945), такие засухоустойчивые сорта, как Эритроспермум 841, Эритроспермум 341, Грекум 289 (относящиеся ко второму и шестому морфофизиологическим типам), обладают повышенной энергией прорастания и силой роста проростков в солевых растворах. И, наоборот, такие влаголюбивые сорта, как Новинка, Диамант, Китченер, Маркиз (относящиеся к третьему морфофизиологическому типу), обладают низкими осмотическими показателями.

Скорость прорастания, появление корешка, а затем и дальнейшего роста зародыша находится, при достаточном насыщении водой, в зависимости от второго фактора — температуры.

Уже при температуре таяния льда зерновки пшеницы могут поглощать воду. Так, по данным А. И. Носатовского (1965), зерновки пшеницы в песке при влажности 90% и температуре таяния льда за 15 час поглощали до 11% влаги от веса сухих зерновок. С повышением температуры при влажности песка 90% скорость поглощения воды резко возрастает. Так, при температуре 24° через сутки зерновки содержали 50% влаги (рис. 7).

Однако высокая температура положительно влияет на набухание зерновок пшеницы только при достаточной влагообеспеченности. При дефиците влаги и высокой температуре скорость набухания замедляется и зерновки могут даже терять влагу. Нередки случаи, когда набухшие и уже начавшие прорастать в полевых условиях семена пшеницы теряли влагу

из-за высокой температуры и низкой относительной влажности воздуха и даже погибали. В полусасушливых районах юга Украины такого рода явления наблюдали В. Р. Ротмистров (1902), Б. М. Яновчик (1906). Изреженность и значительная пестрота в сроках появления всходов наблюдались при аномально высокой температуре и дефиците влаги весной 1967 г. в районах Кулундинской степи.

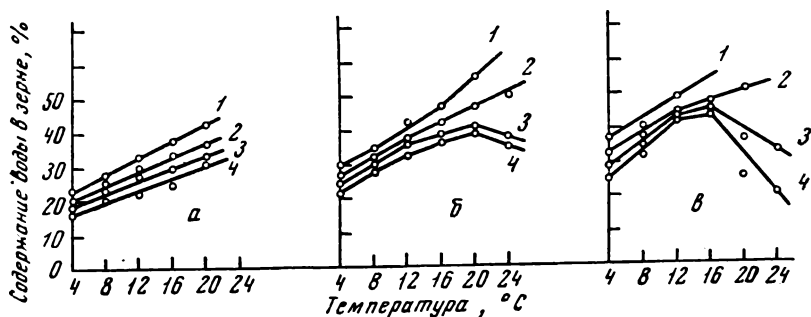


Рис. 7. Поглощение воды зерновками пшеницы при разной температуре и влажности ложа (по Носатовскому, 1950)
 а — через одни сутки; б — через двое суток; в — через трое суток; 1 — 90%; 2 — 60%; 3 — 40%; 4 — 30%

Отмечена также разная степень поглощения воды и набухания различных частей зерновки (Куперман, 1948). Наиболее сильно поглощают воду части алейронового слоя и эндосперма, расположенные в призародышевой спинной части зерновки; значительно меньше поглощает воду прихололковая часть зерновки пшеницы. Поглощение воды различными частями эндосперма зерновок озимой пшеницы Ферругинеум 1239 (в % от сухого веса) показано ниже.

Вариант	Время набухания	
	6 час	12 час
Целая зерновка	33,0	38,0
Часть эндосперма		
левая и правая	37,0	43,3
хололковая	37,7	40,6
призародышевая		
брюшная	45,9	48,8
спинная	51,9	52,8

Экспериментальные данные о значительном набухании спинной части зерновки, особенно в ее призародышевой области, свидетельствуют о том, что здесь локализируются активные ростовые вещества, которые, как известно, способны вызвать усиленный приток воды к отдельным органам, тканям и клеткам.

Процесс прорастания семян зависит в основном от температурных условий. Следует различать оптимальную температуру для прорастания семян пшеницы и максимальные и минимальные границы температур, ограничивающие прорастание. Оптимальные температуры для пшеницы колеблются в зависимости от сорта и влажности семян от 18 до 25°; минимальные температуры — от 1 до 2°. По наблюдениям в Алтайском крае (Куперман, 1950), семена озимой пшеницы Алабасской и Лютесценс 329 образовывали корешки до 15—16 см длиной в мерзлой почве при температуре от 0 до —2°; максимальная температура для прорастания 40—45°.

На скорость прорастания оказывает влияние доступ кислорода. Затрудненный доступ кислорода при увеличении глубины заделки семян или избыточном содержании воды в почве ведет к снижению всхожести. С началом роста зародыша потребление кислорода резко усиливается.

Углекислый газ снижает энергию прорастания семян. Для влажных семян перемешивание при сушке необходимо не только для ускорения и равномерной отдачи влаги, но и для удаления CO₂, понижающего их всхожесть.

На скорость набухания и прорастания зерновок оказывает некоторое влияние величина зерновок, размеры зародыша и консистенция эндосперма. Мелкие семена при относительно большей поверхности быстрее поглощают воду по сравнению с крупными. Поэтому важно иметь выровненный по величине посевной материал. Стекловидные семена медленнее набухают и прорастают, чем мучнистые. Крупные семена, с большими зародышами, прорастают быстрее. На всхожесть зерновок пшеницы существенное влияние оказывает целостность плодовых и семенных оболочек (Куперман, 1948; Княгини-

Таблица 3

Влияние травмирования семян на всхожесть, рост и темпы прохождения этапов органогенеза яровых и озимых пшениц

Сорт	Всхожесть семян, %				Отставание в росте, см			Задержка в развитии, дни		
	неповрежденных		травмированных		Этапы органогенеза					
	лабораторная	полевая	лабораторная	полевая	IV	VIII	XII	IV	VIII	XII
Гордеiforme 10	96	90	84	72	2	9	9	3	7	8
Мильтурум С 553	98	90	86	68	4	11	13	5	7	8
Московка	90	84	60	48	3	8	11	4	6	9
Барнаульская 29	94	80	64	44	3	11	16	5	6	8
Одесская 16	100	92	69	48	2	6	9	3	4	6
Безостая 1	100	96	82	68	2	3	5	1	3	4

нев, 1951). Травмирование в результате механических повреждений зерновок пшеницы резко снижает их жизнеспособность (табл. 3, 4).

В опытах с разными сортами наносили механические повреждения зерновкам пшеницы, удаляя часть оболочек и эндосперма (табл. 5). Выяснилось, что любое повреждение зерновки оказывает отрицательное влияние на всхожесть и дальнейший рост растений.

Таблица 4

Влияние механических повреждений разных органов семян на всхожесть и развитие растений яровой пшеницы Горденформе 10

Вариант	Всхожесть, %		Отставание в развитии, дни			
	лабораторная	полевая при посеве на глубину 5—6 см	Этапы органогенеза			
			IV	VI	VIII	XII
Семена целые	94	98	—	—	—	—
с поврежденным зародышем	56	21	3	4	6	9
со слабо поврежденным эндоспермом (трещинами)	89	80	1	1	1	1
с сильно поврежденным эндоспермом	92	26	2	2	2	2
деформированные	82	18	6	8	8	9

Таблица 5

Влияние удаления разных частей эндосперма семян озимой пшеницы Ферругинеум 1239 на всхожесть и рост растений (учет проведен на 30-й день)

Вариант	Абсолютный вес семян, г	Вес удаленных частей эндосперма, %	Число всходов на 3-й день, %	Всхожесть на 7-й день, %	Средняя высота растений, см	Наименьшая высота растений, см	Ширина листа, мм
Контроль, целые семена	34,5	—	40	100	27,0	15,5	0,30
Удален эндосперм с хохолка	34,6	4,3	45	100	20,1	13,0	0,25
Удален эндосперм с брюшка	34,7	5,6	25	85	15,2	9,4	0,20
Удален эндосперм со спинки	34,6	4,3	65	90	13,1	3,1	0,15
Удалена $\frac{1}{10}$ часть эндосперма со стороны хохолка	34,8	10,7	45	85	17,4	12,7	0,15
Удалена половина эндосперма со стороны хохолка	34,5	48,5	50	85	10,7	7,9	0,15
Зародыш изолирован от эндосперма	34,6	98,0	10	30	4,8	0,3	0,13

М. И. Княгиничев (1951), анализируя эти данные, а также результаты своих экспериментов, указывает, что нарушение эндосперма в призародышевой части зерновки затрагивает особенно чувствительную систему дыхательных ферментов. Удаление из зерновки этих ферментов резко нарушает обмен веществ семени. Если у зерновки удалена часть спинки, то

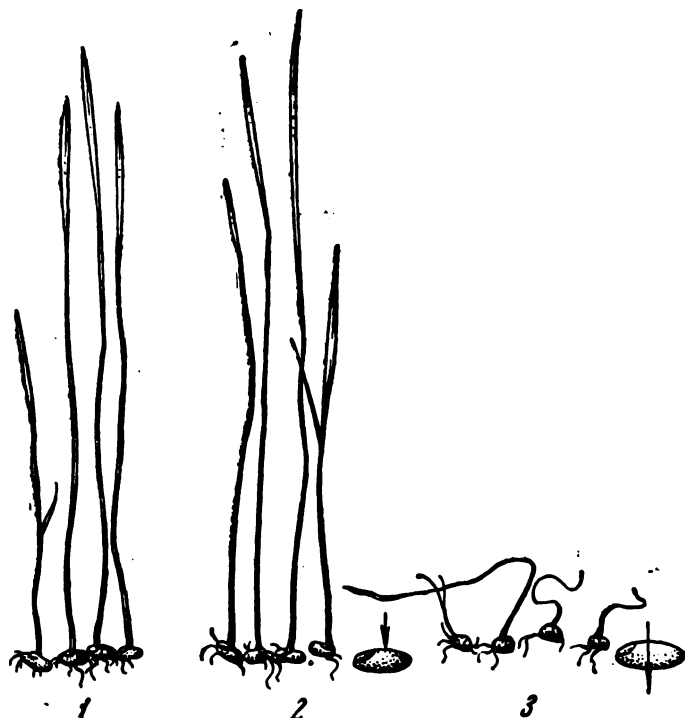


Рис. 8. Рост «спинодефектных» зерновок при разной глубине заделки в почву

1 — целые зерновки; 2 — зерновки, поврежденные в спинной призародышевой части, заделанные на глубину 1 см; 3 — то же, на глубину 6 см

при прорастании наблюдаются аномалии: резко отстает в росте coleoptиле, проростки в большинстве случаев теряют геотропическую и фототропическую ориентацию.

В почве при глубокой заделке таких «спинодефектных» зерновок наблюдаются характерные круговые ростовые движения (по типу «штопора») coleoptиле и первых двух зародышевых листьев. Лишь при мелкой заделке поврежденных зерновок в почву и выходе второго листа на поверхность почвы они нормально начинают свой рост (рис. 8).

Удаление в зерновках призародышевой части спинки вызвало у проростков не только потерю геотропической ориен-

тации, но и глубокие физиологические изменения: резко падала интенсивность фотосинтеза, слабее развивалась корневая система, значительно отставали процессы дифференциации зачаточного конуса нарастания (Куперман, 1948, 1964).

Энергия прорастания и всхожесть семян пшеницы сильно понижаются из-за повреждений различными сельскохозяйственными вредителями (жук-кузька, трипсы, черепашка). Значительное распространение черепашки снижает семенные качества зерна пшеницы. Понижение всхожести и энергии прорастания зависит от степени и места повреждения зерновки. Чем ближе к зародышу повреждена зерновка, тем сильнее понижается всхожесть (при уколе черепашки вблизи хохолка — до 20—25%, при уколе зародыша — на 50—60%). Еще сильнее повреждения зерновки черепашкой сказываются на изменении биохимизма эндосперма, его алейронового слоя. М. И. Княгиничев (1951) и И. Д. Шапиро (1968) высказывают предположение, что протеолитические ферменты и другие вещества, вносимые в созревающие зерновки при уколе (наряду с механическими повреждениями и проникновением в зерновку микроорганизмов), нарушают нормальный обмен веществ и тем самым резко снижают энергию прорастания семян.

Нормальное поглощение воды обеспечивает деятельность многочисленных ферментов в набухающих и прорастающих зерновках. Под влиянием амилазы, состоящей из альфа- и бета-амилазы, крахмал в эндосперме зерновки переводится в декстрины и мальтозу.

А. И. Опарин и С. Д. Каден (1944) установили, что в покоящихся зерновках пшеницы основная масса бета-амилазы сосредоточена в эндосперме. В зародыше находится лишь незначительное количество этого фермента. При благоприятных условиях для прорастания семян из зародыша в эндосперм поступают биос и другие ростовые вещества, активизирующие работу протеолитических ферментов. Благодаря этому адсорбированная белками в эндосперме бета-амилаза переходит в зародыш.

Для характеристики свойств ферментов прибегают к определению Q_{10} — температурного коэффициента, выражаемого в миллиграммах мальтозы, и энергии активации, выражаемой в калориях. Исследования М. И. Княгиничева свидетельствуют о значительных видовых различиях в содержании и активности бета-амилазы у пшениц (табл. 6).

Как и следовало ожидать, температурный коэффициент и энергия активации значительно изменяются с повышением температуры (табл. 7).

М. И. Княгиничев отмечает, что видовые различия, по-видимому, связаны с изменением в процессе эволюции пшениц, коллоидного белкового носителя бета-амилазы.

Таблица 6

Температурный коэффициент и энергия активации бета-амилазы
в зерне различных видов пшеницы при температурном интервале
от 20 до 30° (по Киягиничеву, 1951)

Вид пшеницы	Число проанализированных образцов	Температурный коэффициент, Q_{10}		Энергия активации, кал	
		колебания	среднее	колебания	среднее
Твердая	8	1,03—1,18	1,10	500—3000	2000
Мягкая	10	1,21—1,45	1,36	3600—7000	5800
Карталинская . .	4	1,12—1,14	1,13	2100—2800	2450
Полба	6	1,01—1,03	1,08	300—2800	1800
Спельта	4	1,30—1,37	1,34	4500—5500	5500

Таблица 7

Температурный коэффициент и энергия активации бета-амилазы
в зерне мягкой и твердой пшениц при разных температурах
(по Киягиничеву, 1951)

Сорт	Показатель	Температура		
		5—15°	15—25°	25—40°
Гордеиформе 189 (твердая)	Активность фермента (в мг мальтозы) при действии вытяжки из 100 мг муки	88—179	179—221	221—256
	Температурный коэффициент . .	2,04	1,23	1,15
	Энергия активации (в кал) . . .	11 300	3600	2000
Сардинская (мягкая)	Активность фермента (в мг мальтозы) при действии вытяжки из 100 мг муки	83—169	169—280	280—435
	Температурный коэффициент . .	2,05	1,66	1,55
	Энергия активации (в кал) . . .	11 300	8600	5400

Мальтоза под влиянием мальтазы расщепляется при прорастании до глюкозы. Одновременно с накоплением глюкозы идет образование сахарозы, которая используется при инверсии ее растущим проростком. Известно, что зародыш, выделенный из зерна и помещенный в среду без углеводов, не способен к росту, но на сахарном растворе он может расти, а полученное из зародыша растение легко доводится до полной спелости.

Ныне уже установлена взаимосвязь между ростом зародыша и эндоспермом. При пересадке зародышей одного вида пшеницы на другие или на рожь можно вырастить растения, у которых обнаруживается ряд биохимических изменений (Куперман, 1939, 1952; Плотников, 1939; Головцев, 1947; Пи-

сарев, Шмук, Виноградова, 1947). Так, Шмуком и др. (1944) было найдено, что углевод трифруктозан ($C_{18}H_{30}O_{15}$), которого нет у пшеницы, образуется при пересадке зародыша пшеницы на эндосперм ржи.

Амилаза и инвертаза растворяют также и гемицеллюлозу, но ее роль при прорастании семян еще недостаточно исследована.

Первые обстоятельные работы по изучению протеолитических ферментов зерна принадлежат А. Н. Баху и А. И. Опарину (1926). Они показали, что в нормально созревшем зерне активность протеиназы чрезвычайно мала. В дальнейших работах (Бах, Опарин, 1937) было показано, что резкое повышение активности протеиназы наблюдается при прорастании зерна (табл. 8).

Таблица 8

Количество протеиназы (пересчитано на 100 мг общего азота) в прорастающих семенах пшеницы (по Баху, Опарину, 1937)

Дни от начала прорастания	В семенах урожая		Дни от начала прорастания	В семенах урожая	
	1919 г.	1920 г.		1919 г.	1920 г.
0	2,0	2,5	4	22,0	30,0
1	2,5	3,0	6	66,0	82,0
2	6,0	7,5	8	92,5	100,5
3	10,5	17,5	11	90,0	91,5

Ныне установлено, что протеиназа пшеницы относится к типу ферментов, активируемых цистином, восстановленным глутатионом и другими веществами и инактивируемых окислителями (пергидролем, броматом калия и йодом).

При расщеплении белковых веществ увеличивается количество амидного азота, но общее содержание его при прорастании остается на одном уровне, и лишь спустя 12—15 дней количество азота в проростках начинает увеличиваться за счет усвоения его из почвенного раствора.

Активность ферментов резко изменяется не только под влиянием температуры, но и при действии антисептиков. Так, при добавлении 1%-ного раствора формалина было получено 3,2 г растворимого азота, при действии 0,5%-ного раствора — 4,92 мг, при действии 0,125%-ного раствора формалина — 6,28 мг и без формалина — 9,96 мг (Леман, Айхеле, 1936). При оптимальных дозах протравливателей у механически травмированного зерна может несколько повыситься всхожесть (Чазов, 1959). В этих случаях на повышение всхожести семян положительно влияет покрытие их сразу же после обмолота защитными пленками из сульфитно-спиртовой барды с препаратом ТМТД (Чазов, 1962).

При прорастании в 2—5 раз увеличивается количество органических кислот, составляющих обычно 0,2—0,8% от сухого веса зерновок пшеницы. Причем содержание летучих кислот снижается, а яблочной и лимонной возрастает в 4—15 раз и более. Появляется также аконитовая кислота, которой нет в сухих семенах. При этом заметно увеличивается содержание РНК и ДНК. При отсутствии же достаточного количества растворимых углеводов и азота, при голодании проростков, снижается синтез ДНК и РНК; особенно уменьшается количество рибонуклеиновой кислоты (Асеева, 1954).

При прорастании изменяется и содержание витаминов. Количество аскорбиновой кислоты и рибофлавина с началом роста проростков увеличивается. Некоторые авторы считают, что начало прорастания семян связано с блокированием ферментного комплекса зерновки желтыми пигментами флавонового типа, сосредоточенными в периферической зоне и в особенности в приспинной части зерновки (Новотельнов, Ежов, 1957). При поглощении воды зерновка выделяет эти антиокислительные вещества и тем самым защищает проросток от действия микроорганизмов.

На процессы набухания и прорастания семян пшеницы влияют также высокие концентрации растворов солей. Так, повышенные концентрации K_2CO_3 , $Ca(NO_3)_2$, $NaCl$, KCl и $NaNO_3$ могут тормозить начало прорастания семян. При этом семена яровых пшениц второго морфофизиологического типа, приспособленные к росту в засушливых зонах, значительно меньше угнетаются при прорастании растворами повышенной концентрации (Квасников, 1945). В то же время намачивание семян в различных органических соединениях, как, например, в янтарной кислоте, аскорбиновой, лимонной, а также действие на семена биогенных стимуляторов, может несколько ускорить прорастание семян и рост проростков (Ермаков, Нилова, 1957). Стимулирование процессов прорастания семян происходит, как указывают П. А. Генкель (1935), С. И. Савельев (1954), П. А. Черномаз (1956), при предпосевном намачивании их до начала наклевывания с последующим высушиванием на свету. Этот прием ведет, по данным авторов, к усилению ферментативной деятельности. Действие этого приема, по данным П. А. Черномаза (1956), усиливается применением при намачивании слабого раствора (0,01—0,02%) марганцовокислого калия.

Исследованию жизнеспособности семян посвящено очень много работ. Над этими вопросами усиленно работают контрольно-семенные лаборатории и селекционные станции. Обстоятельные материалы по жизнеспособности семян приведены в работах В. Н. Доброхотова (1940), П. А. Черномаза (1956), И. Г. Строна (1966).

При наличии необходимых условий (соответствующей

влажности ложа, температуры и доступа кислорода) семена пшеницы, завершившие XII этап органогенеза, способны нормально прорасти и вновь начинать жизненный цикл с I этапа органогенеза. Следует отметить, что эта способность к росту зародыша может проявиться при некоторых обстоятельствах и в середине XI этапа органогенеза.

РОСТ И РАЗВИТИЕ ПРОРОСТКА (I ЭТАП ОРГАНОГЕНЕЗА)

Процесс прорастания, под которым обычно понимают совокупность физических и биохимических изменений, происходящих в семенах в процессе их перехода из состояния покоя к активной жизнедеятельности, заканчивается образованием проростка (Серебряков, 1952; Куперман, 1953; Строна, 1966).

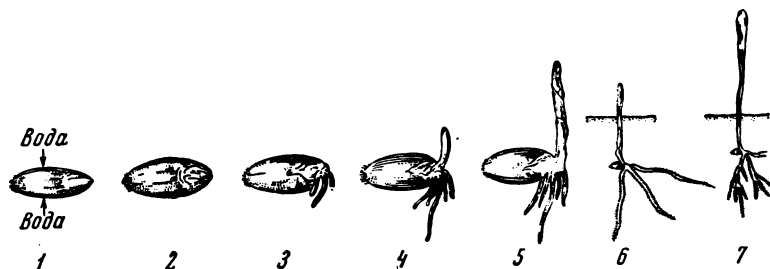


Рис. 9. Фазы прорастания семян и появления всходов (по Строна, 1966)

1 — поглощение воды до критической влажности; 2 — набухание; 3 — рост первичных корешков; 4 — развитие ростка; 5 — становление проростка; 6 — образование и выход всхода на поверхность почвы, рост зародышевых корешков; 7 — всход, начало разворачивания coleoptиле и первого зародышевого листа (7, 8 — уменьшено на $\frac{1}{3}$, естественной величины)

И. Г. Строна (1966) весь процесс прорастания семян и развития проростка, совпадающий с началом I этапа органогенеза, делит на пять фаз. На рис. 9 представлены морфологические изменения при прохождении процессов прорастания, формировании проростка и появлении всходов пшеницы на I этапе органогенеза.

Первые значительные изменения в зерновке после завершения процессов набухания наблюдаются в щитке, который является единственной семядолей семени пшеницы.

С первых дней набухания всасывающие, или эпителиальные, клетки щитка удлинняются и как бы внедряются в эндосперм. К этому же времени набухший эпибласт и кончик зародышевого корня выпячиваются под оболочкой зерновки, а затем в этом месте зародыш ее слегка пробивает. Такое состояние зерновки в начале прорастания принято называть наклеванием семян.

В дальнейшем зародыш прорывает оболочку и из-под нее выдвигается корешок. Корешок растет в длину и прорывает колеоризу. Через 1—2 дня несколько выше основания корешка появляется первая пара боковых корешков. В это время наружу выступает росток, который состоит из колеоптиле, первых двух зародышевых листочков и конуса нарастания. Между основанием ростка и корешком залегают ткани, дающие начало стеблю.

Число зародышевых корешков зависит от сорта и величины семян. О варьировании числа зародышевых корней у озимой пшеницы Одесская 3 в зависимости от крупности семян можно судить по следующим данным.

Вес одного зерна, мг	Число зародышевых корней
10	2,3
15	2,4
20	2,6
25	3,0
30	3,2
35	3,6
40	3,8
45	4,0
50	4,2
55	4,3

Наклевание и рост первых корешков может, как уже отмечалось, хотя и очень медленно, проходить при температуре $0 + 2^{\circ}$. Следует вспомнить, что еще К. А. Тимирязев отметил случай, когда пшеница прорастала между кусками льда, т. е. при 0° . Работами В. Н. Доброхотова (1940) также отмечено, что пшеницы могут прорасти при температуре таяния льда.

С повышением температуры до $20-24^{\circ}$ прорастание семян и появление ростка у пшеницы ускоряется (рис. 10). Так, если при достаточной влагообеспеченности прорастание пшеницы наступает через 3—5 суток, то при 24° — через 1—2 суток. Температура выше $24-26^{\circ}$ неблагоприятна для прорастания, так как создаются оптимальные условия для жизнедеятельности грибов и бактерий, повреждающих зародыш. В пределах $15-24^{\circ}$ сумма средних суточных температур за период прорастания равна примерно 60° .

К числу факторов, влияющих на энергию прорастания семян и начальный рост, относятся облучение ультрафиолетовыми и рентгеновыми лучами, гамма-облучение, действие инфракрасной радиации, высокочастотного поля (УКВ), а также ультразвуковых колебаний.

При правильно подобранных небольших дозах, близких к норме, которую семена получают в природе, все эти, как и другие физические факторы, могут оказывать стимулирующее

влияние на повышение энергии прорастания семян и рост проростка (Куперман, 1936; Бреславец, 1948; Чумаченко, 1964; Березина, 1964; Кузин, 1955; Колошина, 1964; Савин, 1964).

Большинство физических факторов при воздействии на сухие или прорастающие семена, по-видимому, дает одинаковый эффект. Г. А. Рик с соавторами (1962) указывают, что механизм этого действия примерно таков: энергия облучения возбуждает молекулы семян, происходит их ионизация. И даже если возбуждение молекул длится всего несколько микросекунд, они приобретают повышенную химическую активность и вызывают вторичные процессы: перераспределение энергии вдоль молекулярных цепей, перестройку ионов и радикалов, усиление химических реакций с образованием перекисей. Активные радикалы вступают в реакцию с белками и другими соединениями и, таким образом, могут влиять на физиологические процессы прорастания семян.

По-видимому, сходное действие могут оказывать различные участки спектра света. При этом определенную роль могут играть также пигменты, и в том числе фитохром, находящийся в семенных или плодовых оболочках зерновок.

Высокие дозы рентгеновых и гамма-лучей (15—40 кр), ультрафиолетовой и инфракрасной радиации могут оказывать тормозящее влияние на энергию прорастания и даже повреждать зародыш пшеничного семени.

Стимулирование, как и ингибирование прорастания, сильнее проявляется в росте корешков и ростка на самых первых этапах органогенеза, а затем часто ослабевает. Известно много фактов, когда оно проявляется в забеге в развитии вплоть до последних этапов органогенеза и сказывается в повышении продуктивности растений.

В период прорастания и всходов растения пшеницы находятся еще на I этапе органогенеза. Этот этап начинается

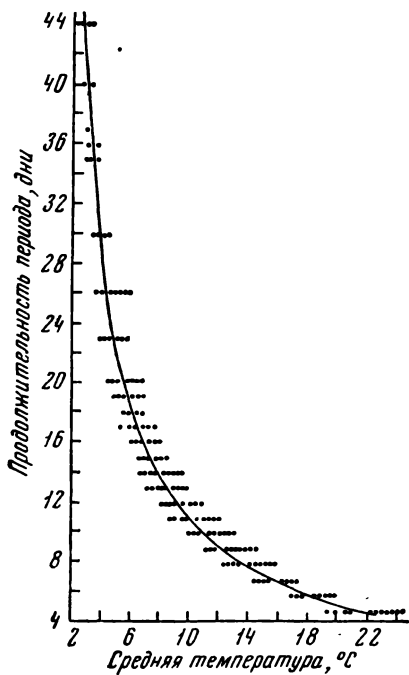


Рис. 10. Продолжительность периода посев — всходы в зависимости от температуры

с образования зиготы, предзародыша, или проэмбрио. Однако в сельскохозяйственной практике более удобно для исследования этапов органогенеза изучать его с момента прорастания зрелых семян, после отделения их от материнского организма, когда начинается новый жизненный цикл.

На I этапе органогенеза формирование побега начинается с образования участка первичной меристемы, так называемого, инициального поля. Из этих инициальных клеток последовательно формируется

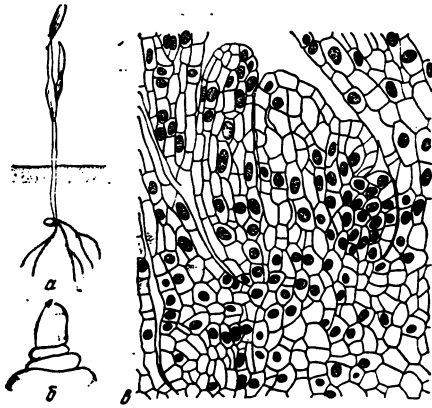


Рис. 11. I этап органогенеза
a — внешний вид растения; *б* — схематический рисунок конуса нарастания и зародышевых листьев (по Кулерман, 1953); *в* — конус нарастания в разрезе (по Опатрна, Seidlova, Benes, 1964)

конус нарастания с первичными зачатками органов побега. Конус нарастания с первичными зачатками зародышевых листьев образует зародышевую почку семени, которая у различных видов растений развита в разной степени. Тогда как у одних видов она представлена в форме небольшого участка ткани, у пшеницы — это конус нарастания с первыми листовыми зачатками, причем число их является постоянным, специфическим для каждого вида (рис. 11).

Конус нарастания на I этапе зародышевой, или верхушечной, почки состоит из клеток верхушечной меристемы (как известно, меристематическая ткань называется также образовательной, так как основная ее функция — образование различных органов побега).

Клетки верхушечной меристемы способны к быстрому делению; они остаются длительное время онтогенетически молодыми и внешне сходными, однако не тождественными на разных этапах органогенеза, так как формируют самые различные органы растения, выполняющие разные физиологические функции.

Клетки верхушечной меристемы у пшеницы — изодиаметрической формы, с густой протоплазмой и небольшими вакуолями, крупным ядром и ядрышками. Несмотря на внешнюю однородность клеток верхушечной меристемы, многие исследователи уже давно отмечают функциональное различие разных зон конуса нарастания, что находит отражение в цитологических и гистологических признаках.

Не останавливаясь на истории вопроса, а также на рас-

смотреии различных принципов изучения конуса нарастания (эти вопросы достаточно полно изложены в работах советских и зарубежных авторов), мы приводим только краткую характеристику основных зон конуса нарастания (Василевская, Кондратьева-Мельвиль, 1961; Яковлев, 1951; Ростовцева, 1963).

Исследуя гистогенез конуса нарастания многих видов высших покрытосеменных растений, В. К. Василевская с сотрудниками (1961) дает следующую схему распределения слоев меристемы в конусе нарастания: мантия, субапикальная инициальная меристема, периферийная меристема, инициальные клетки субкорпуса, центральная, или стержневая, меристема, зачаток листа.

При выделении различных зон конуса нарастания авторы исходили как из различий размеров клеток разных зон, степени их вакуолизации, частоты делений и направления плоскостей деления, так и из цитофизиологических характеристик, выражающихся, в частности, в разном отношении к красителям и, наконец, в особенностях их органообразовательной деятельности.

Первый слой конуса нарастания на I этапе органогенеза — так называемая туника. Как показывает само название, это поверхностный слой конуса нарастания, который состоит из одного или нескольких слоев клеток. Из туники обычно дифференцируется эпидермис. Клетки наружной меристемы характеризуются антиклинальным делением (перпендикулярным поверхности конуса нарастания). В слоях клеток, лежащих в осевой части конуса нарастания, наблюдается переход к делениям переклиналим, параллельным поверхности, и косым. Поэтому на вершине конуса нарастания клетки обычно неправильной формы: с боков клетки меньших размеров и интенсивнее окрашиваются, чем верхушечные.

Непосредственно под туникой на верхушке конуса нарастания находятся клетки субапикальной инициальной меристемы, более крупные, чем клетки туники, вакуолизованные, делящиеся в разных направлениях.

Инициальная меристема растет за счет интенсивного деления собственных клеток и за счет размножения клеток внутренних слоев мантии. Эту зону, дающую начало клеткам других зон, называют еще «инициальным кольцом» (Buvat, 1952).

Следующая, по В. К. Василевской и Е. А. Кондратьевой, зона — так называемая зона периферическая, или боковая (фланговая). Клетки этой зоны окружают конус нарастания и расположены ниже центральной верхушечной меристемы. Они делятся в разных направлениях и окрашиваются очень интенсивно. На границе между периферической и медулярной меристемой образуются клетки прокамбия. Коровая паренхима образуется у основания конуса из периферической мери-

стемы. Главная функция периферической меристемы — участие в образовании листовых примордиев. Зона центральной стержневой меристемы характеризуется более крупными клетками по сравнению с периферической субапикальной меристемой. Из стержневой меристемы формируется сердцевина.

К этой схеме зонального строения конуса нарастания на I этапе органогенеза приближается схема, предложенная многими авторами, в которой также определяют четыре основные меристематические зоны: инициальную, центральных материнских клеток, периферийную и сердцевинную меристематическую.

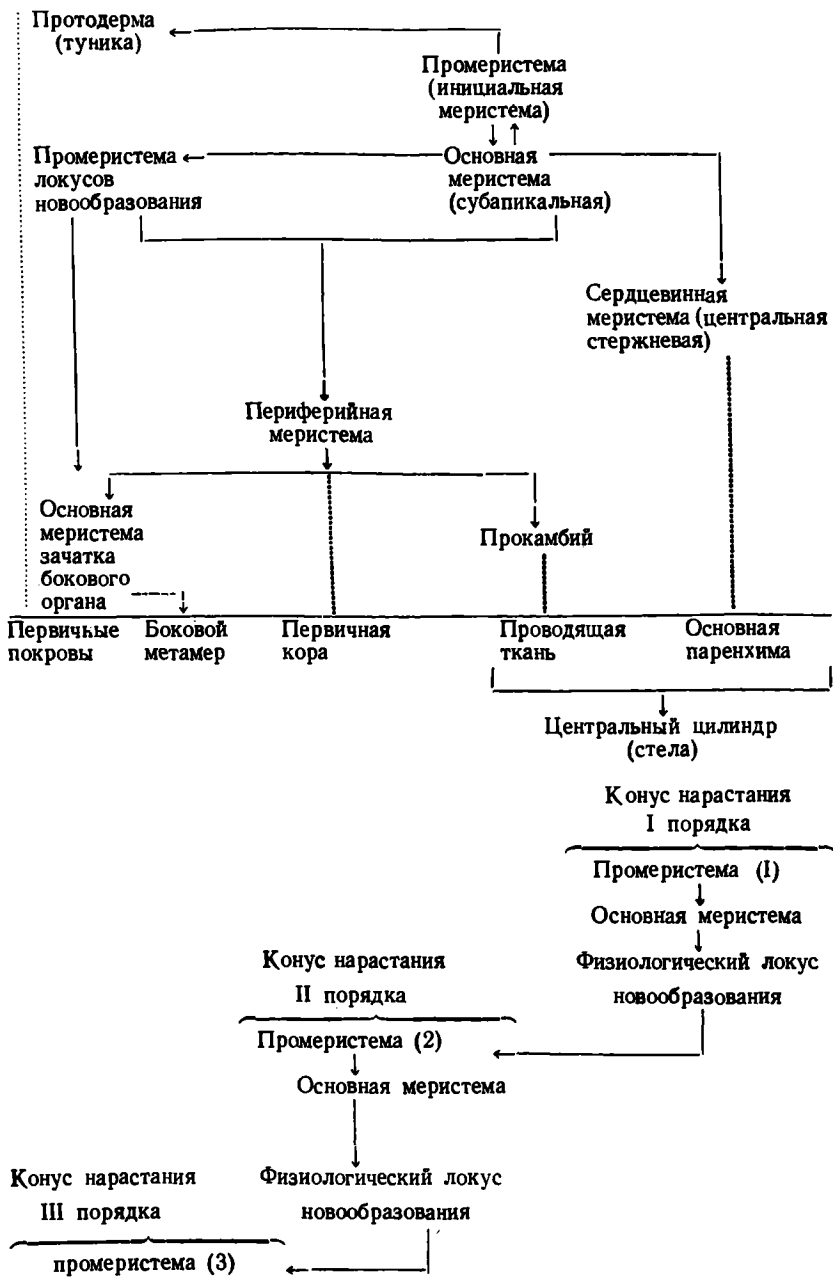
Как видно из приведенной характеристики клеток, относящихся к разным зонам конуса нарастания, внешне морфологические отличия выражаются в их форме, размерах, направлениях плоскостей деления, степени вакуолизации, соотношении размера ядра и протоплазмы клеток. Эти различия являются результатом разных темпов и ритма их деления. Так, в самом поверхностном слое конуса нарастания частота деления преобладает над интенсивностью роста, в связи с чем формируются клетки меньших размеров. В сердцевинной меристеме, наоборот, рост клеток в длину (растяжение) преобладает над темпами их деления, в двух остальных зонах темпы деления и роста таковы, что длительно сохраняются типичные размеры клеток для этих зон меристемы.

На I этапе органогенеза, так же как и на последующих, идет процесс дифференциации конуса нарастания на разные по строению ткани. Этот процесс гистогенеза хорошо представлен З. П. Ростовцевой на приведенной ниже схеме, в которой отражена морфофизиологическая сущность функциональности клеток каждой данной зоны.

После прорастания семени на I этапе органогенеза усиленно растут в длину зародышевые листья, число которых является видовым признаком.

Дифференциация конуса нарастания на этом этапе приводит к образованию в нижней части конуса специализированных тканей зачаточного стебля и периферических участков меристемы, из которых на II этапе органогенеза формируются листовые валики, а в их пазухах закладываются боковые конусы нарастания. Боковые побеги в пазухах листьев начинают развитие также с I этапа органогенеза.

Конус нарастания может оставаться длительное время на I этапе органогенеза лишь в семенах и спящих почках. В обычных условиях I этап органогенеза у многих видов растений длится сравнительно недолго — от одного дня до нескольких дней, и растения быстро переходят во II этап органогенеза. Так, например у пшеницы, уже при разворачивании второго и третьего листа растения, завершая I этап, переходят ко II этапу (рис. 12).



Задержка процессов, завершающих I этап органогенеза при воздействии на семена сильнодействующими ядами, низкими температурами, а также высокими дозами ионизирующей радиации зачастую приводит к явлениям полиплоидии.

Как известно из теорий «листовых следов» (Александров, Александрова, 1938; Василевская, 1954; Кондратьева, 1955),

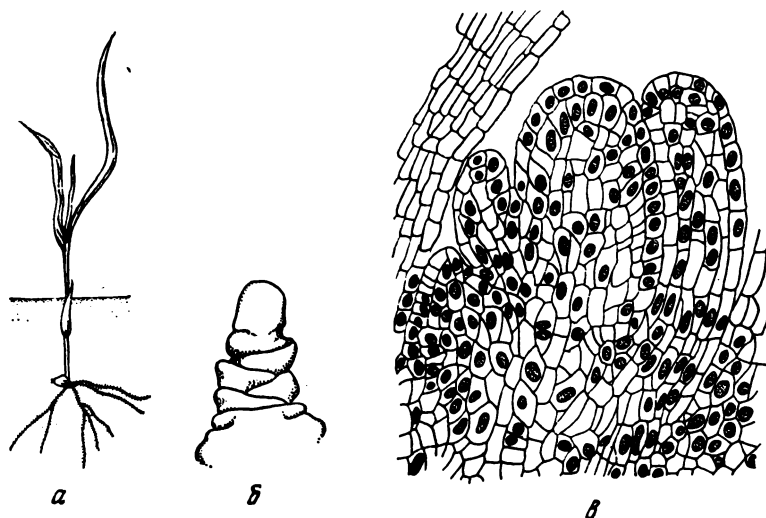


Рис. 12. II этап органогенеза (начало)

a — развёртывание второго листа всходов пшеницы; *б* — конус нарастания, внешний вид (по Куперман, 1953); *в* — конус нарастания в (разрезе на 5—6-й день после всходов (по Оратна, Seidlova, Benes, 1964)

каждая клетка в конусе нарастания будучи частью целостного организма, в то же время является в той или иной степени дискретной, давая начало тому или иному листу и побегу в пазухе его. Поэтому при задержке в развитии отдельных клеток на I этапе могут возникать полиплоидные клетки, дающие начало отдельным отклоняющимся в развитии побегам кущения. И наоборот, при слишком быстром развитии на I этапе могут возникать редуцированные в разной степени органы на последующих этапах органогенеза. Может резко проявляться также явление нанизма, когда формируются по всем признакам типичные, но крайние по карликовости организмы.

У пшеницы, как и у большинства видов покрытосеменных растений, I этап органогенеза проходит за счет питания запасами эндосперма, накопленными на материнском растении. Поэтому на темпах прохождения I этапа световые условия внешней среды сравнительно мало сказываются. Если темпе-

ратура и влажность почвы достаточны для прорастания семян и роста всходов, то I этап органогенеза может осуществляться при очень слабой интенсивности света, или даже в темноте.

Появление всходов отмечается тогда, когда проросток появляется на поверхности почвы. Поэтому скорость появления всходов в полевых условиях зависит кроме температуры и влажности также от глубины заделки семян.

Для сельскохозяйственной практики важен прогноз появления всходов и определение продолжительности периода посев — всходы.

Еще в прошлом столетии были получены данные о том, что для прохождения ростком слоя почвы в 1 см необходимо 10—12° суммы средних суточных температур (Калиновский, 1885; Рислер, 1888).

А. И. Носатовский (1965) предложил следующую формулу для определения суммы температур за период от посева до всходов:

$$Et = 50 + 10n + 20,$$

где n — глубина заделки семян в см, Et — сумма средних суточных температур, а 50 — сумма температур до начала прорастания семени. С увеличением глубины заделки семян Et увеличивается.

По среднесуточной температуре можно определять длину периода (в днях) от посева до всходов с помощью формулы:

$$X = \frac{50 + 10n + 20}{t^{\circ}},$$

где t° — средняя суточная температура во время прорастания и роста пшеницы в почве, а X — число дней от посева до всходов.

Эта формула верна при наличии в почве достаточного количества влаги. Исследования влажности почвы показывают, что для прорастания удовлетворительные условия имеют место лишь при наличии в пахотном слое не менее 30 мм продуктивной влаги, хотя замедленное прорастание может идти и при 5—10 мм продуктивной влаги.

При нормальных сроках сева почти для всех районов СССР продолжительность этого периода, по данным А. И. Носатовского (1965), почти одинакова и колеблется от 14 до 16 дней, суммы средних суточных температур — около 120°, а средние суточные температуры за этот период — от 7 до 9,5°.

В то же время даже в пределах одного и того же пункта условия для прорастания и появления всходов могут складываться по-разному. При поздней весне, быстром нарастании температур и наличии влаги всходы могут появляться на 7—8-й день и, наоборот, при длительных холодах, отсутствии

минимального количества влаги в почве появление всходов иногда задерживается на месяц и больше. Так, например, в 1938 г. при посеве в Новочеркасске 8 марта всходы яровой пшеницы появились через 38 дней. В 1967 г. в некоторых районах Алтайского края из-за быстрого просыхания поверхностных слоев почвы часть семян взошла лишь после выпадения осадков через 35—40 дней.

Оптимальные сроки посева озимых пшениц при температуре около 14—17° и наличии влаги в поверхностном слое почвы обеспечивают прорастание семян за 5—9 дней. Однако при посеве по зерновым предшественникам и сильном иссушении почвы с осени в условиях степных районов всходы могут в отдельные годы появиться лишь зимой в период оттепелей, либо даже ранней весной, что обычно резко снижает урожай озимых (Лукьяненко, 1957).

ОСОБЕННОСТИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В ПЕРИОД ФОРМИРОВАНИЯ ВСХОДОВ И КУЩЕНИЯ (II ЭТАП ОРГАНОГЕНЕЗА)

РОСТ И РАЗВИТИЕ ВСХОДОВ ПШЕНИЦЫ

Появление coleoptile и первого зеленого листа над поверхностью почвы определяют как фазу всходов.

В зависимости от глубины заделки семян и интенсивности освещения в период появления всходов длина coleoptile (бесцветного влагалищного листа) значительно изменяется. При мелкой заделке семян и в условиях высокой интенсивности света coleoptile обычно бывает не длиннее 2—3 см; при глубокой заделке семян или сильном затенении coleoptile может достигать 10—15 см и более (Перетурин, 1913; Беляев, 1912; Куперман, Бригинец, 1937; Носатовский, 1965). Coleoptile у некоторых сортов и видов пшеницы содержит большое количество антоцианов. Интенсивность проявления окраски у coleoptile зависит от света, температуры и pH почвенного раствора. Когда первый зеленый лист прекращает рост, достигнув нормальных размеров, coleoptile отмирает.

Если при прорастании семени у coleoptile отрезать верхушку, то, так же как при повреждении призародышевой части спинки зерновки, как уже было показано раньше, нарушаются фототропические и геотропические реакции растений, и у проростков, не выходящих на поверхность почвы, обнаруживаются гипертрофированные круговые нутационные движения; при нарушении целостности верхушки coleoptile возникают аномалии в геотропизме и фототропизме проростков. При этом сильно угнетаются ростовые процессы.

Исходя из представлений П. А. Генкеля (1960) о том, что одной из причин тропизмов у растений является неравномерное распределение ауксинов в протоплазме можно предположить, что нарушение целостности колеоптиле ведет к изменению в восприятии геотропического раздражения и к некоторому перераспределению ауксинов. Опыт и наблюдения над распределением радиоактивности меченого углерода (C^{14}) ИУК не подтвердили перераспределения ауксинов в случае декаптитирования колеоптилей у овса. Аналогичных опытов с колеоптилями пшеницы не было проведено.

Вент (Went, 1928), изучая фототропизм, обнаружил неравномерное распределение ауксина при одностороннем освещении всходов. Однако последующие работы показали, что и фототропический эффект у колеоптиле не может быть сведен к одному лишь распределению ауксинов. Наряду с ауксинами в реакциях восприятия света, по-видимому, участвуют рибофлавины и флавонопротеиды. При этом каротиноиды (а вероятно, и антоцианы) играют роль фильтра.

Возможно, что удаление верхушки колеоптиле или даже нарушение целостности вызывает и другие сложные реакции, связанные с явлениями полярности у растений (Молотковский, 1961). Вопрос о роли колеоптиле в движениях растений, несмотря на то, что еще со времен Ч. Дарвина проблема движений растений подвергается систематическому исследованию, до сих пор остается неисчерпанным. Обзор современных представлений по этим вопросам дан в работе Н. С. Турковой (1967). Здесь же мы обращаем внимание растениеводов на опасность механических повреждений как зародыша в семенах пшеницы, так и всходов.

Листовая пластинка первого зеленого листа короткая, влагалище почти не разрастается. У мягких пшениц первый лист часто бывает густо покрыт волосками; у твердых пшениц опушение первого зеленого листа встречается очень редко (Якубцинер, 1931; Макаровский, 1937). Яровые сорта мягких пшениц опушены сильнее, озимые сорта — очень слабо. На нижней стороне у первого листа волоски расположены равномерно по всей поверхности листовой пластинки. На верхней — преимущественно вдоль проводящих пучков. Различаются также сорта с одноярусным и двухъярусным опушением.

Степень опушенности определяет различия в окраске листьев у разных сортов и видов пшеницы — листья большинства мягких пшениц темно-зеленые, серо-зеленые, твердых — изумрудно-зеленые.

Через 5—7 дней появляются второй и третий зародышевые листья. Длина первых трех листьев у большинства сортов мало варьирует. Длина первого листа — 6—10 см, второго — 11—15 см, третьего — 15—23 см. Быстрое разворачивание зародышевых листьев приводит к значительному увеличению

ассимилирующей поверхности растений к концу I этапа и при переходе ко II этапу органогенеза.

II этап характеризуется дифференциацией конуса нарастания на зачаточные узлы и междоузлия стебля, а также образованием зачаточных стеблевых листьев (рис. 13). В пазухах листовых зачатков (примордиев) формируются конусы

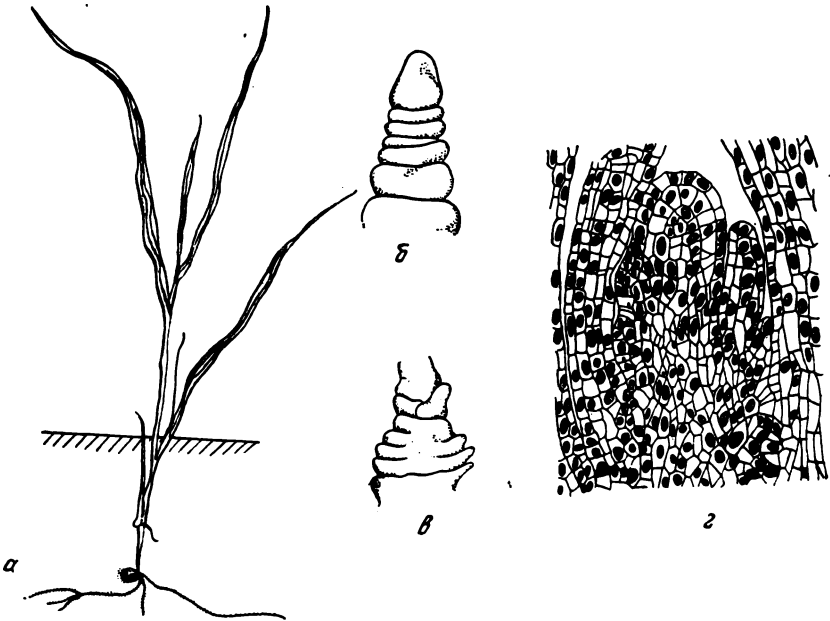


Рис. 13. II этап органогенеза

a — разворачивание третьего листа и начало кущения; *б* — формирование зачатков листьев конуса нарастания на 9—10-й день после всходов; *в* — образование осей второго порядка (по Куперман, 1953); *г* — конус нарастания в разрезе ($\times 590$) (по Opatrna, Seidlova, Benes, 1964)

нарастания осей второго порядка, из которых могут развиваться побеги второго порядка, и на них, в свою очередь, формируются листья, в пазухах которых образуются оси третьего порядка, и т. д. Таким образом, в период прохождения II этапа органогенеза осуществляется процесс кущения.

На II этапе органогенеза в значительной степени определяется не только число узлов и междоузлий, которые могут развиваться по мере роста побега, но также степень и характер ветвления главной оси и боковых побегов. Следовательно, на II этапе органогенеза формируется основа вегетативной сферы растения.

Рост меристематических тканей на II этапе органогенеза значительно ускоряется. Характерное свойство верхушечной

меристемы побега — ее способность к росту с постоянным образованием боковых выростов, то есть зачатков листьев и вторичных бугорков, пазушных почек, будущих побегов ветвления (у пшеницы — кущения). Вместе с тем жизнедеятельность верхушечной меристемы сопровождается определенной периодичностью образования листовых зачатков, которые появляются у каждого вида (при относительно постоянных условиях) через определенные отрезки времени.

После того как образовался зачаток листа, объем конуса нарастания вновь восстанавливается и только затем начинается образование нового листового зачатка. Отрезок времени между двумя появляющимися на конусе нарастания зачатками листьев называется пластохроном.

Пластохрон можно рассматривать как определенный биологический показатель особенностей органообразования разных видов и сортов пшеницы. Он может также служить критерием степени соответствия условий произрастания для развития пшеницы.

Образование зачатков настоящих стеблевых листьев на конусе нарастания у пшеницы, как и у большинства высших растений, протекает в акропетальном порядке.

Закладывающийся в начале дифференциации конуса нарастания листовая бугорка развивается сначала аналогично осевому, а затем уже из него образуется листовая валик (у пшеницы это зачаток влагалища листа). В листовом валике дифференцируется первичная меристема, дающая эпидермис, прокамбий и ассимиляционную ткань.

В оптимальных условиях для развития и роста продолжительность II этапа органогенеза и соответственно количество образующихся на этом этапе метамерных образований — узлов и междоузлий стебля, листьев и боковых побегов в пазухах нижнего листа главного стебля — величины сравнительно постоянные для данного вида, разновидности, сорта. Поэтому их относят к числу устойчивых признаков, характеризующих экотип или сорт, но всегда при этом указывают, для какого географического района или каких условий они являются типичными.

Если на II этапе органогенеза условия для онтогенетического развития неблагоприятны, но в то же время имеются благоприятные возможности для ростовых процессов, наблюдается усиление метамерного роста, который у однолетних растений выражается в образовании новых узлов зачаточного стебля и, следовательно, увеличении числа зачаточных листьев на конусе нарастания главного побега.

При оптимальных условиях для развития (то есть для быстрого прохождения II этапа органогенеза) и неблагоприятных условиях для роста число метамерных образований, характерных для этого этапа — число узлов и междоузлий по-

бега, листьев и почек в узлах кушения, — резко уменьшается. Число листовых зачатков определяется также характерной для каждого вида и сорта скоростью, или частотой, появления новых зачатков.

Почти одновременно с разворачиванием второго и третьего зеленых зародышевых листьев на II этапе органогенеза идут процессы дифференциации конуса нарастания, образующего новые метамеры — узлы, междоузлия и зачатки листовых влагалищ.

Этот процесс протекает почти беспрепятственно у яровых пшениц. У озимых, в связи с вынужденным покоем (из-за наступления осенних и весенних холодов) процессы дифференциации конуса нарастания на некоторый период приостанавливаются. Цитофизиологические исследования конусов нарастания у яровых пшениц при весеннем сроке посева и у озимых пшениц при осеннем и весеннем сроках посева в различных экспериментах (Buvat, 1952; Конарев, 1954; Гуляев, 1958; Генкель, Живухина, 1959; Ростовцева, 1963; Чельцова, 1966, 1967; Генкель, Баканова, 1965) вскрывают важные закономерности прохождения II этапа органогенеза, который у многих сортов первого морфофизиологического типа пшеницы начинается в фазе всходов.

Цитофизиологические изменения, проходящие в конусах нарастания пшеницы, сравнительно детально исследованы В. А. Гуляевым (1958). В работе о развитии верхушечных меристем автор отмечает, что в то время как онтогенез и морфофизиологическое строение верхушечных меристем конуса нарастания сравнительно детально исследованы морфологически (Sharman, 1947; Куперман, 1953, 1956), а также изучено анатомическое строение меристем побега и корня (Rosler, 1928; Avery, 1930; Яковлев, 1950; Shade, Guttenberg, 1951), цитофизиологические исследования их начаты лишь недавно. Общий очерк развития верхушечных меристем дан в работе Я. С. Модилевского и Р. А. Бейлис (1938). Детально исследована цитоэмбриология пшеницы на более поздних этапах органогенеза в работах А. Ф. Оксюк и М. И. Худяк (см. Модилевский и др., 1958).

Характер выхода ядер из покоя и начало митозов в проростке более подробно описаны Бюва (Buvat, 1952). По В. А. Гуляеву, меристематические зоны состоят из клеток с густой, лишенной вакуолей цитоплазмой, содержащих крупные ядра со многими ядрышками. Количество ядрышек в клетках корешка обычно меньше, но зато диаметр их значительно больше. Клетки меристемы характеризуются высокой базофилией. Они интенсивно красятся основными красителями (в том числе пиронином). Интенсивность окраски гематоксилином содержимого ядер (кроме ядрышек) почти равна степени окраски цитоплазмы. Реакции по Фельгену и по Унна

слабо обнаруживают низкое содержание в них ДНК. Ядра клеток корешка более дифференцированы и богаче хроматином. РНК (судя по степени пиронинофилии) в клетках конуса нарастания содержится в значительно меньшем количестве, нежели в листовых бугорках, зародышевых листьях и корне (кроме клеток, граничащих с чехликом).

Митозы, считая от появления профаз, начинаются в средней части корешка, ближе к его основанию. Затем деления начинаются в клетках, лежащих ближе к кончику, а клетки центральной зоны продолжают оставаться покоящимися. Деления клеток в почечке можно заметить только, когда митозы в корешке становятся обычным явлением. Вначале они появляются в первом и втором листьях, потом в зачатке третьего листа, прокамбиальных тяжах мезокотила и в основании coleoptile. Митозы в конусе нарастания появляются еще позже, когда корешок достигает длины около 15 мм, а длина всего проростка составляет 2—2,5 см. Причем, как это отмечено Бюва (Buvat, 1952), они распространяются в направлении от основания к верхушке, не затрагивая верхушечные (инициальные) клетки.

Таким образом, в верхушечных меристемах проростков длиной около 3 см (вторые сутки прорастания) наблюдается типичное для многих покрытосеменных распределение активно делящихся клеток (Buvat, 1952; Clowes, 1954, 1956). Клетки корня и стебля, считающиеся инициальными, не выполняют этой функции и не участвуют в увеличении количества клеток сколько-нибудь заметным образом. Границы недейтельных участков совпадают с границами «меристемы ожидания», по Бюва (Buvat, 1952) в конусе нарастания, или так называемого «покоящегося центра» в кончике корня.

Наблюдения В. А. Гуляева (1958) показывают, что в определенных моменты онтогенеза верхушечные клетки начинают делиться. Начало делений в инициальных клетках конуса нарастания яровой пшеницы примерно совпадает с началом позеленения проростка. Далее митозы обнаруживаются постоянно на II этапе органогенеза. У озимой пшеницы не удалось осенью наблюдать митозы до начала III этапа органогенеза.

Хотя прямых экспериментальных материалов, подтверждающих влияние ростовых веществ на клеточные деления, еще нет, существует много косвенных данных о возможности стимуляции ими таковых (Loomis, 1938; Зѣдинг, 1955).

Известно, что активные формы гормонов роста проникают в зародыш из эндосперма; в щитке они инактивируются (Guttenberg, Lehle-Joerges, 1947). Инактивированные ауксины транспортируются к верхушке coleoptile, точкам роста стебля и корня, где они снова активируются. Активные формы передвигаются затем базипетально (Холодный, 1939); зона

реакции располагается при этом на некотором расстоянии от верхушки органа.

Возможно, что для активации митозов необходима более высокая концентрация ростовых веществ, чем для стимуляции процесса растяжения клеток. Чтобы вызвать корнеобразование, например, необходима гораздо большая концентрация, чем для получения изгиба растущего органа.

В работах многих авторов показано, что в верхней части конуса нарастания пшеницы в период вегетативного развития может образоваться зона клеток «центральной» меристемы, называемая чаще «меристемой ожидания», митозы в которых полностью отсутствуют или же число их значительно снижено (Buvat, 1952). Как отмечает целый ряд авторов, в этих клетках уменьшается пиронинофилия при проведении реакции на содержание в цитоплазме РНК, увеличиваются вакуоли, изменяется хондриом. При переходе уже к III и затем к IV—V этапам органогенеза «меристема ожидания» исчезает.

Клетки «меристемы ожидания» характеризуются определенными изменениями в положении изоэлектрических точек (ИЭТ) цитоплазмы, ядра и ядрышка, что может служить удобным тестом при изучении образования «меристемы ожидания». Соотносительное положение ИЭТ трех основных клеточных компонентов — цитоплазмы, ядра и ядрышка — тоже может служить тестом при изучении меристематических клеток конусов нарастания.

На I этапе органогенеза в клетках конуса нарастания всходов ИЭТ цитоплазмы располагается обычно в области низких значений рН (2,4—2,8), ИЭТ ядрышка — в более высоких (3,6—3,8) и ИЭТ ядра — в еще более высоких (4,8—5,2). Позднее, во время роста всходов, на II этапе органогенеза, и центральной части конуса нарастания в первом ряду клеток, лежащих под слоем туники, начинается смещение ИЭТ цитоплазмы в зону более высоких значений рН; ИЭТ цитоплазмы (4,0—4,2) располагается в зоне более высоких значений рН ядрышка (3,6—3,8). Таким образом, в верхней части конуса нарастания образуется зона клеток, у которых ИЭТ цитоплазмы располагается в зоне более высоких значений рН ядрышка, а ИЭТ ядра находится в области низких значений рН. В этой зоне «меристемы ожидания» митозы отсутствуют. Они обнаруживаются лишь в некоторых, расположенных с краю зоны клетках.

При переходе к III этапу органогенеза, когда в связи с вытягиванием верхней части конуса нарастания в нем появляются митозы, отмечается снижение ИЭТ цитоплазмы (2,6—2,8) по сравнению с ИЭТ ядрышка (3,6—3,8) и перемещение ИЭТ ядра в область более высоких значений рН (4,8—5,0).

Л. П. Чельцова (1966), сравнивая смещение ИЭТ в конусах нарастания растений яровой пшеницы Московка и озимой

Московская 2453, отмечает, что в принципе закономерность соотносительного положения ИЭТ одна и та же как у яровой, так и у озимой пшеницы. Наблюдаемая же разница в степени смещения ИЭТ цитоплазмы между яровой и озимой пшеницами на II этапе органогенеза носит, по-видимому, лишь количественный характер. У озимой пшеницы ИЭТ цитоплазмы в верхней части конуса нарастания смещается в большей степени, и в результате она располагается выше ИЭТ ядрышка. Митозов здесь нет, т. е. можно говорить об образовании «меристемы ожидания». У яровой пшеницы наблюдаются митозы, ИЭТ цитоплазмы смещается меньше и сближается лишь с ИЭТ ядрышка.

Как известно из работ П. А. Генкеля и Е. З. Окниной (1954), П. А. Генкеля и Г. М. Живухиной (1959), П. А. Генкеля и Л. В. Бакановой (1965), одним из методов установления глубины покоя в клетках конусов нарастания является определение способности клеток к плазмолизу. В растущих клетках конуса нарастания под влиянием плазмолитиков обнаруживается ясно выраженный вогнутый плазмолиз.

Появление в клетке выпуклого плазмолиза под влиянием этого же раствора плазмолитика указывает на понижение интенсивности физиологических процессов и переход к состоянию покоя.

Определение соотносительного положения ИЭТ цитоплазмы, ядра и ядрышка в клетках верхней части конуса нарастания показало, что в то время, когда клетки этой зоны не принимают активного участия в его росте и дифференциации, они характеризуются значительным смещением ИЭТ цитоплазмы в зону сравнительно высоких значений рН, а ИЭТ ядра, наоборот, в зону низких. Эти клетки как бы находятся в периоде пониженной жизнедеятельности, т. е. в состоянии покоя.

Методом П. А. Генкеля изучался также плазмолиз в клетках конуса нарастания пшеницы при прохождении разных этапов органогенеза (Чельцова, 1967).

Вначале наблюдается вогнутый плазмолиз, который переходит в выпуклый. Затем заметно набухание цитоплазмы, начинает выделяться структура ядра и становятся видимыми ядрышки. Разницы во времени наступления плазмолиза у яровой пшеницы между клетками верхней части конуса нарастания и зоны образования листовых бугорков почти не наблюдалось. При переходе к III этапу органогенеза увеличивалась продолжительность вогнутого плазмолиза, который затем переходил в выпуклый. При наблюдении конусов нарастания в растворе сахарозы у яровой пшеницы Московской на II этапе органогенеза вогнутый плазмолиз начинался через 5—6 мин после погружения в плазмолитик, через 20—25 мин он переходил в выпуклый.

На III этапе вогнутый плазмолиз начинался через 1—5 мин, выпуклый — через 40—60 мин (табл. 9).

У растений озимой пшеницы Московская 2453 на I этапе органоге­неза, т. е. сразу после всходов, в клетках конусов нарастания наблюдался вогнутый плазмолиз. На II этапе органоге­неза обнаруживалось значительное отличие клеток верхней части конуса нарастания от клеток зоны образования листовых бугорков. В то время как в последних под влиянием роданистого калия наблюдается вогнутый плазмолиз, в клетках верхней части конуса нарастания обнаруживается выпуклый

Таблица 9

Время наступления плазмолиза под влиянием 1М раствора в клетках верхней части конуса нарастания (в сек)

Этап органоге­неза	Московка			Московская 2453		
	вогнутый плазмолиз	выпуклый плазмолиз	набухание протоплаз­мы	вогнутый плазмолиз	выпуклый плазмолиз	набухание протоплаз­мы
I	6—8	—	—	25	90—100	100—350
II	6—8	—	70—90	нет	80—100	100—300
III	14	40	116—250	12—60	—	80—150

плазмолиз. Он отмечался через 80—100 сек после погружения конуса нарастания в раствор роданистого калия. При переходе к III этапу органоге­неза разница между этими двумя зонами конуса нарастания почти исчезла.

Таким образом, по вогнутому плазмолизу у озимого сорта пшеницы на II этапе органоге­неза наблюдались четкие разли­чия между зоной листового бугорка и верхней частью конуса нарастания; у ярового сорта эти различия обнаруживались лишь по длительности процесса набухания протоплазмы, на­чинающегося раньше в зоне листовых бугорков. У озимого сорта на II этапе органоге­неза в верхней части конуса нара­стания отсутствует вогнутый плазмолиз, что может указывать на снижение в клетках интенсивных физиологических процес­сов. У ярового же сорта на II этапе органоге­неза отмечается вогнутый плазмолиз.

Как известно из работ П. А. Генкеля и Е. З. Окниной (1954), наличие вогнутого плазмолиза может указывать на большую вязкость плазмы или связь цитоплазмы с оболочкой клетки, а следовательно, и на повышенную ее проницаемость. Л. Тельчорова (1962) при изучении пшеницы, ржи и ячменя установила, что в конусах нарастания, когда в них идут про­цессы роста и дифференциации, интенсивность адсорбции ней­тральной красной повышается. В «покоящихся» конусах на­растания в осенне-зимний период адсорбция красителя низка, так как он не проникает в клетки. В экспериментах многих

авторов обнаружено, что у растений весеннего посева в клетках конусов нарастания (когда идет вытягивание верхней части) происходит адсорбция нейтрального красного. Окрашивание начинается с верхней части конуса нарастания и распространяется на нижележащие слои. При окрашивании, на II этапе органогенеза, у озимого сорта до завершения яровизации краситель обнаруживается в эмбриональных листьях. В верхнюю же часть он обычно не проникает, и лишь у некоторых растений слабо окрашивается туника.

Пониженная проницаемость клеток на II этапе органогенеза отмечается и при проведении реакции на наличие фосфорнокислого кальция по методу Косса на отпрепарированных конусах нарастания. При этой реакции, так же как и при окрашивании нейтральным красным, на II этапе органогенеза в верхней части конуса нарастания наблюдалась пониженная проницаемость клеток по сравнению с третьим этапом.

Таким образом, как у озимой, так и у яровой пшеницы на II этапе органогенеза в верхней части конуса нарастания образуется зона клеток с пониженной интенсивностью физиологических процессов, которая собственно и является «меристемой ожидания».

Площадь «меристемы ожидания», т. е. число клеток, занимаемых ею, а также период, в течение которого она обнаруживается, чрезвычайно варьирует. Используя даже только три показателя — степень смещения ИЭТ цитоплазмы, площадь, занимаемую «меристемой ожидания», и продолжительность периода, в течение которого она обнаруживается, можно охарактеризовать различия в ее образовании, зависящие как от сорта, так и от условий выращивания растений.

Наряду с морфологическими и цитофизиологическими признаками, характеризующими изменения в конусе нарастания пшениц в процессе яровизации (Бассарская, 1959, Гуляев, 1958; Лобов, 1939) или, что то же, на I—II этапах органогенеза (Куперман, 1953; Ростовцева, 1963; Teltsherova, 1962; Чельцова, 1966), заслуживает внимания возможность использования люминесцентного метода анализа состояния конуса нарастания (Хашес, 1963). Применяя этот метод, можно по яркости люминесценции задолго до морфологических изменений в структуре конуса нарастания определить различия в состоянии яровизационных процессов у разных сортов.

РОСТ И РАЗВИТИЕ ГЛАВНОГО СТЕБЛЯ И ПОБЕГОВ КУЩЕНИЯ НА II ЭТАПЕ ОРГАНОГЕНЕЗА

Вслед за разворачиванием третьего зародышевого листа, а часто одновременно с этим, растения пшеницы переходят к дифференциации основания конуса нарастания на зачаточные узлы, междоузлия стебля, при этом идет образование

примордиев, зачатков стеблевых листьев. Листовые зачатки, а точнее зачатки листовых влагалищ, возникают из так называемой периферической меристемы.

В нижней части зародыша при прорастании семени можно различить три зародышевых узла и между ними два основных междоузлия.

Первое подземное междоузлие пшеницы состоит из клеток, полностью дифференцированных еще при формировании заро-

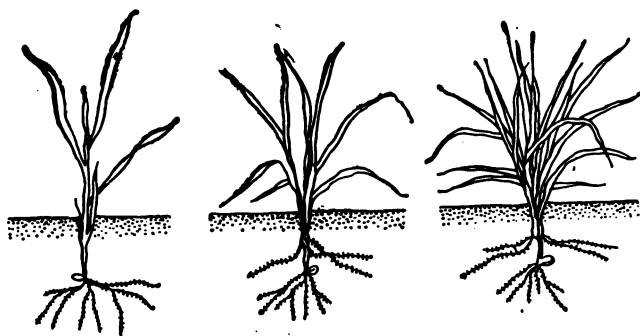


Рис. 14. Последовательный ход формирования узла кушения озимой пшеницы

дыша, и поэтому первое, так же как и второе междоузлия, при нормальном прорастании семени не обнаруживают интеркалярного роста. Третье междоузлие состоит из мелких меристематических клеток; они при прорастании семени в темноте или при недостаточной освещенности способны сильно удлиняться. Благодаря этому свойству верхушечная почка выносятся к поверхности почвы (Коеджиков, 1949; Куперман, 1950; Носатовский, 1965).

Рост подземной части стебля начинается с фазы всходов, когда первый лист появляется над поверхностью почвы. Ткани зародыша, которые расположены ниже основания первого листа, начинают удлиняться. Этот процесс ускоряется вместе с ростом второго и третьего зародышевого листа. В связи с тем, что первые два междоузлия не разрастаются, основание coleoptиле почти не перемещается. Третье быстро растущее междоузлие, достигнув поверхностного слоя почвы, через который уже свободно проникает часть сине-фиолетовых лучей спектра, приостанавливается в росте в длину. Третий зародышевый узел начинает резко увеличиваться в объеме, образуя подземный узел кушения (рис. 14, 15).

В зависимости от плотности поверхностного слоя почвы, температуры, освещенности, состояния зародыша и эндосперма семени глубина залегания этого узла обычно варьирует от

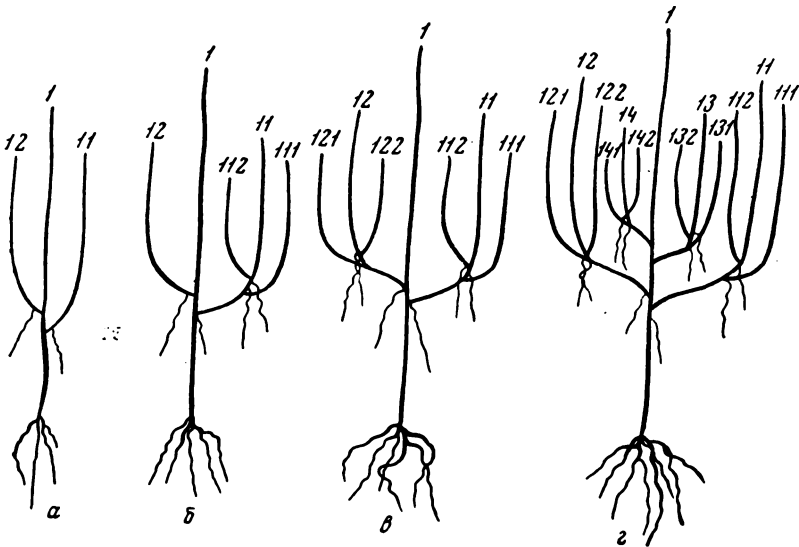


Рис. 15. Схема кушения пшеницы

а — первый побег образует побеги *11* и *12*; *б* — из первого бокового побега (*11*) развиваются побеги *111* и *112*; *в* — второй боковой побег (*12*) образует побеги *121* и *122*; *г* — из первого побега развиваются побеги *13* и *14*, которые, в свою очередь, образуют побеги *131* и *132*, *141* и *142*

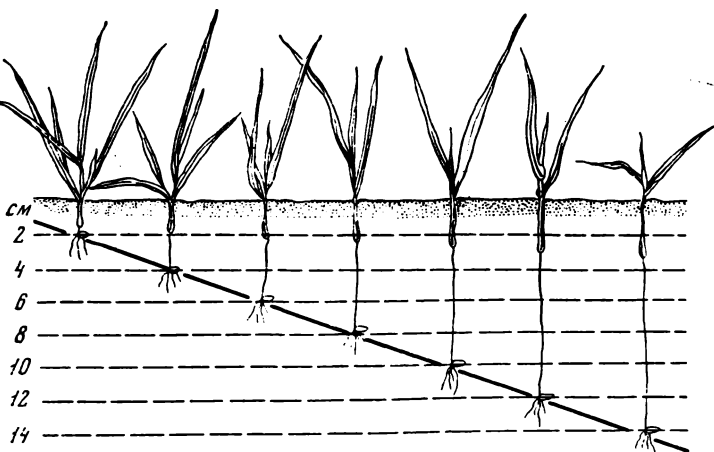


Рис. 16. Залегание узла кушения при разной глубине заделки семян

0,1 до 3 см (рис. 16). При очень сильном затенении или полной темноте, либо при очень глубокой заделке, в экспериментальных условиях, второе междоузлие разрастается до 10—15 см и узел кушения оказывается уже выше поверхности почвы (Коссович, 1894; Топорков, 1899; Ляубе, 1912; Перетурин, 1913; Стебут, 1916; Гладкий, Лыхварь, 1927; Бригинец, Куперман, 1937; Лобов, 1939; Куперман, 1949, 1950; Вареница, 1948). Это междоузлие морфологически отличается от надземного стебля, оно не образует хлорофилла, очень богато механическими тканями, придающими ему высокую упругость. В сельскохозяйственной практике этот узел кушения часто принимают за первый.

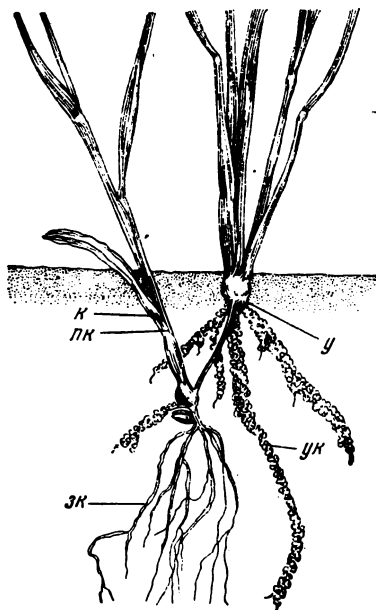


Рис. 17. Образование второго побега из колеоптильного узла
 зк — зародышевые корни; ук — узловые корни; у — узел; пак — побег из колеоптиле, к — колеоптиле

Почка, расположенная в пазухе первого эпибласта колеоптиле, обычно, не пробиваясь вверх, отмирает вместе с колеоптиле. При глубокой заделке у озимых пшениц она часто дает побег и образуются два подземных побега (рис. 17 и 18; тип *IIa*, *IIб*). В тех случаях, когда разрастается второе междоузлие, почки, находящиеся в пазухе второго и третьего листа, тоже разрастаются и формируется растение с несколькими подземными узлами кушения (рис. 18; тип *IIIa* и *IIIб*). Боковые побеги, расположенные ниже основного узла кушения, часто образуются при высокой

влажности почвы, когда из-за большой плотности ее всходы с трудом пробиваются на поверхность, а также при повреждении всходов скрытостебельными вредителями (Жуков, 1908; Рахманинов, 1927; Куперман, 1950). Узел колеоптильного побега часто называют нижним, в отличие от основного — верхнего. При благоприятных условиях для роста начинается процесс ветвления стебля, сосредоточенный у подземного узла (фаза кушения).

Почка, лежащая у основания листа, прикрепленного к этому узлу, растет, увеличивается в объеме и несколько отодвигает лист от главного побега. Три листа пазушной почки развертываются и образуют побег кушения второго порядка.

Почка, лежащая у основания листа, прикрепленного к этому узлу, растет, увеличивается в объеме и несколько отодвигает лист от главного побега. Три листа пазушной почки развертываются и образуют побег кушения второго порядка.

Первые два междоузлия побега кушения также не разрастаются. В пазухе первого листа развивается свой узел кушения, дающий начало новому побегу третьего порядка. Рост новых побегов — процесс кушения — продолжается до тех пор, пока имеются благоприятные условия увлажнения и температуры (рис. 19). Переход главного побега к IV—V этапам органогенеза приостанавливает рост новых почек и они остаются в состоянии спящих точек роста.

В условиях обычного сплошного посева растения формируют побеги кушения только из подземного узла. Все выше-

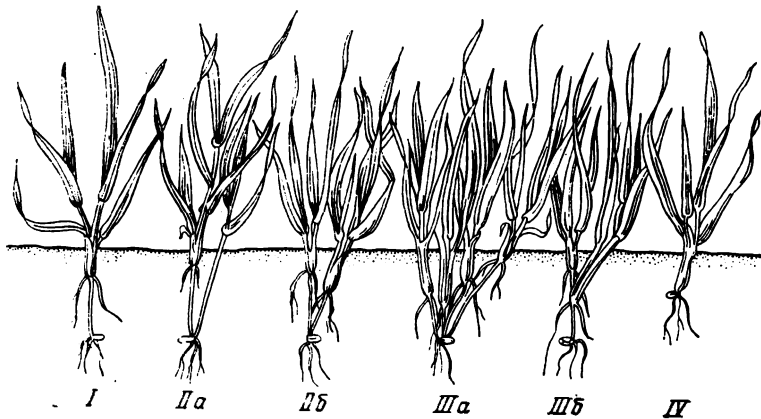


Рис. 18. Формирование различных типов многоузловых растений пшеницы при задержке в развитии на II этапе органогенеза

лежащие почки после разрастания нижнего междоузлия, вызванного переходом растения к III этапу органогенеза (фаза выхода в трубку), из-за сильного бокового затенения не разрастаются. Таким образом, у пшениц формируется неразветвленный стебель-соломина, состоящий из 5—7 надземных междоузлий. В экспериментальных условиях можно вызвать ветвление в любом узле стебля, так как в пазухе каждого стеблевого листа также закладывается пазушная почка, которая способна к образованию побега. Приемы получения боковых побегов из верхних узлов побега при условии локального затенения и хорошей влагообеспеченности подробно описаны (Погосян, 1937; Носатовский, 1965; Заблуда, 1940, 1941).

Фактически целая совокупность узлов кушения главного и боковых побегов обычно называется узлом кушения. Узлы кушения представляют очень сложный по физиологическим функциям орган. Они являются основными органами формирования новых побегов. При гибели всех листьев и стеблей

и части корневой системы сохранившиеся узлы кушения могут регенерировать новые побеги из покоящихся точек роста и новую корневую систему. Регенерационные свойства узлов кушения имеют особое значение при массовом повреждении надземных органов во время зимнего периода, а также при повреждениях насекомыми. Узлы кушения являются органами, дающими начало вторичной корневой системе, причем

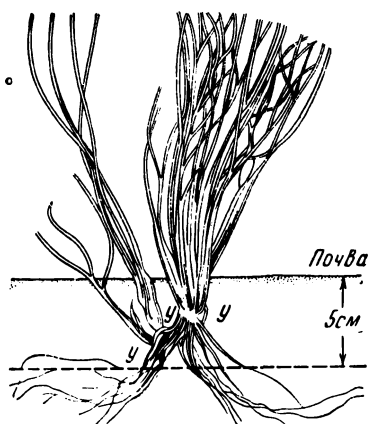


Рис. 19. Многоузловое растение пшеницы с высоким коэффициентом кушения
у — узел кушения

этот процесс продолжается длительное время. У озимых пшениц, представляющих собой своеобразные зимующие однолетники, узлы кушения служат местами запасных веществ, преимущественно углеводов, играющих большую роль в защите растений от губительного действия низких температур и других неблагоприятных условий перезимовки. Физиологические особенности формирования узлов кушения детально исследованы (Куперман, 1948, 1950; Коеджиков, 1949; Корольская, 1955; Подгорная, 1956; Овчинников, Шиханова, 1964).

Из числа факторов, определяющих глубину залегания узла кушения, ведущими являются свет и влажность почвы. Еще П. С. Коссович (1894) в опытах с пшеницей наблюдал, что при выращивании растений в условиях яркого освещения узлы кушения формируются глубже и, наоборот, при выращивании растений в условиях затенения происходит разрастание подземного междоузлия и почти независимо от глубины заделки узлы кушения выносятся вверх. Действие света на положение узлов кушения было отмечено многими исследователями (Топорков, 1899; Беляев, 1912; Перетулин, 1913; Бригинец, Куперман, 1937).

В. Ротмистров (1902), С. П. Топорков (1899) высказали предположение, что существует корреляционная связь между подземными и надземными органами. При действии света на всходы приостанавливается разрастание подземного междоузлия. Затенением при применении окучивания В. Ротмистров (1939) заставлял растения образовывать все новые и новые ярусы узлов кушения. Л. Н. Подгорная (1956), обнажая узлы кушения у озимой пшеницы, получала низкорослые растения с мелкоклеточной структурой тканей соломины.

В. П. Мосолов (1938) наблюдал, что затенение при загущении растений вызывает большее разрастание надземного междоузлия и уменьшение глубины залегания узла кушения. Так, при расстоянии между растениями 8 см узел залегал на глубине 1,8 см; при расстоянии 1 см — на глубине 1,3 см.

А. И. Носатовский (1950) приводит данные о глубине залегания узла кушения в зависимости от продолжительности фотопериода при сокращении длины дня от 14 до 6 час. Глубина залегания узла кушения при заделке семян на 4 см изменялась от 3,4 до 2,9 см, а при 6-часовой длине дня не превышала 1 см. Сравнивалось влияние глубины посева семян

Таблица 10

Влияние разной глубины посева семян на залегание узлов кушения (в см) в почве. Опыт в условиях естественного освещения (по Куперман, 1950)

Глубина посева, см	Глубина залегания узлов кушения			
	Гостинанум 237	Укганка 246	Ферругинеум 1239	Кооператорка 194
2	1,4	1,6	1,2	1,5
4	2,2	2,3	2,2	1,9
6	2,1	2,3	2,4	1,9
8	2,5	2,8	2,7	2,2
10	3,3	2,6	3,1	2,7

на расположении узлов кушения в опыте с естественным освещением всходов и полным затенением их (табл. 10, 11). В условиях естественного освещения узлы кушения при одинаковых условиях температуры и влажности закладывались (даже при заделке на 8—10 см) не глубже 2,2—3,1 см (табл. 10). При затенении всходов узлы кушения образовывались уже над почвой. Чем мельче была заделка семян, тем сильнее растягивалось междоузлие и тем выше выносились над поверхностью почвы узлы кушения (табл. 11). При этом проявились и сортовые различия. Это еще раз подтверждает, что фактором, задерживающим рост подземных междоузлий, является свет.

С целью изучения действия интенсивности освещения на рост подземного междоузлия был поставлен опыт, в котором семена и проростки облучались ярким светом с момента посева. Сухие семена озимой пшеницы были высеяны в стеклянные сосуды, наполненные почвой. Между стенками и почвой была помещена фильтровальная бумага. Семена были заложены возле стенок сосудов, между стеклом и фильтровальной бумагой. Сосуды освещались сбоку и сверху сильными электролампами. Таким образом, во время развития проростки подвергались непрерывному действию яркого света, проникав-

Таблица 11

Влияние затенения при разной глубине посева на расположение узлов кушения (в см) над почвой. Опыт в условиях темноты (по Куперман, 1950)

Глубина посева, см	Высота расположения узлов кушения			
	Гостианум 237	Украинка 246	Ферругинеум 1239	Кооператорка 194
2	9,6	6,0	10,4	11,2
4	6,5	5,3	11,7	6,3
6	4,9	4,7	7,8	5,8
8	3,0	1,5	4,8	5,8
10	1,1	1,6	3,6	4,0

шего через стенки сосудов с первого же момента прорастания. Фильтровальная бумага преграждала путь молодым росткам в почву, корни же проникали в почву через фильтровальную бумагу.

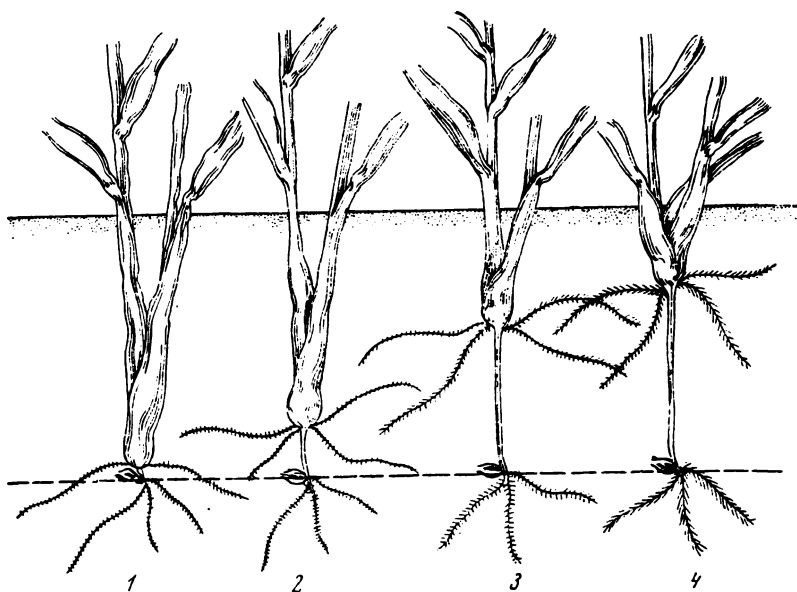


Рис. 20. Растения, узлы кушения которых подвергались прямому солнечному освещению и досвечиванию в ночные часы в стеклянных вегетационных сосудах

Семена располагались в почве: 1 — непосредственно у стенки сосуда; 2 — на расстоянии 0,5 см; 3 — на расстоянии 2 см; 4 — на расстоянии 5 см от стенки и бокового источника освещения

Как видно из рис. 20, при разной глубине заделки узлы кушения образовывались в непосредственной близости к зерну, и разрастания первого междоузлия в этих условиях не происходило.

Проведены были также опыты по изучению влияния различных температур на рост первого междоузлия в глубину залегания узла кушения. Опыты проводили следующим образом. Семена четырех сортов озимой пшеницы высевали в ящики на глубину 5—6 см, выращивание проводили в холодном и теплом отделениях теплицы. Соответственно задачам опыта регулировалась температура (табл. 12).

Таблица 12

**Расположение узлов кушения при различной температуре выращивания
(Синельниково, 1936—1937 гг.)**

Показатель	Температура, °С					
	16—18			20—23		
	Украинка	Ферругинеум	Кооператорка	Украинка	Ферругинеум	Кооператорка
Количество растений (в %), образовавших узел кушения в почве на глубине, см						
0—0,5	9,5	1,5	6,7	16,3	18,8	11,2
0,6—1,0	46,0	17,0	22,0	20,0	43,4	30,6
1,1—2,0	41,0	60,0	52,5	3,6	11,6	25,1
2,1—4,0	3,5	21,5	18,8	0	0	0
Количество растений (в %), образовавших узел кушения над поверхностью почвы на высоте, см						
0	0	0	0	36,3	21,7	19,3
0—0,5	0	0	0	16,3	4,5	13,8
0,6—1,0	0	0	0	7,5	0	0

Эти опыты полностью подтвердили, что положение узла кушения в почве находится в большой зависимости и от температуры. Чем выше температура, тем быстрее идет разрастание подземного междоузлия и тем ближе к поверхности почвы залегают узлы кушения. При очень высокой температуре они располагаются даже над почвой. Чем относительно ниже температура, тем короче подземные междоузлия и тем глубже залегают узлы кушения в почве, при той же глубине заделки семян (Шульгин, 1957; 1967).

Действие света на растения весьма сложно. Он может влиять на процессы роста не только как условие, непосредственно задерживающее вытягивание клеток в длину, но одновременно и как фактор, изменяющий осмотические свойства, тургор и напряженность клеток, что также ведет к сокращению длины первого междоузлия. Свет, даже и не очень сильный, влияет на температуру клеток и тканей, обращенных к источнику освещения, а вместе с этим изменяет электрический заряд клеток и тканей; это также не безразлично для

ростовых явлений. Поэтому не следует делать выводов о каком-либо одностороннем специфическом действии света или температуры на углубление узла кушения. Всякого рода условия, ведущие к замедленному росту клеток первого междоузлия, одновременно определяют более глубокое залегание узлов кушения.

Учитывая, что у растений пшеницы с более глубоким залеганием узла кушения (около 4—5 см) создаются лучшие условия как для корневой системы, так и для сохранения их жизнеспособности, растениеводы стремились к более глубокому посеву семян в почву — до 7—10 см и глубже. Однако глубокая заделка семян обычно ослабляла всходы, а расположение узлов кушения изменялось незначительно.

Таблица 13

Влияние предпосевной обработки семян на углубление узла кушения

Вариант	Количество растений, кустиющихся от зародышевого узла, %	Глубина залегания узла кушения у растений, кустиющихся от зародышевого узла, см
Контроль, сухие семена . .	2,1	3,7
Наклонувшиеся семена находились на свету один день	18,3	5,6
Наклонувшиеся семена находились три дня на свету и затем подсушивались . .	48,0	5,2
Наклонувшиеся семена находились на свету три дня и высевались во влажном состоянии	12,0	6,3

Необходимо было искать иные пути воздействия на семена в целях углубления узла кушения в почве. Учитывая наши наблюдения над всходами из яровизированных семян, которые перед посевом подвергались подсушке в условиях прямой солнечной радиации, нами были проведены опыты (табл. 13) по изменению глубины залегания узлов кушения путем различной предпосевной обработки семян (см. рис. 19) (Куперман, 1934; Бригинец, Куперман, 1937). При этом мы исходили из двух основных положений: первое — дифференциация зародышевых подземных междоузлий может проходить в наклонувшихся семенах, и второе — свет высокой интенсивности задерживает рост клеток в длину и ускоряет их дифференциацию.

Последующие опыты (Лобов, 1939; Бригинец, 1946; Куперман, 1948, 1950; Икушкина, 1947; Савельев, 1954) подтвердили возможность использования для углубления узла кушения

предпосевной обработки наклюнувшихся семян не только светом, но и повышенной температурой.

Глубина залегания узла кущения зависит также от величины семян (Топорков, 1899; Новацкий, 1930; Ротмистров, 1939; Носатовский, 1965).

К тому же следует учесть, что крупные семена можно заделывать глубже по сравнению с мелкими.

Сорта пшеницы различаются по глубине залегания узла кущения (Кириченко, 1947, 1963; Вареница, 1948; Цыбулько, 1958; Корольская, 1955).

Процесс кущения зависит от температуры: при 2—4° энергия кущения незначительна, при 8—10° интенсивность кущения увеличивается почти вдвое, оптимальные температуры кущения — 13—18° (рис. 21). Так как температурные условия оказывают одновременно существенное влияние на прохождение стадийного развития, то эффект действия температуры значительно сложнее и зависит от степени озимости сорта. Чем длительнее первая стадия развития у озимых сортов, тем при одной и той же температуре будет выше интенсивность кущения. У яровых пшениц с повышением температуры ускоряется переход к III этапу органогенеза и вместе с тем приостанавливается процесс кущения. Этим объясняется почти полное отсутствие продуктивных побегов кущения у яровых пшениц при поздних сроках сева.

Повреждения конуса нарастания сельскохозяйственными вредителями на II этапе органогенеза (Рахманинов, 1927) приводят к задержке в развитии главного побега и стимуляции процессов побегообразования. Многие авторы считают, что причина этого — удаление вместе с точкой роста конуса нарастания ауксинов, которые способствовали преимущественному притоку воды и питательных веществ к конусу нарастания главного побега. После удаления или повреждения конуса нарастания главного побега быстро развиваются боковые побеги, так как ауксин уже не тормозит рост боковых почек (Холодный, 1939; Overbeek, 1956; Loomis, 1938).

Наряду с процессами кущения на II этапе органогенеза в нормальных для развития условиях продолжается процесс дифференциации конуса нарастания главного побега. Второй

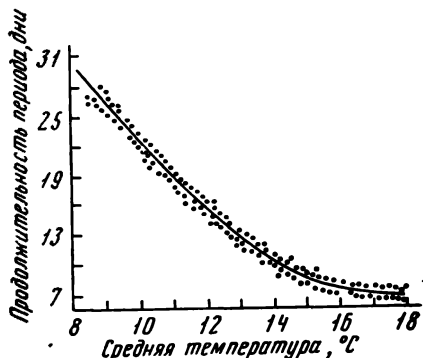


Рис. 21. Продолжительность периода всходы — кущение в зависимости от средней температуры воздуха

этап характеризуется дифференциацией конуса нарастания на ряд стеблевых и листовых метамеров — узлов, междоузлий стебля и зачатков влагалищ или листовых валиков. В конусе нарастания образуется серия меристематических боковых листовых зачатков и в их пазухах — точек роста боковых побегов.

Детальный анализ содержания углеводов и аминокислот в конусах нарастания озимых и яровых пшениц в процессе формирования каждого из листовых зачатков на втором, а затем и последующих этапах органогенеза проведен Л. Телчеровой (1962).

С помощью гистохимических методов изучались некоторые показатели метаболизма клеток конуса нарастания у шести сортов пшениц: яровых, озимых и двуручек, различных по стадийной характеристике. Гистохимические анализы конусов нарастания проводились Л. Телчеровой ежедекадно, начиная от всходов и до цветения. Растения выращивали при различных условиях: озимый и яровой посев всех шести сортов в условиях непрерывного освещения, нормального и сокращенного дня, яровизация при различной температуре. При этом изучали белки (растворимые при рН 7), свободные сульфгидрильные группы, аскорбиновая кислота, дегидрогеназы, цитохромоксидаза, пероксидаза, фенолоксидаза, а также рН тканей конуса нарастания. Реакции на активность энзимов проверяли с использованием специфических ингибиторов.

В процессе развития растений Л. Телчерова систематически отмечала и морфологические изменения конуса нарастания, что обеспечило возможность проследить за изменениями некоторых показателей метаболизма верхушечной меристемы в связи с прохождением II—IV этапов органогенеза.

Л. Телчеровой, так же как и З. П. Ростовцевой, были установлены интересные закономерности, а именно, интенсивность большинства гистохимических реакций и реакция на белки и нуклеиновые кислоты изменялись в зависимости от скорости развития конуса нарастания и особенно при переходе от одного этапа органогенеза к другому. Так, изменения в содержании белков, сульфгидрильных групп и пероксидазы были более интенсивными и кислотность тканей повышалась незадолго перед завершением II этапа, когда в конусе нарастания начинали проявляться морфологические изменения. Если конусы нарастания озимых пшениц находились на II этапе органогенеза в состоянии покоя, интенсивность реакций снижалась. Реакции на цитохромоксидазу были, наоборот, более интенсивными в период покоя, по сравнению с периодом резких морфологических изменений конуса нарастания. Прямая и непосредственная зависимость между интенсивностью реакции и определенным этапом развития отмечена Л. Телчеровой для аскорбиновой кислоты. Ее уровень у всех испытывавшихся

форм и сортов заметно повысился с переходом к III и V этапам органогенеза.

Интенсивность некоторых реакций была особенно высока при переходе растений к IV—V этапам (реакции на дегидрогеназы, цитохромоксидазу, белки). Это связано с повышенной метаболической активностью конуса нарастания в период перехода растений к этапам, на которых идут сложные процессы дифференциации новых органов. На связь интенсивности этих реакций с метаболической активностью конуса нарастания указывает и то, что осенью, когда активный рост снижался, а также зимой, интенсивность большинства реакций была очень низкой. Интенсивность некоторых реакций снижалась осенью сильнее у более зимостойких сортов, и весной интенсивность реакций у этих сортов повышалась медленнее по сравнению с менее устойчивыми сортами.

Более устойчивые сорта осенью раньше прекратили свой рост. В течение всей зимы они находились на II этапе органогенеза, весной выходили из периода покоя и переходили к III этапу органогенеза позже по сравнению со славозимостойкими сортами.

Зимой в период прекращения роста и замедления процессов развития конусы нарастания озимых пшениц, задержавшиеся на II этапе органогенеза, не окрашивались нейтральным красным. Этот период был тем короче, чем менее зимостойким был испытываемый сорт.

У посеянных весной растений пшеницы, развитие которых было задержано на II этапе органогенеза неблагоприятной температурой или длиной дня (озимые, посеянные весной, яровые, выращиваемые при восьмичасовом дне), одновременно снижались интенсивность реакции на пероксидазу, сульфгидрильные группы и кислотность и повышалась интенсивность реакции на цитохромоксидазу.

В период задержки развития замедлялись те процессы, какие связаны с качественными морфологическими изменениями конуса нарастания при переходе от одного этапа к другому. При этом весной продолжался рост, который, однако, вел только к увеличению уже существующих органов. Таким образом, было показано, что снижение интенсивности ряда реакций было связано с процессами дифференциации конуса нарастания, ведущими к переходу из одного этапа органогенеза в другой, и, следовательно, эти реакции можно считать тестами на активность конуса нарастания при его дифференциации в ходе процесса органогенеза.

Л. Телчерова и М. Дворжак (Teltscherova, Dvorzak, 1963) изучали также изменения в содержании сахаров, аминокислот и органических кислот в конусах нарастания озимой пшеницы; сравнивали биохимические изменения после выдерживания пшениц в аэробных и анаэробных условиях. опыты проводили

как с изолированными, так и с конусами нарастания живых растений на II, III и IV этапах органогенеза. Гистохимическим методом определяли содержание ацетальдегида, локализацию и активность алкогольдегидрогеназы. Выяснилось, что к концу II этапа органогенеза преимущественное значение в клетках верхушечных меристем имеют аэробные оксидазные системы. Основным источником для синтеза белков в конусах нарастания являются аминокислоты, притекающие к ним из листьев.

Исследования роста верхушечной меристемы у пшеницы на разных этапах органогенеза проводила также Гу Мин-гуан (1964) на изолированных верхушках яровой пшеницы Лютесценс 62 и озимой пшеницы Лютесценс 329. В стерильных условиях из набухших семян выделяли зародыши, которые проращивали на среде Уайта с добавлением микроэлементов по Келлеру. А затем через семь дней в условиях полной стерильности у проростков вырезали верхушку с листовыми валиками и переносили в пробирки с питательными средами. Изолированные верхушки выращивали в условиях длинного и короткого дня. Одновременно изучали влияние на меристему конуса нарастания различных веществ — кинетина, аденина, нуклеозидов РНК, 6-бензил-аминопурина (6 Бап), антиметаболитов РНК-2, тиюрацила, 5-бромурцила, ауксинов и веществ, ингибирующих ауксиноксидазу, гибберелловую и феруловую кислоту.

Как известно, изолированные от эндосперма верхушки яровой и озимой пшеницы на питательных средах в культуре *in vitro* могут расти, образовывать листья, корни и при благоприятных условиях температуры и фотопериода переходить к III—V этапам органогенеза, а в наиболее благоприятных условиях для развития — выколашиваться и образовывать зерновки. Однако исследованиями по культуре изолированных зародышей, проводившимися И. Н. Коноваловым (1937), Н. Г. Холодным (1939), было показано, что нормальное начальное развитие растений (на I—II, а затем и последующих этапах органогенеза) все же нарушается при удалении эндосперма.

В опытах Гу Мин-гуан изоляция зародышей отражалась на значительной депрессии ростовых процессов, однако по-разному в зависимости от того, какими веществами проводилось воздействие на изолированные конуса. Так, при воздействии физиологически активных веществ в условиях длинного дня 6-бензил-аминопурин значительно стимулировал кущение. При совместном внесении 6-бензил-аминопурина и гибберелловой кислоты кущение усиливалось. Аденин и β -индолилуксусная кислота, внесенные совместно в питательную среду, ускоряли колошение яровой пшеницы в условиях длинного дня. Очень интересны данные, свидетельствующие о том, что гибберелловая кислота, которая несколько ускоряла колошение, при вне-

сени в смеси с 6-бензил-аминопурином почти полностью тор- мозила переход растений к колошению.

В условиях короткого дня растения яровой пшеницы из целых, неповрежденных зерновок, хотя и очень медленно, все же переходят к колошению. Растения из изолированных зародышей в этих же условиях задерживались более чем на 190 дней на II этапе органогенеза и при этом усиливалось лишь кущение растений.

Наряду с исследованиями конусов нарастания у полностью изолированных зародышей, выращиваемых в пробирках с питательными средами, изучалось также состояние в изолированной культуре верхушечной меристемы конусов нарастания на разных этапах органогенеза при добавлении к питательным растворам физиологически активных веществ.

Оказалось, что изолированная на I этапе органогенеза верхушечная меристема конуса нарастания способна очень замедленно расти. Однако нормального морфогенеза конуса нарастания и перехода его к следующим, особенно к III—IV этапам органогенеза, не наблюдалось. Как в контрольных, так и в опытных вариантах было отмечено лишь образование каллюса в основании конуса нарастания. В варианте с высокой концентрацией гибберелловой кислоты и низкой концентрацией кинетина отмечен рост листовых зачатков.

В опытах Гу Мин-гуан испытывались также полностью изолированные конуса нарастания у яровой пшеницы, перешедшей уже к началу IV этапа. В этих вариантах опыта физиологически активные вещества вызывали аномалии в росте зачаточного колоса: образовывался каллюс на верхушках колосковых бугорков, а при высокой концентрации гибберелловой кислоты наблюдалось удлинение оси колоса, а также аномальное, преждевременное вытягивание зачатков колосковых чешуй.

Таким образом, в этих исследованиях были выявлены некоторые закономерности роста верхушечных меристем конуса нарастания главного побега пшеницы в зависимости от того, на каком этапе органогенеза изолировалась верхушечная меристема.

Аналогичные опыты проводились с удалением у растения разных частей корневой системы, начиная от всходов и до завершения II этапа органогенеза.

Несмотря на значительную дискретность развития и роста вегетативных органов у пшеницы, выяснилось, что, начиная с процессов прорастания семени и затем формирования проростка, всходов и кущения, то есть на протяжении I и II этапов органогенеза в развитии растений большое значение имеют коррелятивные связи между развитием, ростом и органогенезом вегетативных органов.

Они становятся еще яснее при рассмотрении физиологических особенностей роста корневой системы, развитию которой еще до недавнего времени уделялось значительно меньше внимания, по сравнению с надземными вегетативными органами.

О РАЗЛИЧИЯХ В ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ II ЭТАПА ОРГАНОГЕНЕЗА ОЗИМЫХ И ЯРОВЫХ ФОРМ ПШЕНИЦЫ

Анализ цитофизиологических и физиологических особенностей прохождения II этапа органогенеза выявил различия в дифференциации верхушечной меристемы у яровых и озимых форм в процессах кущения и темпах начального роста зачаточного стебля. Однако, как показали исследования, различия эти носят преимущественно количественный характер, и отражают главным образом различия в скорости развития растений на II этапе органогенеза.

У озимых форм продолжительной стадии яровизации соответствует столь же продолжительное прохождение растениями II этапа органогенеза. Пока не завершатся яровизационные процессы в конусах нарастания озимых форм пшениц, до тех пор растения не могут переходить к III этапу органогенеза и, следовательно, не могут переходить ко второй (световой) стадии развития.

Как показали наблюдения за прохождением II этапа органогенеза, продолжительность его у озимых пшениц варьирует в зависимости от сорта и географического происхождения от 15 до 60 дней, в полном соответствии с данными Д. А. Долгушина (1935, 1962), В. И. Разумова (1954), которые исчерпывающе характеризуют продолжительность стадии яровизации у пшениц. При этом в зависимости от уровня температуры, продолжительности фотопериода и других факторов продолжительность стадии яровизации может изменяться сравнительно в больших пределах; следовательно, вместе с этим может изменяться и продолжительность II этапа органогенеза.

У яровых пшениц процессы, характеризующие II этап органогенеза, проходят в течение 3—10 дней при температуре от +2 до +15° в зависимости от условий, в которых формировался в прошлом или возделывается в настоящее время тот или иной сорт.

У пшениц типа двуручек, так же как и у полуозимых форм, продолжительность II этапа органогенеза занимает либо промежуточное место между озимыми и яровыми формами, либо зависит от срока сева и условий прохождения стадии яровизации. Они же определяют и продолжительность периода всходы — кущение, который зависит от средней температуры воздуха и почвы (см. рис. 21).

СТРОЕНИЕ, РОСТ И РАЗВИТИЕ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

Корневая система пшеницы, как и других однолетних злаков, — мочковатая. В период прорастания и появления всходов образуется первичная корневая система, а затем в начале процесса кущения развивается и вторичная (рис. 22).

При прорастании зерновки сначала трогаются в рост главный зародышевый корешок. Затем появляются одна или две

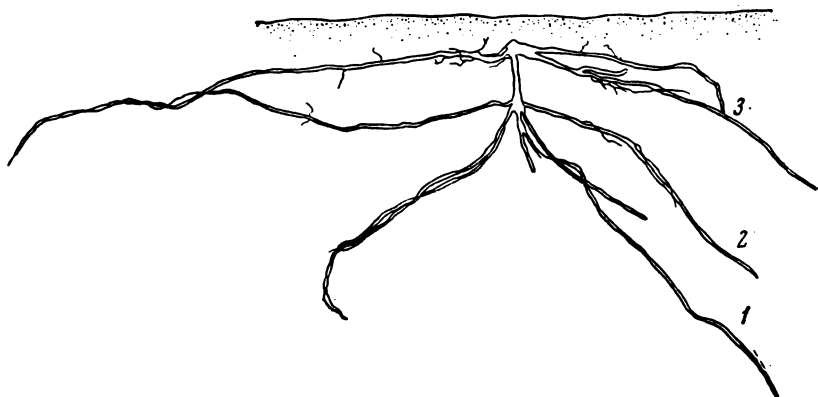


Рис. 22. Зародышевые корни пшеницы

1 — корни первого междоузлия — первичные корни; 2 — корни второго междоузлия — колеоптильные; 3 — корни третьего, подземного, междоузлия (по Коеджикову, 1949)

пары новых зародышевых корешков, которые располагаются в плоскости параллельный щитку. На уровне второй пары корешков образуется еще один-два корешка, а иногда и более (Модестов, 1914; Percival, 1921; Казакевич, 1924; Качинский, 1925; Красовская, 1925; Кружилин, 1936; Носатовский, 1950; Куперман, 1950; Добрынин, 1956). Исследования П. В. Морозова (1951), С. И. Савельева (1959), М. Сарича (1959), Х. Коеджикова (1959, 1966) показали, что у однолетних злаков появление новых зародышевых корней, особенно у озимых форм, наблюдается при достаточном увлажнении верхнего слоя почвы и температуре от $+5$ до $+12^{\circ}$ в период начала прорастания и вплоть до разворачивания второго-третьего листа. У яровых пшениц после разворачивания первого листа в засушливых условиях новые зародышевые корни уже не образуются (Богданов, 1889; Красовская, 1952; Петин, 1959).

В период разворачивания третьего листа непосредственно над местом прикрепления колеоптиле образуется 2—4 колеоптильных корни (Красовская, 1952). Зачатки колеоптильных корней в зародыше зерновки обычно трудно заметить; очевидно, они закладываются с началом роста колеоптиле. За-

родышевые и колеоптильные корни представляют первичную корневую систему у пшеницы. Количество зародышевых корешков зависит от величины зародыша, которая обычно слабо изменяется в пределах сорта и значительно варьирует в за-

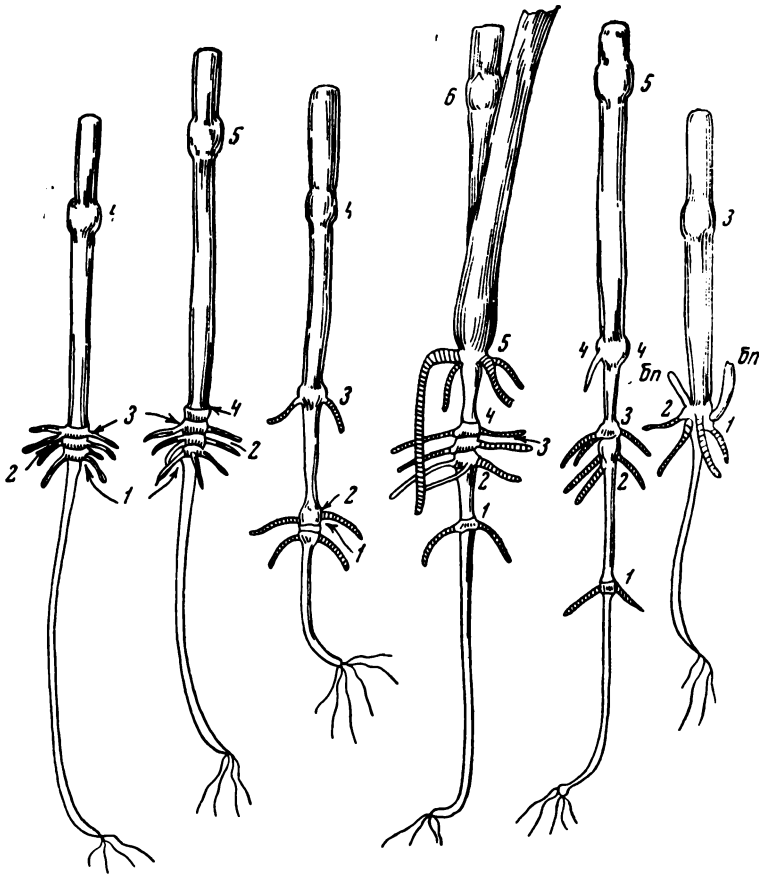


Рис. 23. Образование нескольких ярусов корней из узлов главного побега у пшеницы

Цифрами указан порядок ярусов боковых корней; бп — боковые побеги

висимости от размеров зерновок у разных сортов пшеницы (Носатовский, 1965).

После начала кушения у места прикрепления первого зародышевого листа образуется первая пара узловых, или, как их еще называют, стеблевых корней, а затем еще 3—4 яруса (иногда и больше), формирующих вторичную корневую систему (рис. 23).

Эти корни, как и вновь появляющиеся побеги кушения,

закладываются в почках, которые расположены у основания листьев; поэтому в начале роста они обычно прорывают основание листа, в пазухе которого расположена почка. Причем из каждого вышерасположенного узла корни возникают только после полного появления всех корней нижерасположенного яруса (Красовская, Кроткина, 1933).

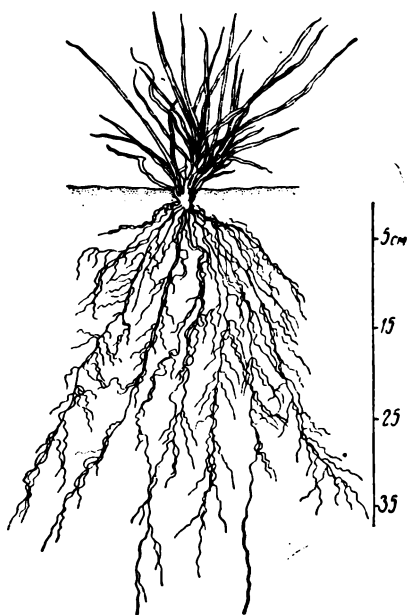


Рис. 24. Корневая система озимой пшеницы через 30 дней после всходов (фаза кушения)

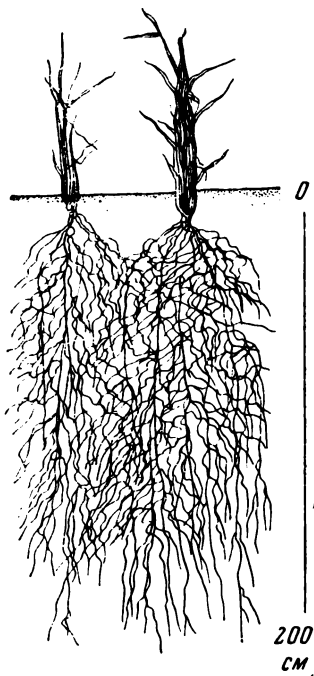


Рис. 25. Корневая система яровой пшеницы к началу налива семян

Морфологическое строение корней побегов кушения сходно со строением корней главного побега. Так как узлы кушения боковых побегов очень сближены, то они образуют как бы один узел кушения (Куперман, 1950; Носатовский, 1965) и обычно трудно установить ярусность узловых корней, особенно при интенсивном кушении у озимых пшениц. В почве узловые корни сильно разветвляются; при детальном анализе видно, что ветвление узловых корней каждого яруса возрастает от первых узлов к последующим боковым побегам. В результате корни пшеницы образуют мощную систему, широко разветвленную в пахотном слое. Корни уже к концу II этапа органогенеза могут достигать 1 м и больше (рис. 24). К концу вегетации они иногда достигают 1,8—2,3 м (рис. 25).

Как первичные, так и вторичные корни пшеницы образуют корневые волоски, которые размещаются на расстоянии 0,1—1,2 см от окончания корешков. Та часть корневой системы, которая покрыта корневыми волосками, называется деятельной областью. Общая и поглощающая поверхности корневой системы значительно увеличиваются в процессе онтогенеза (Колосов, 1939; Андреев, 1956).

Участок корня, покрытый волосками, обычно невелик, однако общая поверхность корневых волосков у одного пшенич-

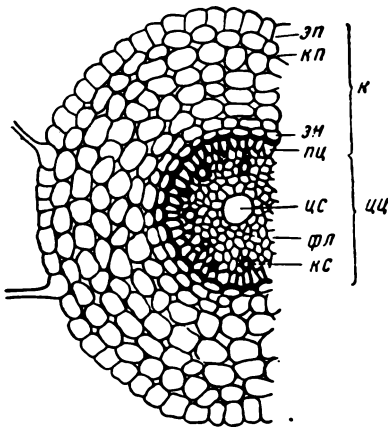


Рис. 26. Поперечный разрез через зародышевый корень пшеницы
к — кора; цц — центральный цилиндр; эп — эпидермис; кп — паренхима коры; эн — эндодерма; пц — перицикл; фл — флоэма; кс — ксилема; цс — центральный сосуд

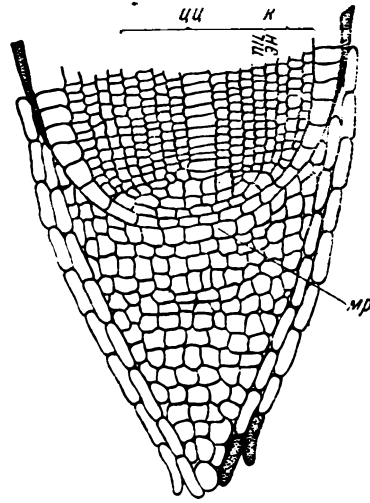


Рис. 27. Продольный разрез через кончик корня пшеницы
цц — клетки, из которых развивается центральный цилиндр — плером; к — перифлема; пц — перицикл; эн — эндодерма; мр — меристема корневого чехлика

ного растения очень велика и благодаря этому корневая система растений может использовать самые минимальные количества минеральных элементов, рассеянных в почве.

Анатомическое строение корней пшеницы сравнительно полно освещено у многих авторов (Носатовский, 1950; Коеджиков, Божидаревич, 1958а; Коеджиков, 1966; Овчинников, Шиханова, 1964). Поэтому мы приводим лишь краткое описание анатомии корней (см. Носатовский, 1965).

Корень пшеницы состоит из периферической части коры и центрального цилиндра (рис. 26, 27). Кора у зародышевых корней обычно формируется из 5—8 слоев рыхло расположенных паренхиматических клеток. Поверхностный слой коры — эпидермис представлен одним слоем тонкостенных удли-

ненных клеток. Клетки эти образуют корневые волоски путем разрастания и вытягивания внешней стенки эпидермиса.

Волоски корешков имеют вид закрытых трубок длиной 1,5—2 мм. Стенки корневых волосков состоят из целлюлозы. Почвенный раствор, проникая в полость волосков, пропитывает стенки, образует слизевой слой, благодаря которому частицы почвы легко пристают к корешкам.

Внутренняя область коры — эндодерма — состоит из одного замкнутого слоя клеток, у которых внешние стенки очень тонки, а внутренние утолщены и кутинизированы, при этом, чем старше клетки, тем толще стенки. За эндодермой расположен перицикл, который у пшеницы состоит из одного ряда клеток. При старении корня в стенках клеток перицикла образуется лигнин.

Ксилемные пучки в зародышевых корнях состоят из 7—8 проводящих сосудов, располагающихся радиально, по одному, изредка по два или даже по три сосуда. Часть из них имеет небольшой диаметр (5—10 мк) и характеризуется кольцеобразными или спиральными утолщениями. Центр сосудистого цилиндра корня в первичных, а иногда и во вторичных корешках, заполнен одним большим сосудом: флоэмные пучки корня у пшеницы чередуются с пучками ксилемы. Периферический слой корня сравнительно быстро разрушается, а слой коры, расположенный за ним, образует экзодерму и в течение определенного времени заменяет эпидермис как покровная ткань корня. Несколько позже экзодерма разрушается, становится коричневой и отмирает, однако центральный цилиндр сохраняется даже у мелких зародышевых корешков на протяжении всей жизни растения, хотя он с течением времени вместе с эндодермой претерпевает ряд изменений.

Строение вторичных корней, развивающихся из узлов стебля, отличается по ряду анатомических признаков от зародышевых. Экзодерма у них характеризуется большей продолжительностью жизнедеятельности. Под экзодермой развивается зона паренхимных склеренхиматических клеток, расположенных в два или три слоя толщиной; они и защищают кору от высыхания. В тех случаях, если корни развиваются из надземных узлов стебля над почвой, то они зеленеют и даже ассимилируют углекислоту. В клетках тонкостенной паренхимы коры вторичных корней в этих случаях образуется большое количество хлоропластов, особенно во внутреннем ее слое, однако они функционируют недолго. Центральный сосуд у вторичных корней отсутствует и заменяется меньшими сосудами, которые размещены по всей поверхности цилиндра.

На верхушке молодого корня находится корневой чехлик. Меристема перилемы расположена рядом с меристойемой корневого чехлика. Внутренняя часть перилемы отделяется

одним рядом клеток эндодермы. К центру от нее идет ряд клеток плеромы, которая дает начало сосудам и флоэме. Внешний ряд клеток плеромы хорошо отграничен от перилемы.

Более полные данные о морфологическом и анатомическом строении корневой системы даны в ряде монографий и статей (Гусев, 1926; Дорофеев, 1960; Качинский, 1925; Коссович, 1894; Кравцов, 1928; Красовская, 1925, 1935; Медведев, 1927; Модестов, 1914; Носатовский, 1965; Ротмистров, 1902).

Рост корней в длину опережает рост надземных органов. У яровых пшениц уже через 10—15 дней после всходов длина корней превышает 45—50 см, а еще через 15—20 дней уже достигает 80—90 см. У озимой пшеницы при посеве на парах (осенью) перед уходом растений в зиму корни достигают глубины 70—100 см. Первичные корни продолжают расти и после появления вторичных корней и очень долго сохраняют свою жизнедеятельность (Ротмистров, 1902; Кравцов, 1928; Чижов, 1931; Красовская, 1925; Медведев, 1927; Носатовский, 1965). В годы с большим дефицитом влаги весной растения яровой пшеницы могут расти только за счет первичной корневой системы, а у озимой пшеницы — за счет первичной и вторичной корневой системы, образовавшейся с осени.

Основная масса корней у пшеницы расположена в слое почвы 0—20 см (Модестов, 1914; Качинский, 1925; Слугин, 1938). В засушливых областях СССР (Поволжье, юг Украины) в верхнем слое (0—20 см) у яровой пшеницы размещается меньше половины всей массы корней и большая часть их расположена в зоне до 60 см (Чижов, 1931; Кружилин, 1936; Носатовский, 1965).

Особое значение имеют проникающие на большую глубину корни пшеницы, которые в период налива и созревания зерна могут обеспечить растения водой за счет глубоких горизонтов (Задонцев, Бондаренко, 1962).

Общее развитие корневой системы, длина корней, глубина их проникновения в почву зависят от сортовых особенностей (Носатовский, 1965). Наиболее детально в последние годы корневая система пшениц исследована Коеджиковым и Божидаревичем (1958).

Образование и темп роста корней отдельных ярусов зависят не только от сорта, но также и от влажности почвы. Вегетационные опыты Волюнкина (1954) показали, что повышение влажности почвы приводит к значительному увеличению веса и числа зародышевых корней, но еще в большей степени относительно возрастают вес и число колеоптильных и узловых корней (табл. 14).

Орошение способствует росту главным образом узловых корней и в гораздо меньшей степени увеличивает темп роста и глубину проникновения зародышевых корней (Кружилин,

1936; Иванов, 1954; Волков, 1940). Многие исследователи корневой системы злаков считают влажность почвы ведущим фактором внешней среды, определяющим образование и темпы роста узловых корней (Гусев, 1927; Кравцов, 1928). И. В. Красовская (1935) и Г. С. Зотова (1956) установили, что число узловых корней, скорость их роста, степень ветвления и продолжительность жизни зависят не только от влажности почвы, непосредственно их окружающей, но и от степени обеспеченности водой зародышевых корней.

Таблица 14

Изменение сухой массы корней пшеницы в фазу начала кущения в зависимости от влажности почвы (по Волынкину, 1954)

Влажность почвы, %	Воздушно-сухой вес корней, мг			
	первых трех зародышевых	второй пары	колеоптильных	узловых
65	40,4	17,0	4,1	6,8
50	36,3	9,6	1,4	1,9
40	27,2	9,5	0,1	0,2

Как показали исследования А. А. Волынкина, для формирования и роста корней каждого яруса требуется определенный температурный режим, причем корни каждого из последующих по времени образования ярусов лучше развиваются при несколько более высоких температурах. У яровой пшеницы, по данным А. А. Волынкина (1954), зародышевые корни развиваются лучше при температуре 8—10°, колеоптильные — при 12—16°, а узловые — при 20—25°. Температура почвы выше 20° отрицательно действует на прирост всех первичных корней. Еще заметнее влияет температура на темп роста узловых корней, который снижается уже при 25—27°.

Температурный оптимум скорости роста корней каждого яруса изменяется в зависимости от этапа органогенеза, на котором находится растение. Так, например, на I—II этапах органогенеза для первых трех зародышевых корней в период до третьего листа оптимальная температура колеблется от 9° до 16°, на III—IV этапе органогенеза, в фазу 5—6 листьев, оптимальная температура повышается до 20—22°. Подобная смена температурных оптимумов роста корней, по-видимому, отражает приспособление растений яровой пшеницы к естественному ритму нарастания температуры почвы от весны к лету.

На характер развития зародышевых и узловых корней, в частности на их число, оказывает влияние величина зерновки и зародыша. У крупных выполненных семян образуется большее число корней, чем у мелких семян.

Интересны данные о влиянии на рост корней условий формирования зерновок в пределах соцветия (Овчинников, Шиханова, 1964). У пшеницы, например, наибольшее число первичных и узловых корней образуется у растений, развившихся из зерновок вторых цветков в колосках из средней части хорошо развитого колоса. А. А. Волынкин (1954) показал, что различия в числе корней проявляются и в тех случаях, когда для посева используются зерновки одинаковой крупности, но взятые из разных участков колоса. Следовательно, на развитие корней оказывает влияние как величина зерновки, так и расположение зерновок в пределах колоса.

Вопросу о роли корней разных ярусов посвящено много работ (Красовская, 1925; Кравцов, 1928; Волков, 1940; Волынкин, 1954; 1964; Колосов, 1956; Коеджиков, Божидаревич, 1958; Андреевко, 1956). Известно, что можно получить урожай яровой пшеницы и тогда, когда растения развивают одни лишь зародышевые корни (Красовская, 1927; Волков, 1940; Фокеев, 1947; Волынкин, 1954). Зародышевые корни играют особенно большую роль в засушливые годы в степных районах СССР, когда из-за значительного дефицита влаги в поверхностных слоях почвы узловые корни недоразвиваются и растения растут почти исключительно за счет зародышевых корней; их деятельность в основном и ограничивает величину урожая.

При оптимальном водообеспечении растений и особенно в условиях периодического орошения значительно повышается удельное значение узловых корней в получении высокого урожая, который зависит от наличия не только зародышевых, но и в большей степени узловых корней. При типичной структуре корневой системы в засушливых степных районах (состоящей преимущественно из зародышевых корней) на долю первых трех зародышевых корней в создании урожая приходится 30—40%, на долю второй пары зародышевых корней — 20—30%, колеопильных — 20—30% и на долю узловых лишь от 5 до 30%. Совершенно иное положение складывается при достаточном увлажнении в условиях высокого фона плодородия почвы, когда урожай достигает 50—60 ц/га. Узловые корни, глубоко проникая в почву, участвуют в создании более 40—50% от общего урожая. Однако в этом случае основное значение имеет раннее развитие первичной корневой системы.

Посевы пшеницы производятся на разных почвах. В южных районах СССР часть посевных площадей приходится на почвы с пятнами солонцов.

Исследованию корневых систем пшеницы и овса на солонцах посвящена работа П. А. Генкеля и Г. А. Глумова (1935). В опытах изучалась корневая система яровой пшеницы Милтурум 321 в фазе третьего листа, кущения, выхода в трубку, колошения, цветения, молочной спелости. Авторы ставили

задачи: а) проследить, как распределяется корневая система по генетическим горизонтам почвы на солонцах в разные фазы развития растений; б) как влияет гипсование и различная обработка на распределение корневой системы по почвенному профилю и в) сравнить распределение корневой системы на разных вариантах столбчатых солонцов и черноземе.

Соответственно этому были взяты следующие варианты опыта: а) обыкновенный столбчатый солонец; б) глубокий столбчатый солонец; в) корково-столбчатый солонец; г) чернозем. Во всех вариантах сравнивались солонцы с применением гипсования и без гипсования.

Используя траншейный метод Уивера, авторы детально описали распределение корней и установили, что корневая система пшеницы на солонцах носит поверхностный характер и распределяется главным образом в горизонте А, тогда как на черноземе в горизонте А и В₁. При этом на глубоко-столбчатом солонце иногда наблюдается как бы второй максимум ветвления в горизонте В₂.

На корково-столбчатом солонце наблюдается более равномерное распределение корневой системы, однако и здесь максимум ветвления приходится на горизонт А и частично в верхнюю часть горизонта В₁.

При глубокой вспашке с захватом горизонта В₁ характер ветвления изменяется, приближаясь к типу корневой системы на черноземе.

При сравнении глубины проникновения в почву зародышевых корней на солонцах и черноземе установлено, что на солонцах они углубляются в горизонт В₂ не свыше 30 см. У зародышевых корней в отличие от узловых корневые волоски сосредоточены только на молодых активных частях корней.

В горизонте В₁ на солонцах корни приурочены преимущественно к трещинам между столбов, ходам червей и старым корневым чехлам.

Исследования физиологии развития и роста корневой системы, проведенные болгарским ученым Х. Коеджиковым (1966) и его сотрудниками, доказывают, что корневая система пшеницы представляет очень сложный орган. Рост корневой системы зависит как от развития зародыша, так и всех побегов — главного стебля и побегов кошения.

Формирование корневой системы начинается еще в эмбриональном состоянии в зародыше — и затем она развивается уже на I и II этапе органогенеза. Это определяет многие существенные различия в развитии первичной и вторичной корневой системы разных ярусов.

Всесторонние исследования физиологических особенностей корневых систем озимых и яровых пшениц, так же как поглощательной способности корней и других процессов, проте-

кающих в разных условиях выращивания растений, проводятся в течение многих лет (Андреевко, 1956, 1957; Генкель и др., 1935, 1957, 1960; Кулешов, 1964).

В одной из наиболее ранних работ С. С. Андреевко (1956) были исследованы объем и длина корней, общая адсорбирующая и рабочая поверхность корней, изменения рН среды под влиянием корней, поглотительная способность корней. При этом изучались физиологические различия в деятельности зародышевых и узловых корней у яровизированных и неяровизированных растений на разных стадиях развития озимой пшеницы Московская 2411.

Таблица 15
Объемы (в $см^3$) корневых систем озимой пшеницы Московская 2411 на разных стадиях развития (по Андреевко, 1956)

Дата опыта	Возраст растений, дни	Объем корней		Объем корней неяровизированных растений, % к яровизированным
		неяровизированных растений (стадия яровизации)	яровизированных растений (световая стадия)	
10/V	18	0,21	0,15	140,0
15/V	23	0,24	0,19	126,3
21/V	29	0,44	0,22	200,0
25/V	33	0,44	0,35	125,7
14/VI	53	1,44	0,96	150,0
18/VI	57	1,98	1,48	133,7

Таблица 16
Изменение объемов (в $см^3$) корневых систем яровых пшениц Гарнет, Мильтурум 321 с возрастом (по Андреевко, 1956)

Дата опыта	Возраст растений, дни	Объем корней		Объем корней Мильтурум 321, % к Гарнет
		Гарнет	Мильтурум 321	
20/VI	13	2	2,75	137,5
25/VI	18	2,48	3,52	142,0
1/VII	24	4,51	6,68	148,0
5/VII	29	7,6	9,4	124,0
11/VII	35	8,6	10,2	119,0
15/VII	39	9,2	10,2	110,0

Как видно из табл. 15, объем корней у растений яровизированных был гораздо меньше, чем у неяровизированных. Причина этого явления — в ускорении роста и более раннем его прекращении у яровизированных растений, аналогично тому, что наблюдается у скороспелых сортов.

Исследования двух сортов, резко отличных по темпам прохождения первой стадии развития — Гарнет (скороспелый) и Мильтурум 321 (очень позднеспелый), подтвердили это

положение (табл. 16), так же как и выводы, сделанные из ранних наблюдений А. П. Модестова (1914).

Не только объем, но и рабочая поглощающая поверхность у яровизированной озимой пшеницы меньше по сравнению с контролем (табл. 17).

Иной характер, как видно из табл. 17, имеют соотношения величин удельных поверхностей. Именно поэтому яровизированные растения более продуктивны и быстрее развиваются

Таблица 17

Развитие рабочей поглощающей поверхности у яровизированных и неяровизированных растений озимой пшеницы Московская 02411 (по Андреевко, 1956)

Дата опыта	Рабочая поглощающая поверхность, м ²			Удельная рабочая поглощающая поверхность, м ²		
	яровизированных растений	неяровизированных растений	в % к яровизированным	яровизированных растений	неяровизированных растений	в % к яровизированным
10/V	0,031	0,038	122,6	0,20	0,18	90,0
21/V	0,021	0,041	195,2	0,09	0,08	88,8
25/V	0,037	0,046	124,3	0,11	0,11	100,0

при относительно меньших размерах корневой системы. В этой связи заслуживают внимания результаты опытов С. С. Андреевко и А. А. Ждановой (1957), свидетельствующие о том, что физиологическая активность корневой системы у яровых пшениц в условиях интенсивного освещения в связи с более быстрыми темпами развития резко отличается от корневой системы растений, помещенных в темноту. Здесь снова проявляется значение коррелятивных связей между развитием надземных и подземных органов.

Исследуя развитие корневой системы при посеве яровизированными и неяровизированными семенами разных сортов твердых пшениц, Х. Коеджиков (1959) показал, что у проростков из яровизированных семян быстрее растут зародышевые корни, у них развивается больше как первичных и колелопильных корней, так и корней, идущих от нижних междоузлий и узла кущения. В то же время благодаря более быстрому развитию и ускорению наступления фазы выхода в трубку (III этап органогенеза) главного стебля сокращается число корней, идущих от главного стебля.

Яровизация стимулирует на I и в начале II этапа органогенеза удлинение корней. Это наблюдается лишь до III этапа органогенеза, после чего, наоборот, рост яровизированных растений отстает от контрольных. Интересны наблюдения Х. Коеджикова (1959) над связью между темпами роста и

развития у растений пшеницы из яровизированных семян, накоплением и распределением сухого вещества и продуктивностью растений. У растений из яровизированных семян относительно больше сухого вещества из корней направляется в надземные органы. Это способствует увеличению коэффициента продуктивности надземных органов, рассчитанного на единицу веса корневой системы у растений из яровизированных семян.

Хотя дифференциация конуса нарастания надземных органов несколько опережает развитие корневой системы, однако имеется определенная связь между прохождением II—III этапов органогенеза и ростом корней. Отклонения в развитии конуса нарастания под влиянием внешних неблагоприятных условий (даже при стабильном состоянии почвенных условий) отражаются на росте корневой системы. Так, например, в условиях короткого дня усиливаются не только кушение и процессы побегообразования, но и ветвление образовавшихся ранее корней. Повреждение конуса нарастания пшеницы на II этапе органогенеза, как и задержка в развитии на этом этапе, влечет за собой аномалии роста корней, особенно тех побегов, конусы нарастания которых были повреждены.

На рост корневой системы существенное влияние оказывают не только особенности почвенных разностей (Качинский, 1925; Слугин, 1938), но и система обработки почвы. К сожалению, таких исследований сравнительно немного. Поэтому мы несколько подробнее остановимся на работах П. А. Генкеля и сотрудников, проводившихся в содружестве с Т. С. Мальцевым в течение нескольких лет на опытном поле колхоза «Заветы Ленина» Курганской области (Генкель, 1954; Генкель и Цветкова, 1955; Генкель, Бобрицкая, Цветкова, 1955; Генкель, Андреева, Ермакова, Цветкова, 1957), в которых исследовалось влияние агротехнических приемов обработки почвы на корневую систему. Аналогичные данные были получены в Югославии Дрезгичем и Иевтичем (Dresgič, Ievtič, 1963).

Как известно, Т. С. Мальцев предложил применять глубокую (на 40—50 см) безотвальную вспашку, при которой слои почвы почти не перемешиваются и наиболее плодородный поверхностный слой, в котором находится наибольшее количество корней, всегда остается наверху. Такая вспашка проводится один раз в 4—5 лет. Одновременно широко применяется дискование полей.

П. А. Генкелем с сотрудниками проводилось изучение водного режима почвы и роста корневых систем на разных вариантах обработки почв. При этом учитывались не только вес корневой системы по горизонтам, но и ее объем по методу Сабинина и Колосова, а также общая и активная поглощающая поверхность в разные фазы развития растений.

Данные, полученные П. А. Генкем и И. В. Цветковой (1955), показывают, что при новой системе обработки почвы значительная часть корней развивается в поверхностном слое; удельное значение их в этом слое на 7—10% выше, чем на обычном паровом поле.

При применении дискования в слое 0—8 см располагается около 70% всей корневой системы. Данные учета объема корневой системы показали, что как в условиях глубокой пахоты, так и в особенности при дисковании объем корневой системы почти в 1,5 раза превышает объем корней по сравнению с обычной вспашкой; при этом увеличивается число узловых корней.

При обработке почвы по системе Т. С. Мальцева возрастает общая и активная поглощающая поверхность корней. Особенно очевидна разница для поверхностного горизонта. Такое распределение и большая активность корневой системы создают предпосылки, как указывают Т. С. Мальцев и П. А. Генкель, для лучших условий питания пшеницы и использования влаги незначительных летних осадков, а также той влаги, которая накапливается в течение зимы и ранней весны. Это особенно важно отметить, так как возможности для использования влаги из более глубоких горизонтов при таком распределении корневой системы в почве несколько не ухудшаются по сравнению с обычной вспашкой. При высоком уровне грунтовых вод часть корней, расположенных на большей глубине, может снабжать растение водой из нижних слоев почвы за счет капиллярного поднятия воды.

Для выяснения физиологических причин, обуславливающих поверхностное расположение корневых систем при посеве пшеницы по дискованной почве, определялся окислительно-восстановительный потенциал (ОВП) в тканях растений.

Используя метод Н. П. Красинского, по которому ОВП определялся в растертых корнях, и метод И. П. Сердобольского, при котором электроды вставляются непосредственно в узел кушения и ОВП определяется потенциометром, авторами (Генкель, Андреева, Ермакова, Цветкова, 1957) было установлено, что при дисковании почвы ОВП снижается. Возможно, что вследствие частично возникающего анаэробнозиса в почве и корневых системах наблюдается сдвиг ОВП в сторону восстановления, и это является одной из причин «прижатости» корневой системы к поверхности почвы при безотвальной глубокой пахоте. В Югославии в последние годы исследуются приемы очень глубокой обработки почвы, при которой безотвальная и отвальная пахота на разную глубину сочетаются с последовательным послойным внесением больших доз минеральных удобрений. Изучение корневых систем и их распределения в почве проводилось с помощью

видоизмененного метода Боева и Ротмистрова (Jevtič, Drezgic, 1963).

Динамику роста корней, глубину их проникновения и состояние в осенне-зимний период при пониженной температуре и в промерзлой почве на оподзоленных тяжелосуглинистых черноземных почвах траншейно-угловым методом изучали С. С. Рубин и В. А. Ильченко (1966). Ими установлено, что корни озимой пшеницы могут расти и зимой, когда надземные органы охлаждены ниже 0°; при этом рост корней наблюдается под промерзшим слоем почвы при температуре плюс 1—2°. Повышение температуры в этих слоях почвы усиливает в зимний период рост корневой системы, которая у озимой пшеницы может проникать до глубины 220—230 см. Это позволяет растениям использовать воду с глубоких слоев почвы и тем самым уменьшает опасность повреждения пшеницы от высыхания ранней весной, когда верхние слои почвы (на глубине 10—30 см) находятся еще в замерзшем состоянии.

Х. Коеджиков (1959, 1966) также отмечает значение почвенных условий и предшественников для развития корневой системы разных видов и сортов пшениц. В зависимости от предшественника у яровой твердой пшеницы не только изменяется общий объем и вес корневой системы, но характер ее проникновения в почву и послойное распределение. О размещении корневой системы озимой пшеницы интересные данные приводят С. С. Рубин и В. А. Ильченко (1966).

Н. Н. Овчинников и Н. М. Шиханова (1964) отмечают, что много исследований было посвящено интересному и важному вопросу о взаимоотношениях, существующих между корнями разных ярусов (Красовская, 1935; Mooge, 1949; Красовская, Кумаков, 1951; Колосов, Ухина, 1953; Колосов, 1954, 1962; Williams, 1959; Виноградова, 1960; Palfi, Dezsi, 1960). Н. Н. Овчинников и Н. М. Шиханова установили, что главные и боковые побеги снабжаются водой и питательными веществами как через зародышевые и узловое корни главного стебля, так и через корни побегов кушения. Причем перераспределение воды и питательных веществ между надземными органами и корнями осуществляется через узел кушения. При этом у пшеницы корни в пределах одного куста в первую очередь снабжают питательными веществами свои собственные стебли (Palfi, Dezsi, 1960). Н. Н. Овчинников и Н. М. Шиханова на основе анализа большого литературного материала и собственных экспериментальных данных обращают внимание на то, что рост корней коррелятивно связан с ростом листьев и стеблей (Martin, Hershey, 1935; Ropp, 1946; Fujii, 1958; Humphries, 1958).

Рост корневой системы у пшеницы и распространение ее в почве, а также размеры поверхности корневой системы и ее

поглотительная способность определяются не только видом, сортом, почвенно-климатическими условиями, но и этапом органогенеза. Интересно отметить изменения в суточном росте корней в глубину, которые закономерно уменьшаются по мере развития растения (Ротмистров, 1939). Суточный прирост корневой системы также последовательно изменяется в зависимости от этапов органогенеза. У яровой мягкой пшеницы Саратовская 38, по данным Ф. М. Куперман, суточный прирост корней на II этапе органогенеза был равен 1,5 см, на IV—VI этапах — 2,5—3 см, а в период колошения (VII—VIII этапы) — 2—4 см. Аналогичные данные, свидетельствующие о максимальном приросте корневой системы перед выколашиванием, получены П. К. Ивановым (1938), исследовавшим среднесуточный прирост у твердой пшеницы.

Н. А. Кочергина (1959), а также Г. М. Попова и Н. А. Кочергина (1960), исследовавшие развитие корневой системы и листового аппарата у яровой пшеницы в зависимости от условий выращивания, установили, что в почвенно-климатических условиях северо-западной зоны СССР у яровых пшениц преобладает рост зародышевой корневой системы по сравнению с вторичной узловой корневой системой, в то время как в условиях юга, особенно у озимых пшениц, сильнее развивается вторичная корневая система. Одной из причин этого явления авторы считают различия в длине дня. В их экспериментах показано, что при задержке в развитии в фазе кущения (на I—II этапах органогенеза) в условиях 10-часового фотопериода значительно усиливается рост узловой корневой системы.

Длинный день в северных районах ускоряет развитие растений, особенно сортов первого морфофизиологического типа, и тем самым сокращает продолжительность второго и последующих этапов органогенеза и, следовательно, возможность для нарастания корневой системы. Таким образом, здесь, через скорость развития растения, осуществляется коррелятивная связь между развитием надземных органов и ростом корневой системы.

Одновременно с определенными возрастными изменениями, как показали исследования Н. А. Кочергиной, изменяется и соотношение веса надземных органов и корневой системы, а именно, в фазу всходов вес корневой системы достигал 100%, в фазу кущения — 57,1%, в последующие фазы вес корневой системы по отношению к надземной части последовательно уменьшался от 25,6 до 16%.

Начальная сила роста корневой системы, мощность ее развития на разных этапах органогенеза, особенно на I—II этапах, в значительной мере определяется сортовыми особенностями.

Селекционеры и физиологи уже давно обратили внимание на число зародышевых корней и мощность зародышевой корневой системы у сортов различных по засухоустойчивости, зимостойкости и продуктивности (Розентрер, 1950; Волынкин, 1954; Мынбаев, 1956; Савельев, 1954; Кириченко, 1947, 1963; Ильинская-Центилович, 1962). Наиболее детально этот вопрос исследовал Н. А. Розентрер (1950). Сопоставляя урожайность различных сортов пшеницы и темпы развития корневой системы в различные по влагообеспеченности годы, он установил, что засухоустойчивые сорта (табл. 18) форми-

Таблица 18

Урожай разных сортов яровой пшеницы и темпы развития зародышевой корневой системы (по Розентреру, 1950)

Сорт	Средний урожай, ц/га		Число дней до колошения	Число зародышевых корней на растение				
	многолетние данные	за два засушливых года		в очень засушливый год			в среднезасушливый год	
				2 листа	3 листа	5—6 листов	3 листа	5—6 листов
Горьковская 15 . . .	14,9	11,3	39,5	5,8	6,7	6,7	4,5	6,2
Горьковская 13 . . .	13,4	10,0	37,0	5,3	6,5	6,5	4,4	6,2
Горьковская 14 . . .	13,2	8,8	36,5	4,6	5,5	6,0	4,2	5,3
Лютесценс 62 . . .	11,8	8,0	33,0	4,7	5,5	6,2	4,1	5,4
Чкаловка	11,8	7,4	33,5	4,9	5,6	6,4	4,1	5,3
Московка	—	6,8	38,0	4,2	5,1	5,4	4,3	5,3
Эритроспермум 3591/85	11,8	6,5	36,5	—	—	4,2	3,6	4,8

ровали наибольшее число зародышевых корешков и, наоборот, неустойчивые к засухе сорта образовали меньшее число зародышевых корней. Более засухоустойчивые в этих экспериментах сорта (Горьковская 15, Горьковская 13) быстрее формируют зародышевую корневую систему; в очень засушливом году у них в фазу трех листьев уже были сформированы 6—7 зародышевых и колеоптильных корней, у других сортов количество корней нарастало медленнее.

Особенно заметны, по данным Н. А. Розентрера (1950), различия в формировании зародышевой корневой системы в фазе проростка (табл. 19). На основании полученных данных Н. А. Розентрер советует проводить отбор наиболее продуктивных и засухоустойчивых сортов в фазе проростков. В. П. Кузьмин (1949) также обращает внимание на целесообразность отбора растений по корневой системе. Автор проводил отбор пятикорешковых проростков пшеницы в период с момента разрыва колеоптиле и до фазы развертывания двух

листьев. Особый интерес для селекционеров представляют проростки с 7—8 зародышевыми корешками и больше.

В. П. Кузьмин (1949) и А. А. Волынкин (1954) отмечают, что путем отбора растений с наибольшим количеством первичных корней можно добиться увеличения в потомстве не только числа зародышевых, но и узловых корней.

Были сделаны также некоторые практические предложения для селекционеров, учитывающие особенности развития узловых корней (Кузьмин, 1949; Розентретер, 1950; Волынкин, 1954; Кириченко, 1960). Некоторые исследователи предлагают проводить отбор растений при выведении устойчивых к полеганию сортов пшеницы по степени развития и структуре

Таблица 19

Структура растений пшеницы на пятый день после всходов
(по Розентретеру, 1950)

Сорт	Количество растений, %		
	с двумя листьями	с 2 листьями и 5 корнями	с 2 листьями и 6 корнями
Горьковская 15	95	80	16
Лютесценс 62	78	55	5
Чкаловка	70	38	6
Горьковская 13	52	42	0

узловых корней (Ильинская-Центилович, Тетерятченко, 1963). Имеются данные, что у пшеницы и ячменя наблюдается тесная прямая связь (коэффициент корреляции близок к единице) между урожаем надземной массы растения и числом узловых корней (Гусев, 1926; Чириков, Гусева, 1927). Практическое применение метода отбора селекционного материала по мощности корневой системы нашел в исследованиях Ф. Г. Кириченко (Кириченко, 1963; Кириченко, Костенко, 1966). В работах, посвященных исследованию влияния отбора растений по мощности корневой системы на повышение урожая и улучшение его качества, а также потомства отобранных растений, Ф. Г. Кириченко приводит обширный фактический материал более чем за 20 лет. При этом Ф. Г. Кириченко и А. И. Костенко (1966) обращают особое внимание селекционеров на отбор растений озимой пшеницы по регенерационной способности вторичного отрастания корневой системы из узла кушения. Целесообразность этого приема становится очевидной, если учесть частую гибель корневой системы при выпирании растений зимой, а также от низких температур.

РАЗВИТИЕ И РОСТ ПШЕНИЦЫ В ПЕРИОД ФОРМИРОВАНИЯ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ (III—VIII ЭТАПЫ ОРГАНОГЕНЕЗА)

ОСОБЕННОСТИ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ЗАЧАТОЧНОГО КОЛОСА НА III ЭТАПЕ ОРГАНОГЕНЕЗА

III этап органогенеза характеризуется дифференциацией главной оси зачаточного соцветия и зачаточных кроющих листьев (брактей). На этом этапе образуются сегменты (зачаточные членики) оси соцветия. С переходом к III этапу органогенеза одновременно с формированием оси соцветия прекращается закладка на верхушечном конусе нарастания побега настоящих стеблевых листьев, а на оси соцветия — колоса — в самой нижней части формируются зачаточные листья — брактей, которые характеризуются значительной (а у пшениц очень ранней) редукцией листовых пластинок. В это время, как показано З. П. Ростовцевой (1963), максимум деятельности меристемы в боковых метамерах осуществляется в осевых органах, в процессы роста и дифференциации листьев резко замедляются. Чем благоприятнее условия для прохождения III этапа органогенеза, тем быстрее идет редукция настоящих стеблевых листьев и переход к закладке брактей.

При переходе к III этапу органогенеза конус нарастания значительно увеличивается в размерах и вытягивается в длину. Как отмечает З. П. Ростовцева (1963), у пшеницы на III этапе органогенеза в конусе нарастания появляется различие между периферической и сердцевинной меристемой; клетки последней растут значительно интенсивнее. В периферической меристеме учащается ритм образования локусов многократного деления клеток, что хорошо видно на микрофотографиях (рис. 28).

У пшеницы, особенно в условиях нарастающей длины дня и скоротечно убывающих запасах зимне-весенней почвенной влаги, III этап проходит относительно быстро.

В благоприятных условиях для роста и развития на III этапе органогенеза конус нарастания резко увеличивается в размерах по сравнению с его состоянием на II этапе.

В начале II этапа органогенеза конус нарастания осевого побега имеет форму короткого цилиндра с куполообразной верхушкой; при переходе в III этап он значительно вытягивается и приобретает булавовидную форму с вытянутой конусовидной верхушкой; к концу III этапа органогенеза размеры конуса увеличиваются почти скачкообразно. Особенно заметно изменяется высота конуса нарастания у побегов яровой пшеницы. В результате увеличения высоты и ширины конуса нарастания к концу III этапа в значительной степени возрастает их поверхность и объем.

При задержке развития на III этапе органогенеза (что наблюдается у яровой пшеницы при раннем сроке посева в условиях короткого дня, или у озимых пшеницы при раннем наступлении весны и благоприятных условиях для роста) заметно увеличивается число метамеров — члеников зачаточ-

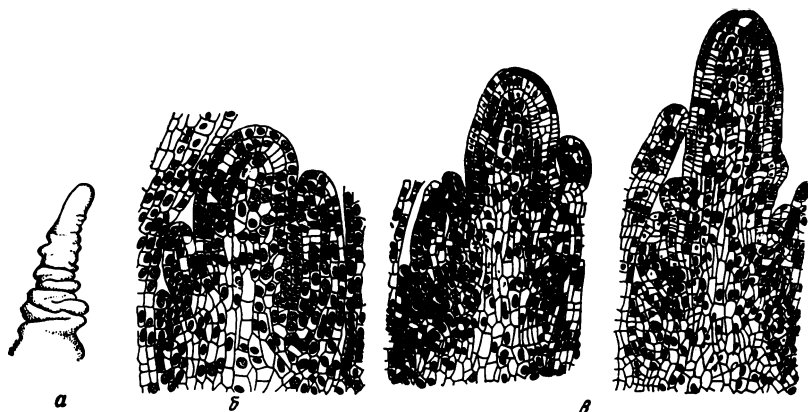


Рис. 28. III этап органогенеза

a — внешний вид конуса нарастания на III этапе (по Куперман, 1953); *б* — начало III этапа: зачатки первых брактей и их пазушных колосков; *в* — конец III этапа: зачатки брактей центральных зачаточных колосков

ного колоса (рис. 29). А в последующем, следовательно, умножается число колосков в колосе.

Таким образом, в более благоприятных условиях на III этапе органогенеза в большинстве районов возделывания пшеницы оказываются озимые формы по сравнению с яровыми. Они после завершения в течение осенне-зимнего периода стадии яровизации весной еще продолжают вегетировать. В это время преобладают пониженные температуры и облачные дни. Во многих особенно южных районах, где снег сходит рано, в конце февраля и в марте дни еще короткие, поэтому для озимых пшениц условия складываются так, что световая стадия и, следовательно, III этап органогенеза, проходит крайне медленно. Растения не могут перейти к IV этапу, и все питательные вещества устремляются в те органы, для формирования которых условия достаточно благоприятны. Идет рост верхней части конуса нарастания и усиленная сегментация его, создаются возможности для формирования в последующем длинного колосового стержня. Следовательно, во всех районах, где обеспечивается перезимовка озимых пшениц, они имеют больше возможностей формировать крупные колосья, чем сорта яровых пшениц.

Наоборот, ускорение в развитии под влиянием высоких температур, длинного дня и неблагоприятных условий для

роста (дефицит почвенной влаги, низкая относительная влажность воздуха) ведет к сокращению числа сегментов в конусе нарастания и уменьшению потенциальной продуктивности растений яровых пшениц, особенно при отсутствии полива во многих районах Юга, Украины, Северного Кавказа, Узбекистана.

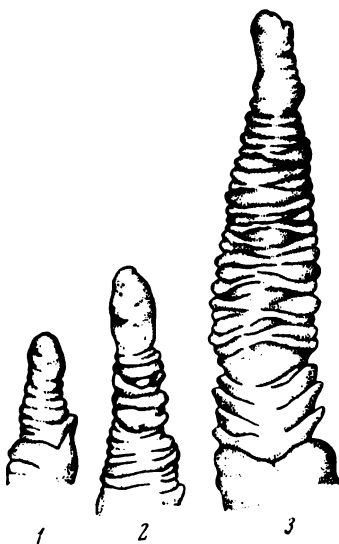


Рис. 29. Формирование длинных многоколосковых колосьев яровой пшеницы за счет усиления процесса сегментации конуса нарастания при задержке на III этапе органогенеза
 Конусы нарастания при посевах: 1 — 5/V; 2 — 15/IV; 3 — 25/IX

То обстоятельство, что при переходе к III этапу органогенеза, а также во время прохождения III, а затем IV этапов органогенеза предопределяется максимально возможное для того или иного сорта число колосков в колосе, заставило растениеводов еще задолго до открытия основных этапов органогенеза растений разработать приемы ранневесенней подкормки озимых. В СССР подкормку проводят в начале весенней вегетации (в конце февраля, в марте, апреле — в зависимости от перехода температуры через $0 + 5^{\circ}$). Аналогичные агротехнические приемы подкормки озимых пшениц азотными удобрениями, так называемая «зимне-весенняя нитрификация» посевов распространены в районах с менее суровыми зимами — в некоторых районах Закавказья, а также в Югославии, Чехословакии, Италии, Франции, Болгарии, Румынии.

Если до недавнего времени мероприятия по подкормке озимых культур приурочивались к определенным календарным датам, устанавливаемым на основании полевых опытов, то в последние годы растениеводы, используя приемы биологического контроля, перешли к внесению первой подкормки минеральными удобрениями, и в особенности азотом, в момент перехода растений пшеницы от II к III этапу органогенеза. Следующие подкормки проводятся на V и VI этапах, когда у многоцветковых сортов пшеницы (Безостая 1, Мироновская 808 и др.) в колосках развиваются фертильные цветки и, наконец, на IX—X этапах, когда определяются крупность зерна и его качество, особенно содержание белка.

Необходимость обеспечения растений питательными веществами при переходе к III этапу органогенеза (независимо от того, обеспечиваются ли они необходимыми питательными

веществами за счет основного предпахотного или предпосевного внесения удобрений, либо за счет ранневесенних подкормок) была сформулирована и экспериментально проверена Ф. М. Куперман (1955, 1957, 1958, 1964). Последующие работы советских и зарубежных исследователей, проведенные со многими культурными растениями, подтвердили решающее значение для получения высоких урожаев обеспечения растений питательными веществами на ранних этапах развития в период формирования зачаточного соцветия, а также на V—VI этапах органогенеза во время формирования генеративных органов (Афендулов, Сорокин, Брагинский, 1959; Афендулов, 1962, 1963; Батыгин, Сидоров, 1958; Бутов, 1961; Власюк, 1961; Гребенников, Халилова, 1961; Гребенников П., Гребенников В., 1968; Ерыгин, 1961; Жуков, 1962, 1964; Зуев, 1961; Кулик, 1964, 1965, 1966; Семенов, 1962, 1965, 1968; Drezgić, 1958; Drezgić, Jevtić, 1963; Kostić, 1963; Plavsić, Gazi, 1960; Popović, Kostić, 1966; Sarić, 1956, 1959, 1962; Spaldon, Andreascik, 1961; Spaldon et. al., 1964, 1966).

К сожалению, морфофизиологический анализ и метод биологического контроля при внесении удобрений, широко применяемые в исследовательской работе, еще не нашли достаточного применения в сельскохозяйственной практике.

Длительная задержка в развитии на III этапе органогенеза приводит к отмиранию уже стадийно изменившихся клеток и возобновлению роста вегетативных органов за счет клеток меристемы, несколько ранее ингибированных переходом растений к III этапу органогенеза. В последующем это выражается в израстании колоса, разрастании брактей в листья и других уродствах колоса.

Переход к III этапу органогенеза сопровождается интенсификацией как биохимических процессов в конусе нарастания, так и ростовых процессов (Куперман, 1953; Телчерова, 1962; Ростовцева, 1963).

Морфологически переход к III этапу органогенеза проявляется в росте в длину (до 1—2 см) первого надземного междоузлия и определяется фенологами как фаза выхода в трубку. Конус нарастания поднимается несколько вверх над уровнем почвы. Одновременно прекращается рост зародышевых листьев и начинается усиленный рост влагалища и особенно листовой пластинки четвертого листа. К концу III этапа органогенеза четвертый лист у многих сортов еще не завершает свой рост. Несколько вытягивается в длину зачаток пятого листа, однако он на этом этапе находится еще в трубке, образуемой влагалищем четвертого листа.

Начало III этапа органогенеза осуществляется с переходом растений пшеницы к световой (второй) стадии развития. На этом этапе органогенеза растения пшеницы, как и все длиннодневные по фотопериодической реакции растения, уско-

ряют развитие в условиях длинного дня. При этом в зависимости от географического происхождения и распространения разные сорта пшеницы по-разному ускоряют свое развитие. Как показали исследования В. И. Разумова, в зависимости от длины дня в том или ином географическом районе складывались приспособления растений к фотопериодам разной продолжительности в начальные и последующие периоды развития пшеницы.

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ КОНУСА НАРАСТАНИЯ НА IV ЭТАПЕ ОРГАНОГЕНЕЗА

IV этап органогенеза у пшеницы характеризуется началом формирования колосковых бугорков (рис. 30).

Наблюдения показывают, что и для этого этапа органогенеза необходимы определенные условия: длинный день, преобладание красно-оранжевых лучей спектра и температура 17—20°. При наличии необходимых условий для развития и роста колосковые бугорки очень быстро дифференцируются, давая начало цветкам и генеративным органам.

Из пазухи листовых валиков — брактей, прикрывающих сегменты конуса нарастания, появляются небольшие выросты, которые постепенно вытягиваются. Вначале можно сравнительно легко отметить границу между валиком и выростом — конусом нарастания второго порядка. Через очень непродолжительное время происходит как бы деформация клеток листового валика, и часть их содержимого переходит в ткани колоскового бугорка. В колосковом бугорке вскоре начинают обозначаться выросты, дающие начало колосковой оси; в нижней части обозначается складка в виде небольшого наплыва, из которой формируются колосковые чешуи.

В соответствии с очередным расположением сегментов конуса нарастания и валиков колосковые бугорки закладываются поочередно. Так же как и валики, они располагаются с двух сторон конуса нарастания, формируют лицевую (более широкую) и боковую (более узкую) сторону. Колосковые бугорки пшеницы образуются в том же порядке, в каком формировались образующие их сегменты, то есть снизу вверх, но первые колоски чаще закладываются за 3—4-м сегментом, считая от основания. Поэтому колоски в средней части зачаточного колоса почти всегда развиваются быстрее по сравнению с вышележащими.

Появление колосковых бугорков (IV этап органогенеза) в зависимости от условий иногда растягивается на 3—5 дней и больше. Это приводит к тому, что вдоль колоса рано появляется разнокачественность строения колосков. Чем выше по оси расположен колосковый бугорок, тем позже он формируется. В некоторых случаях при отсутствии условий для

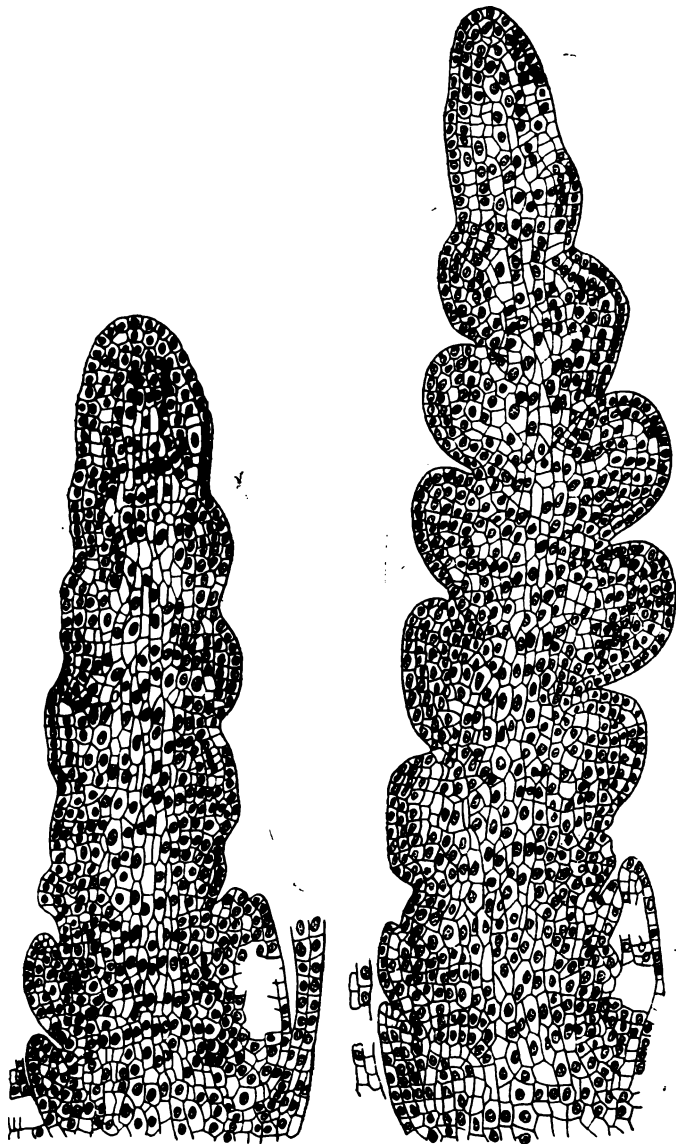


Рис. 30. Конус нарастания пшеницы на IV этапе органо-
генеза
слева — начало IV этапа; справа — конец IV этапа органогенеза (по
Оратрна, Saiduova, Вэнзс, 1934)

формирования колосковых бугорков (пониженные температуры, сильное притенение растений), в верхнем участке конуса нарастания продолжается процесс сегментации, причем сегментируется не только верхняя, но и самая нижняя часть конуса. В соответствии с этим позднюю закладку колосковых бугорков можно наблюдать как в самой верхней, так и в самой нижней части колоса, что в еще большей степени усиливает неравномерность в ходе формирования средних, верхних и нижних колосков. В то время, когда сверху и у основания колоса еще идет процесс выпячивания колосковых бугорков, в средней части завершается их дифференциация на отдельные лопасти и намечается формирование цветков. Ход и порядок формирования колосковых бугорков вдоль по колосу обуславливает широкое распространение веретеновидной формы колоса у многих сортов разных морфофизиологических типов.

Таким образом, в полевых всегда варьирующих условиях погоды верхние и самые нижние колоски в колосе закладываются в несколько иных условиях по сравнению со средними колосками.

В редких случаях, когда по каким-либо причинам задерживается формирование колосковых бугорков в средней части, наблюдается более сильный рост колосковых бугорков (и впоследствии колосков) в верхней части колоса, тогда колос приобретает так называемую булавовидную форму, характерную для десятого морфофизиологического типа. Еще реже встречаются случаи, когда при задержке в развитии и росте средних и верхних колосковых бугорков питательные вещества устремляются в самые молодые, находящиеся у основания, колосковые буторки. В этих крайне редких случаях наблюдается конусовидная или пирамидальная форма колоса. Таким образом, уже на IV этапе органогенеза под влиянием условий, типичных для района возделывания пшеницы, формируется определенный морфологический тип колоса.

Процесс дифференциации колоскового бугорка на лопасти и появление складки у его основания идут почти с одинаковой скоростью у большинства сортов как озимых, так и яровых пшениц. Чем выше температура, больше насыщенность тканей водой, длиннее день и сильнее освещенность, тем быстрее идет процесс дифференциации и тем раньше можно отметить появление цветковых бугорков. И, наоборот, чем ниже температура, меньше освещенность, освещенность и короче день, тем медленнее идет процесс формирования в колосковом буторке отдельных цветков и его органов.

Начало дифференциации первых колосковых бугорков на лопасти в какой-то коррелятивной связи (еще не изученной детально) влияет на ускорение хода формирования позже сформировавшихся колосковых бугорков. Это явление —

влияние органа, ранее возникшего на ход формирования одноименных органов, позже возникших — отмечается и на последующих этапах органогенеза. Раскрытие биологических закономерностей и физиологических причин этого явления представляет не только теоретический, но и практический интерес.

В полевой обстановке бывают случаи, когда условия недостаточно благоприятны для последовательного формирования колосковых бугорков в цветки. Происходит как бы задержка в процессе поступательного развития органов. В то же время фотосинтез, накопление питательных веществ и рост продолжают. Еще чаще это наблюдается в эксперименте, в условиях короткого дня (10—12-часовой фотопериод).

В таких случаях можно наблюдать либо простой рост — увеличение в размерах колоскового бугорка, либо рост, идущий через умножение одноименных органов. В последнем случае колосковый бугорок начинает давать новые выросты — конуса нарастания второго порядка. Колосковый бугорок (морфологически — конус нарастания второго порядка) как бы повторяет путь развития конуса роста первого порядка, и из колоскового бугорка вместо нормального колоска формируется колос; на его укороченной оси поочередно располагаются колосковые бугорки. Так формируются различные ветвистокосые формы пшеницы (рис. 31).

Для IV этапа органогенеза характерно, что наряду со сравнительно долго функционирующим верхушечным конусом нарастания преимущественное значение в конце этого этапа приобретает боковые конусы нарастания, развитие которых обычно обгоняет верхушечный конус. В начале IV этапа органогенеза, который Е. И. Ржанова и З. П. Ростовцева обозна-

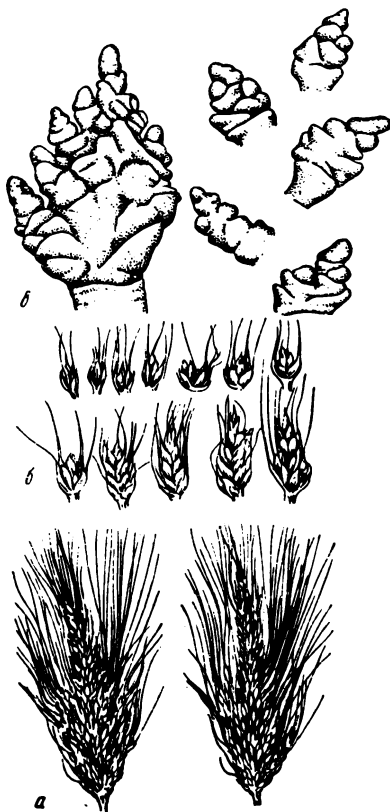


Рис. 31. Простой и ветвистый (сложный) колос твердой пшеницы (а), последовательное усложнение колосков в ветвистом колосе пшеницы (б, в)

чают как (IV_1), боковые конусы нарастания полностью состоят из промеристемы, на второй ступени IV этапа (IV_2) в них появляются различия между протодермой и основной меристемой. На третьей ступени IV этапа органогенеза (IV_3) в боковых конусах уже дифференцируются периферическая и сердцевинная меристемы и начинается внешне заметный рост этих осей.

При развитии боковых конусов нарастания (колосковых бурчков) в меристеме значительно повышается интенсивность синтеза нуклеиновых кислот. Наиболее высокого уровня на этом этапе достигает содержание свободных аминокислот, а также отмечается максимум органического кислоторастворимого фосфора (Шинкович, 1961). При определении содержания общего фосфора М. Шинкович указывает на значительное увеличение его содержания к концу IV этапа органогенеза и особенно перед переходом к V этапу. Повышенное содержание нуклеиновых кислот к концу IV этапа органогенеза смещает изoeлектрическую точку (ИЭТ) протоплазмы в более кислую сторону по сравнению с III этапом органогенеза. При этом все изменения, связанные со степенью проницаемости, сменой рН среды, и другие реакции на IV этапе протекают значительно быстрее, чем на II и III этапах органогенеза.

На IV_2 этапе изменяется тип роста клеток; из осей конусов нарастания второго порядка формируются новые метамерные органы еще стеблевого происхождения, но уже с новыми свойствами, способные образовывать лопасти соцветия. Они характеризуются уже новыми признаками.

При крайне неблагоприятных условиях для завершения IV этапа, как, например, при резком укорочении дня и отсутствии других условий для перехода к V этапу, в пазухах брактеей на IV_2 этапе вместо лопастей соцветия формируются листья, либо прицветники; побеги удлиняются и ведут к израстанию колоса и другим тератологическим изменениям.

Таким образом, с одной стороны, III и IV этапы органогенеза уже определенно отличны от I—II этапов, так как развивающаяся на III этапе ось соцветия, хотя и остается стеблевым образованием, но имеет уже и ряд специфических черт строения качественно нового органа — оси колоса. Листья на III этапе, хотя и сохраняют присущую этим органам структуру, в то же время и цитофизиологически, и анатомически, и внешне морфологически уже отличаются от настоящих стеблевых листьев и имеют свои специфические черты строения, позволяющие относить их уже к прицветникам — брактеем.

С другой стороны, на III и IV_1 этапах органогенеза верхушечные меристемы способны при замедленном развитии формировать листостебельные образования, что сближает эти этапы с I—II этапами, когда формируется вегетативная сфера

растений. Этим самым III и IV этапы определяются как этапы, относящиеся еще к ювенильному возрастному состоянию растений (см. рис. 4). Чем раньше возникают отклонения условий от нормы на III и особенно на IV₁ — IV₂ этапах органогенеза, тем в большей степени ось колоса или некоторые колосковые оси уклоняются в сторону продолжения роста вегетативной сферы и образования «облиственного» колоса. И, наоборот, чем позже на IV₁, особенно на IV₂ — IV₃ этапах органогенеза встречаются аномальные условия для развития, тем резче отклонения в развитии от нормы, тем значительнее тератологические изменения в строении колоса, тем сильнее степень «уродства» колоса (чаще встречается ветвистоклосость, либо многоколосковость на одном и том же уступе членика колоса).

Во всех случаях массового или единичного появления такого рода аномалий в строении колоса причины этого явления следует искать в первую очередь в условиях прохождения III и IV этапов органогенеза.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ЦИТОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ НА V ЭТАПЕ ОРГАНОГЕНЕЗА

Пятый этап органогенеза характеризуется началом образования и дифференциации качественно новых органов — цветков. На этом этапе осуществляется закладка тычинок, пестика и покровных органов цветка (рис. 32).

В начале V этапа идет процесс дифференциации покровных органов. У основания колоска формируются зачатки колосковых чешуй. Я. С. Модилевский, П. Ф. Оксюк и М. И. Худяк и др. (1958), изучавшие этапы органогенеза у пшеницы, отмечают, что на V₁ этапе хорошо различаются зачатки колосковых и цветковых чешуй и уже развиты лодичкули. На этом этапе начинается дифференциация тычиночного бугорка на тычиночную нить и четырехгнездный пыльник. Пестик в начале V₁ этапа у пшеницы и других злаков представляет собой довольно высокий кольцевой валик, окружающий полушаровидный зачаток семяпочки (рис. 33). Цветковые чешуи закрывают почти наполовину тычинки и пестики. В начале V₂ этапа никаких признаков подготовки ядер археспориальных клеток к мейозису в пыльниках еще не наблюдается.

В это же время в пестике формируется завязь и семяпочка. В семяпочке у пшеницы к концу V₂ этапа полностью дифференцирована археспориальная клетка.

С образованием археспориальных клеток в колосках и цветках происходит ряд существенных анатомических изменений. В конусах второго порядка — колосковых бугорках —

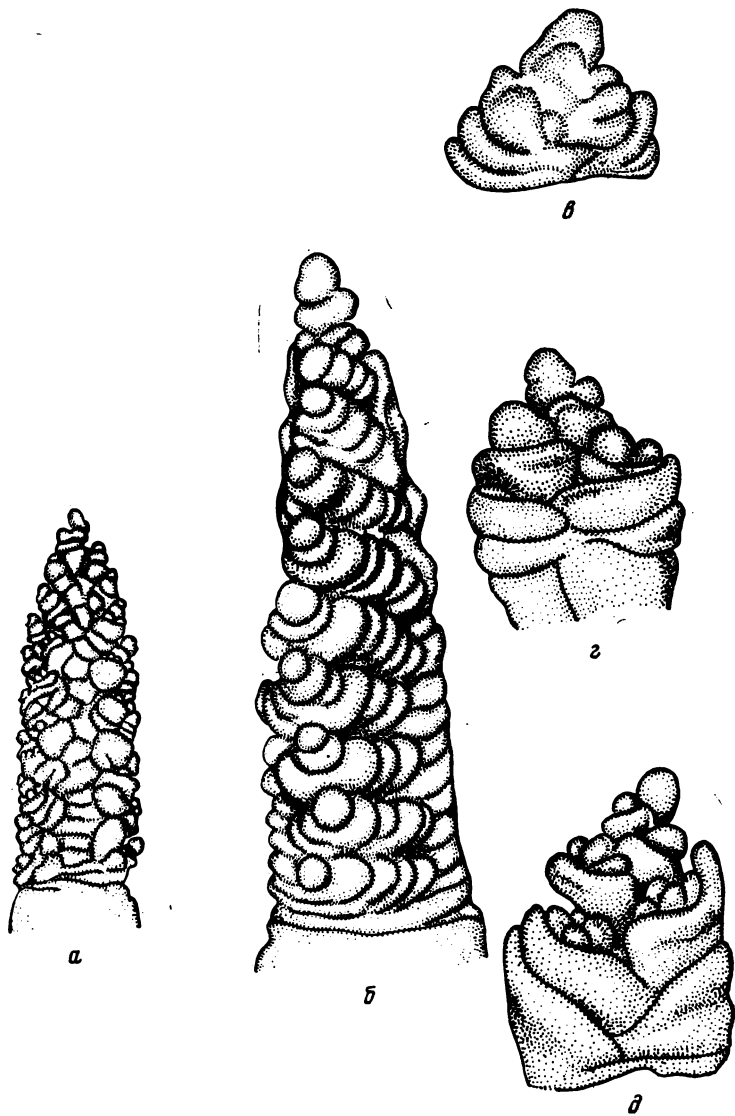


Рис. 32. Внешний вид зачаточного колоса и колосковых лопастей на V этапе органогенеза
a — боковая сторона зачаточного колоса; *б* — лицевая сторона; *в* — начало дифференциации покровных органов колоска и закладка цветковых бугорков; *г*, *д* — дифференциация цветков (закладка тычиночных и пестичного бугорков)

появляются прокамбиальные тяжи. Начало дифференциации самостоятельных проводящих путей ускоряет развитие и рост колосковых буторков, образовавшихся в начале IV₂ этапа органогенеза. Появляющиеся на верхушке конуса нарастания

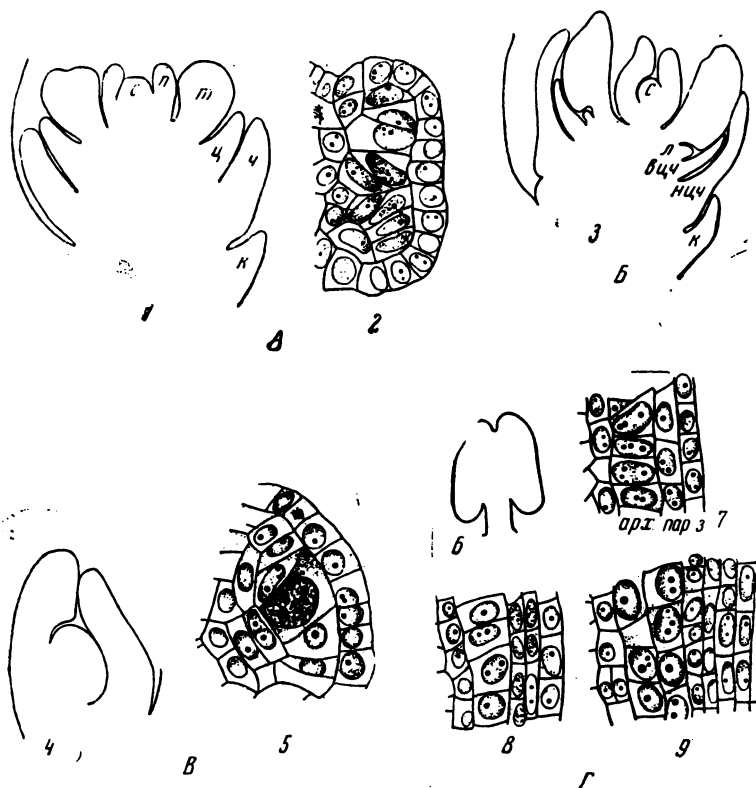


Рис. 33. V этап органогенеза

А — V₁ этап органогенеза: 1 — схема разреза через цветок; 2 — продольный разрез через гнездо пыльника того же цветка;

Б — V₂ этап органогенеза: 3 — срез через нижний цветок среднего колоска;

В, Г — V₃ этап органогенеза: 4 — схема строения пестика; 5 — верхушка нуцеллуса семязачатка из того же пестика с археспориальной клеткой; 6 — схема строения тычинки; 7 — фрагмент пыльника той же тычинки; 8 — стенка пыльника, трехслойная; 9 — археспорий в пыльнике двухрядный, стенка пыльника четырехслойная; к — колосковая чешуя, ч — цветочная чешуя, п — тычиночный буторок; л — зачаток плодolistника; с — зачаток семязачатка, нчч — нижняя цветковая чешуя; вчч — верхняя цветковая чешуя; л — околоцветная пленка; арх — археспорий; пар — слой парietальных клеток; э — эпидермис (по Модилевскому и др., 1958)

колоса новые зачатки колосковых буторков на V этапе резко отстают в росте и развитии и в дальнейшем могут сохраниться лишь в виде недоразвитых зачатков, либо же они засыхают и отмирают. Таким образом, меристема на верхушке колоса прекращает функционировать.

На V этапе значительно усиливается разнокачественность органов в колосе. Цветковые бугорки в колосках, заложившиеся первыми, значительно быстрее развиваются по сравнению с цветковыми бугорками, заложившимися позже.

Уже с самого начала формирования цветков в колосках можно отметить неравномерность в темпах роста двух нижних и последующих цветковых бугорков в колоске. В то время как в нижних цветках очень быстро формируются зачатки не



Рис. 34. Разнокачественность цветков в пределах одного колоска

Нижние цветки находятся на V₂ этапе органогенеза, верхние — на V₁ этапе; самые верхние — редуцированные

только покровных, но и генеративных органов, тычинок и пестика, в третьем и особенно в четвертом, пятом и последующих цветках замечается определенное отставание в формировании органов. Заметнее всего отставание в верхних цветках сказывается на формировании пестика.

В огромном большинстве случаев разрыв в темпах развития нижних и верхних цветков все больше усиливается, и недоразвитые верхние цветки быстро отмирают и засыхают. После выколашивания даже под микроскопом трудно бывает различить зачатки этих цветковых бугорков.

Наблюдения показывают, что если в период, когда растения переходят к V этапу органогенеза, наряду с созданием оптимальных режимов температуры и

освещения резко усилить питание растений, то можно уменьшить разрыв в темпах формирования первых двух и третьего-четвертого цветков в колосках. При обильном питании и водоснабжении не два, а четыре-пять иногда и больше цветков в колоске развиваются нормально, особенно у таких сортов с ярко выраженной синхронностью метамерного роста колосков, как Безостая 1, Мироновская 808, Бачка, Фанал, Юбилейная 50.

Разнокачественность цветковых бугорков хорошо заметна как по цитофизиологическим показателям, так и по величине цветковых бугорков, цветков и их органов (рис. 34).

В колосе при начальном развитии колосковых бугорков можно заметить определенную ярусность. Промеристема, которая дает начало цветковым бугоркам в колосках, уже в самом начале V этапа проявляет разное качественное состоя-

ние. Эти различия обнаруживаются по изоэлектрическому состоянию протоплазмы клеток меристемы разных ярусов в колосе. Наблюдается также различное содержание нуклеиновых кислот по ярусам в меристематических зачатках колосков.

Образующиеся на V этапе археспориальные клетки резко отличаются от окружающих клеток меристемы более крупными размерами и большим ядром, густой, интенсивно окрашивающейся цитоплазмой. Видимые изменения при формировании археспориальных клеток проявляются также в том, что споротенные клетки явно отстают в темпах деления: в то время как соседние клетки продолжают делиться, спорогенная клетка не проявляет никаких признаков деления.

М. С. Яковлев (1951) указывает, что в результате несоответствия в темпах деления археспориальная клетка как бы «выбивается» из обычного цикла развития, присущего всем остальным клеткам, и приобретает качественно новые особенности. Способность спорогенных клеток к дальнейшему делению весьма ограничена и не идет дальше четырех клеток (тетрад), образующихся уже на следующем, VI этапе органогенеза.

О ВЛИЯНИИ СВЕТА, ТЕМПЕРАТУРЫ И ДРУГИХ ФАКТОРОВ НА ПРОХОЖДЕНИЕ V ЭТАПА ОРГАНОГЕНЕЗА

V этап органогенеза проходит после завершения второй (световой) стадии (Куперман, 1950, 1953, 1956; Новиков, 1953, 1956). Как известно, в период дифференциации генеративных органов ведущее значение в комплексе факторов внешней среды, влияющих на скорость развития растений, приобретает спектральный состав света. Уже в ранних опытах выяснилось, что в зависимости от типа источника освещения развитие растений идет с разной скоростью. Это свидетельствовало о влиянии тех или иных лучей спектра, преобладающих в общем излучении.

В 1933 г. Разумов и несколько позже Катунский (1937), Клещнин (1943), выращивая растения длинного и короткого дня в течение 8—12 час при высокой интенсивности света и облучая их в последующие часы слабым светом различного спектрального состава, установили, что пшеница, овес, ячмень и другие культуры длинного дня ускоряли развитие в наибольшей степени, если облучались оранжево-красными лучами, причем ускорение было различным у разных видов и сортов и зависело от географического происхождения сорта.

Влияние спектрального состава света на растения на каждом этапе онтогенеза зависит от уровня всех других факторов, действующих во внешней среде. Сопряженное действие факторов в этот период особенно четко проявляется в эффекте действия спектрального состава света в зависимости от про-

должительности фотопериодов (Куперман, 1959, 1963). Эта закономерность, вскрытая сначала при изучении растений короткого дня (просо, чумиза, кукуруза, соя), проявилась и при изучении развития и роста длиннодневных растений — пшеницы, ячменя (Куперман, Мординова, Баханова, 1967).

Как видно из табл. 20, эффект действия разного спектрального состава света на рост и развитие растений наиболее четко проявляется в условиях фотопериодов, незначительно от-

Таблица 20

Действие спектрального состава света на продолжительность прохождения этапов органогенеза (в днях) у яровой пшеницы в зависимости от длины фотопериода

Этап органогенеза	Качество света, люминесцентные лампы									
	Красный, Л-27					Синий, Л-30				
	Длина дня, час									
	8	12	14	16	24	8	12	14	16	24
I—II	13	12	10	9	8	13	16	13	10	8
III—IV	21*	24	13	12	10	21*	31	23	13	11
V—VI	—	27	15	14	12	—	32*	34	20	15
VII—VIII	—	16*	13	13	12	—	—	15	13	12
IX—X	—	—	14	19	18	—	—	20	19	18
XI—XII	—	—	35	35	32	—	—	36	35	33

* Растения задерживались в развитии и начинали отмирать.

клоняющихся от нормы приспособления растений. Наибольшие и очень заметные различия в скорости прохождения этапов органогенеза наблюдались при 14-часовом фотопериоде. В крайне неблагоприятных условиях для развития и роста (учитывая сравнительно невысокую интенсивность света в люминесцентных камерах) растения пшеницы переходили к III этапу и затем постепенно начинали отмирать; различий в действии разного качества света не было. Они не проявлялись и в наиболее благоприятных условиях для развития и роста скороспелого сорта Гарнет, относящегося к первому морфофизиологическому типу, при 24-часовой длине фотопериода.

Характерно, что эффект действия спектрального состава света в наибольшей степени проявлялся на V—VI этапе органогенеза. Этим самым и на пшенице подтверждались представления о ведущем значении спектрального состава света на V и VI этапах органогенеза.

В последние годы как в СССР, так и за рубежом, в исследованиях действия разного спектрального состава света из-за отсутствия достаточно мощных источников монохроматическо-

го света применяется схема опытов, в которой действие спектрального состава света изучается в условиях дополнительного досвечивания люминесцентными лампами (Шульгин, 1967). В этих экспериментах выявилось, что наряду с ускоряющим действием красно-оранжевого света на развитие и рост растений большое значение (при применении ламп накаливания в качестве источника освещения) имеют дальние красные лучи. Влиянию дальнего красного или темно-красного света ныне посвящено уже много работ (Downs, 1956, 1959; Muschik, 1960; Mathon, Stroun, 1960; Friend, 1964; Шульгин, 1966; Куперман, Русу, 1966; Куперман, Шестунов, 1966).

Начиная с 1940 г. нами в течение более 25 лет исследовалось влияние спектрального состава света в условиях естественной солнечной радиации, при искусственном освещении в люминесцентных камерах и при сочетании солнечной радиации с дополнительным освещением люминесцентными лампами разного спектрального состава света.

Уже первые опыты показали различия в развитии пшеницы в зависимости от структуры фотопериода и качества света в разные часы суток (табл. 21).

Таблица 21

Влияние различного светового режима на развитие и рост яровой пшеницы Лютеценс 62 (посев 20/V; наблюдения 10/VII)

Вариант фотопериода	Высота растений до верхушки верхнего листа, см	Число листьев	Фаза развития	Этап органогенеза	Длина конуса нарастания или соцветия, мм
Контроль (с 3 час 30 мин до 21 час 30 мин.)	76	7	Цветение	IX	82
Короткий день (середина дня) (с 9 до 18 час)	46	8	Кущение	III	1,5
Первая половина дня (с 4 до 13 час)	60	6	Стеблевание	VII	38
Первая половина дня (с 6 до 15 час)	54	7	Выход в трубку	IV	12

Как видно из этих данных, в условиях одинаковых фотопериодов (9 час) растения развивались различно в зависимости от того, в какие часы суток они получали свет.

Неоднозначность действия света в разные часы суток особенно отчетливо проявилась в заполярных условиях в опытах, проведенных в 1953 г. на Беломорской биологической станции (табл. 22).

На неравнозначность полуденного и вечернего освещения для развития пшеницы — длиннодневного растения — указы-

**Влияние различного светового режима на развитие и рост
яровых пшениц; Беломорская биостанция МГУ
(по Куперман, Шульгину, 1953)**

Вариант фотопериода	Этап органогенеза на 30-й день после всходов		Длина конуса на- растания, соцветия, см	
	Люте- цес 62	Горден- форме 189	Люте- цес 62	Горден- форме 189
Полярный день (24 час)	VII—VIII	VII	4,7—6,0	4,00
Длинный день (с 6 до 22 час) . .	VII	VII	4,00	4,00
Короткий день:				
первая половина дня (с 6 до 14 час)	VI	IV	1,45	0,35
вторая половина дня (с 14 до 22 час)	IV	II—III	0,35	0,01
день (с 10 до 18 час)	II	II	0,05	0,01
Полярная ночь (с 22 до 6 час) . .	II—III	Погибли	0,05	Погибли

вают также данные одного из опытов Б. С. Мошкова (1961). Посевы яровой пшеницы «Память Урала» на делянках площадью 1 м² от появления всходов и до созревания семян закрывались фотопериодическими кабинками на два и три часа в различные периоды дня. Как указывает автор, лишение пшеницы в полуденные часы (с 11 до 14 час) освещения сказалось меньше на сокращении урожая, чем выключение утренних часов. Так, если продуктивность пшеницы в контроле, на естественном длинном дне, принять за 100%, то в варианте с выключением света днем на 3 час продуктивность растений снизилась до 82%, а при исключении на 3 час утреннего или вечернего освещения — до 52%. Опыты с искусственными источниками света во многом подтвердили результаты полевых и географических опытов.

Растения пшеницы в морфогенетических реакциях отражают в известной мере условия световых режимов тех широт, к которым они приспособились в течение длительной культуры. Это отчетливо видно из данных, полученных в опытах с двумя сортами пшениц, относящимися к разным морфофизиологическим типам: Гарнет — скороспелый сорт северной селекции и Пуза — скороспелый сорт из Индии (Шульгин, 1965).

Как видно из табл. 23, сорт северной селекции Гарнет развивается тем быстрее, чем больше длина дня; при этом в условиях красного света несколько быстрее, чем при синем. Южный сорт пшеницы — Пуза тоже развивается быстрее с удлинением дня, но ее развитие в меньшей степени зависит от спектрального состава света. Наибольшее влияние спектрального состава света наблюдается при 16-часовом фотопериоде (судя по размеру соцветия); на коротком дне (крайне

Влияние спектрального состава света на скорость развития и продолжительность этапов органогенеза различных морфофизиологических типов пшеницы в зависимости от длины фотопериода (по Шульгину, 1965)

Период освещения*	Дни от всходов		Продолжительность этапов органогенеза, дни						
	25	42	I—II	III	IV	V	VI	VII	VIII

Сорт Гарнет

8e+4к	IV**	VI	10	13	12	4	7	—	—
	0,8	5,0							
8e+4c	III—IV	V	10	13	12	7	8	—	—
	0,7	2,9							
8e+8к	V	VII	10	7	4	5	4	9	—
	2,3	14,5							
8e+8c	IV	VII	10	7	9	10	4	10	—
	1,4	5,8							
8e+16к	VI	IX	10	4	5	4	4	6	6
	10,4	60,0							
8e+16c	V	VIII	10	4	7	5	7	6	6
	3,5	53,0							

Сорт Пуза

8e+4к	IV	VI	12	6	7	8	11	—	—
	1,3	5,8							
8e+4c	IV	VI	12	6	5	10	10	—	—
	1,4	6,7							
8e+8к	V	VII	10	4	6	6	6	14	—
	3,0	30,4							
8e+8c	V	VII	12	6	5	3	10	—	—
	3,2	15,2							
8e+16к	VI	VIII	10	4	4	7	5	7	8
	7,8	60,3							
8e+16c	VI	VIII	10	6	4	5	2	13	7
	4,2	60,0							

* В этих и последующих таблицах основной период освещения—естественное освещение (e), дополнительный—красный свет (к), синий свет (с).

** В числителе—этап органогенеза, в знаменателе—размер соцветия (в мм).

неблагоприятном для развития) и непрерывном дне (оптимальном для развития) влияния спектрального состава почти не проявляется.

Как отмечает И. А. Шульгин (1965), один и тот же по продолжительности фотопериод, так же как и определенный спектральный состав света, вызывает разную ответную реакцию растений (табл. 23) в зависимости от морфофизиологического типа растений и этапа органогенеза. Так, у обоих сортов пшеницы длительность I—II этапов органогенеза практически одинакова во всех вариантах и, следовательно, на I—II этапах длина фотопериода и качество света не оказывают влияния на темпы развития пшениц как северной, так и южной селекции.

Длительность III этапа у северного сорта зависит от длины фотопериода и не зависит от качества света; у южного же сорта независимо от длины фотопериода III этап проходит за 4—6 дней, при этом в условиях длинного дня несколько быстрее при красном свете. Длительность IV этапа у южного сорта Пуза мало зависит от длины фотопериода, а влияние качества света проявляется лишь при укорочении дня. У северного сорта Гарнет с укорочением фотопериода увеличивается длительность IV этапа, причем красный свет в меньшей степени задерживает развитие, чем синий. В условиях короткого дня влияние качества света на продолжительности IV этапа не проявляется.

В период формирования зачаточных цветков (V этап) и пыльцы (VI этап) красный свет в условиях длинного дня ускоряет развитие северного сорта и задерживает развитие южного сорта.

Таким образом, световой режим в отдельные периоды органогенеза пшеницы оказывает неодинаковое действие; скорость развития на одних этапах зависит от длины фотопериода, на других — от спектрального состава света, а также совместного влияния спектрального состава и длины фотопериода. В 1943—1950 гг. (Куперман, 1950, 1953, 1968) было отмечено различие в темпах развития пшеницы в зависимости от того, получали ли растения при одной и той же продолжительности фотопериода свет в первую или во вторую половину дня.

И. А. Шульгин (1965), анализируя эти явления, указывает, что они могут быть связаны не только со спектральным составом света, но обусловлены и интенсивностью света в те периоды дня, в течение которых роль низкоэнергетических световых реакций наиболее велика. Такими периодами, как известно, являются утренние и вечерние часы естественного дня. На этом основании были высказаны предположения (Куперман, 1953; Шаин, 1963; Шульгин, 1965; Ржанова, Ахундова, 1965) о том, что темпы развития и роста растений

определяются не только продолжительностью фотопериода, интенсивностью света и спектральным составом, но и последовательностью наступления разных световых режимов и характером световых реакций растений в первые и последние часы суток. Известно, что эти отрезки дня по длительности, интенсивности и спектральному составу света различны в пояском и широтном разрезе в разные времена года (Шульгин, 1967).

С целью выяснения вопроса о значении порядка чередования света различной интенсивности и спектрального состава была проведена серия опытов; изучалось влияние на скорость развития растений разного спектрального состава при различных чередованиях слабого и сильного света (табл. 24).

Придавая большое значение слабому освещению в утренние и вечерние часы, в этот опыт был введен вариант, в котором слабое освещение предшествовало и следовало за периодом сильного освещения (варианты 3 и 6). Оказалось, что при оптимальном для данного вида растений спектральном составе света развитие происходило быстрее всего, когда свет слабой интенсивности давали в два отрезка — утром и вечером так, как это обычно бывает в природе.

Таблица 24

Влияние спектрального состава света при различных чередованиях слабого и сильного света на скорость развития растений пшеницы сорта Гарнет (длина дня 16 час, всходы—25/VII 1963 г.)

Вариант	18/VIII	26/VIII
8к+8е	$\frac{V^*}{2,40}$	$\frac{VI}{5,0}$
8е+8к	$\frac{V}{2,70}$	$\frac{VII}{8,0}$
4к+8е+4к	$\frac{VI}{3,45}$	$\frac{VII}{14,2}$
8с×8е	$\frac{IV}{1,15}$	$\frac{V}{1,8}$
8е+8с	$\frac{IV}{1,20}$	$\frac{V}{1,8}$
4с+8е+4с	$\frac{IV}{1,70}$	$\frac{V}{2,3}$

* В числителе—этапы органогенеза, в знаменателе—размеры верхушечного соцветия (в мм).

«Концевой эффект» действия спектрального состава света на развитие и рост растений был подтвержден дальнейшими совместными исследованиями лаборатории биологии развития растений МГУ (Куперман, Мординова, Баханова, 1967) и лаборатории фотосинтеза Института физиологии растений АН СССР (Шульгин, 1967).

Начиная с 1964 г. проводились опыты, в которых в последние часы дополнительного освещения изменяли качество света. В этих опытах (табл. 25) растения развивались в условиях чередования сильного естественного освещения и слабого люминесцентного света при общей продолжительности фотопериода 12 час и 16 час. В первой серии опытов при 16-часовой длине фотопериода «концевые часы» заканчивались 4 час синего света, следующими за 4 час красного света, либо за 4-часовым интервалом темноты, и, наоборот, — при такой же длине дня (16 час) в «концевые часы» синий свет сменялся красным. Все варианты первой серии опытов осуществлялись на фоне благоприятной длины фотопериода (16 час) для развития длиннодневных форм.

Вторая серия опытов проводилась при фотопериоде неблагоприятном по длине дня (12 час). Повторялись варианты с «концевыми часами» синего света, следующего за красным светом или темнотой, и, наоборот, красного, следующего за синим светом (варианты 7—10).

Результаты опытов (табл. 25) не только подтвердили уже имеющиеся в литературе данные, но и выявили новые интересные факты, которые доказывают «концевой эффект» действия спектрального состава света.

Таблица 25

Этапы органогенеза пшеницы в условиях различных световых режимов (при разном сочетании дополнительного освещения красным и синим светом) (по Куперман, Мординовой, Бахановой, 1967)

Вариант	Фотопериод, час	Порядок чередования	Дни от начала всходов		
			14	33	57
1	16	8e+4c+4c	II	V	VII
2	16	8e+4к+4c	II—III	V	VII
3	16	8e+4т+4c	II	IV	VI
4	16	8e+4к+4к	III—IV	VII	IX—X
5	16	8e+4c+4к	III	VII	VIII—X
6	16	8e+4т+4к	II	VI	VIII
7	12	8e+4c	II	IV	V
8	12	8e+2к+2c	II	III—IV	V—VI
9	12	8e+4к	II	V	V—VI
10	12	8e+2c+2к	II	IV—V	VI

Как видно из табл. 25, растения пшеницы четвертого варианта, когда общая длина фотопериода и качество дополнительного света были близки к оптимальным (8 час естественного освещения + 8 час красного света) развиваются наиболее быстро; это особенно заметно на 33-й и 57-й день.

В условиях 16-часовой длины дня, но при синем свете растения отставали в развитии на два-три этапа. В тех вариантах опыта, где была такая же длина дня (16 час), растения пшеницы по-разному реагировали на спектральный состав света в зависимости от «концевых отрезков» фотопериода. Если при одной и той же суммарной длине и мощности света «концевых отрезков» развитие идет за счет красного света (вариант 8e+4c+4к), то растения пшеницы почти не отстают в развитии от варианта 8e+8к; 4 час синего света, предшествующие «концевым часам» красного света, не задерживают развитие растений, и влияние синего света в этом варианте почти не проявляется.

Если же 4 час красного света следуют за естественным освещением, а в течение 4 «концевых» часов на растения воздействует синий свет, то растения пшеницы значительно отстают в развитии. Интересно отметить, что растения горчицы — длиннопдневные, «синецветные» — реагировали в этом же опыте с различными «концевыми часами» диаметрально противоположно пшенице. Таким образом, эти реакции растений весьма закономерны и общи многим видам.

Не менее интересны и другие факты, отмеченные в этих работах, а именно: при прерывании фотопериода на два или четыре часа развитие задерживается в меньшей степени, если в «концевые часы» пшенице дается красный свет. И, наконец, даже при неблагоприятной для пшеницы 12-часовой длине фотопериода все же как тенденция проявляется «концевой эффект» красного света; это особенно заметно на V—VI этапах.

Эти и ряд других экспериментов дают основание сделать некоторые выводы. Во-первых, пшеница является растением длиннопдневным, «красноцветным» и качество света для длиннопдневного растения имеет существенное значение; во-вторых особое влияние оказывает спектральный состав света на пшеницу в «концевые часы» дня, и в том числе в утренние, когда у растений северных и умеренных широт фотоморфогенетические реакции связаны с преобладанием в световом потоке прямой солнечной радиации оранжево-красных лучей; в-третьих, критический период к спектральному составу и интенсивности света совпадает у пшеницы с прохождением V и VI этапов органогенеза — началом генеративной фазы. V и VI этапы органогенеза, как показывают исследования многих авторов, являются «критическими» по отношению к воде и температуре. Так, для нормального развития растений на V этапе орнано-

генеза необходима более высокая температура сравнительно с предшествующими этапами (Куперман, 1953; Новиков, 1956; Баранникова, 1956; Разумов, 1961; Олейникова, 1959; Новиков, Бурень, 1965; Бурень, 1965).

В опытах В. М. Бурень (1965) исследовалось влияние температуры на прохождение и, особенно, продолжительность V и VI этапов органогенеза у пшениц разных морфофизиологических типов (сорт Бафле из высокогорных районов Чили; местный Тибетский, возделываемый до высоты 3850 м над уровнем моря; сорт Дика 914, высеваемый в Грузинской ССР на высоте 2000 м над уровнем моря, и два сорта из степных районов — Акмолинка 1 из Казахстана, и Лютесценс 758, выведенный в Саратове). Установлено, что снижение температуры с 20 до 10° в период прохождения третьей стадии развития (V и VI этапов органогенеза) удлинит продолжительность этого периода вдвое и даже втрое. Так, если почти у всех испытываемых сортов при температуре 20° продолжительность V и VI этапов — 11—13 дней, то при 10° — 26—40 дней. При этом у пшениц степного происхождения значительно снижается и число цветков, развивающихся в зачаточных колосках, о чем можно судить по числу зерен в колосе, которое от 21,5 (если V—VI этапы проходят при 20°) падает до 6,2 — при 10°. В этих же условиях высокогорные пшеницы, приспособленные к относительно низкой температуре на V—VI этапах, теряли всего лишь три-четыре цветка.

Исследования З. Д. Баранниковой (1956) показали, что снижение температуры на третьей стадии приводит к частичному лизису археспориальной ткани в тычиночных и пестичных бугорках цветков, и в результате часть цветковых бугорков, заложившихся в начале V этапа, отмирает.

Запаздывание выколашивания у некоторых сортов на севере, так же как и высокий процент стерильности, в значительной мере определяются низкой температурой воздуха и почвы в период прохождения V—VI этапов органогенеза. Так, в опытах Л. Р. Петровой (1958) у растений яровой пшеницы, корневая система которых находилась при температуре 8—10°, дифференциация зачаточного колоса началась на 12 дней позже, и цветков при этом сформировалось на 25—30% меньше по сравнению с растениями, у которых корневая система развивалась при температуре 15—20°.

Для формирования колоса и цветков в колосках большое значение имеет почвенное питание. Так, по данным Н. З. Станкова (1938) и Л. А. Зуева (1961), очень высокие нормы азота приводят к некоторой задержке на III—V этапах органогенеза и к увеличению числа метамерных органов. Недостаток азота в почве также задерживает прохождение IV—V этапов органогенеза, но одновременно ведет к уменьшению числа колосков, цветков и, следовательно, зерен в колосе.

Наличие в питательной среде достаточного количества фосфора ускоряет прохождение IV—V этапов органогенеза, а число колосков и цветков в колосе уменьшается. При недостатке фосфора V—VI этапы проходят ненормально, и в результате даже в тех случаях, когда растения достигают VIII этапа и выколашиваются, из-за стерильности пыльцы и аномалии семян они не завязывают зерновок.

Отклонения в соотношении элементов питания (азота к фосфору или азота к калию) на IV—VI этапах органогенеза приводят к запаздыванию и аномалиям в строении колоса и цветков (Петин, Зак, 1938; Овечкин, 1940; Куперман, 1955, 1956).

К числу наиболее существенных факторов, влияющих на процессы, проходящие по V—VI этапам органогенеза, и на формирование колоса, следует относить влажность воздуха и почвы (Петров, Минина, 1939; Минина, Игрицкая, Мацкевич, 1941; Заблуда, 1938, 1940, 1948; Петров, Грамматикати, 1954; Носатовский, 1954; Петин, 1959).

По вопросу о водном режиме и влиянии влагообеспеченности растений на разных этапах органогенеза, так же как и по вопросам влияния минеральных элементов на развитие и рост, имеется много материалов, которые изложены в соответствующих разделах данного тома, посвященного физиологии пшеницы.

VI ЭТАП ОРГАНОГЕНЕЗА И ОСОБЕННОСТИ ЕГО ПРОХОЖДЕНИЯ

VI этап характеризуется дальнейшим формированием соцветия и цветка. На этом этапе уже четко проявляются родовые и видовые различия в строении колоса, колосков и цветков. На VI этапе отмечается усиленный рост колосковых чешуй и еще незначительный, но уже заметный рост цветковых чешуй (рис. 35). На VI этапе растут тычиночные нити, но они еще пока короче пыльниковых мешков. Плодолистик удлиняется, и формируются рыльца. В материнских клетках микро- и макроспор проходит мейозис (рис. 36). В пыльниках и семяпочках мейозис у пшеницы, как и у ячменя, проходит почти синхронно.

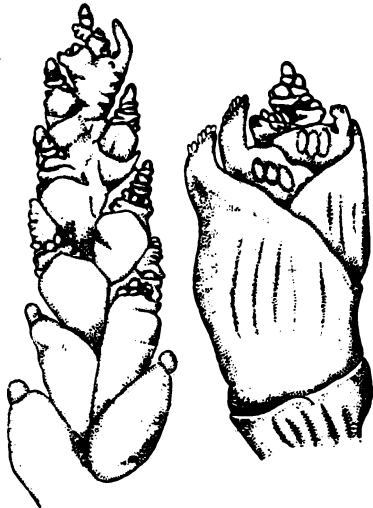


Рис. 35. Внешний вид колоса и колоска в конце VI этапа органогенеза (по Куперман, 1953)

В результате мейозиса наблюдается образование четырех микро- и макроспор, которые не равнозначны. Как правило, одна из них растет и развивается, а три разрушаются и, по-видимому, ассимилируются четвертой. В результате в меристематической ткани тела семязпочки образуется зародышевый мешок с большой центральной вакуолью, характерной для зародышевого мешка у покрытосеменных растений.

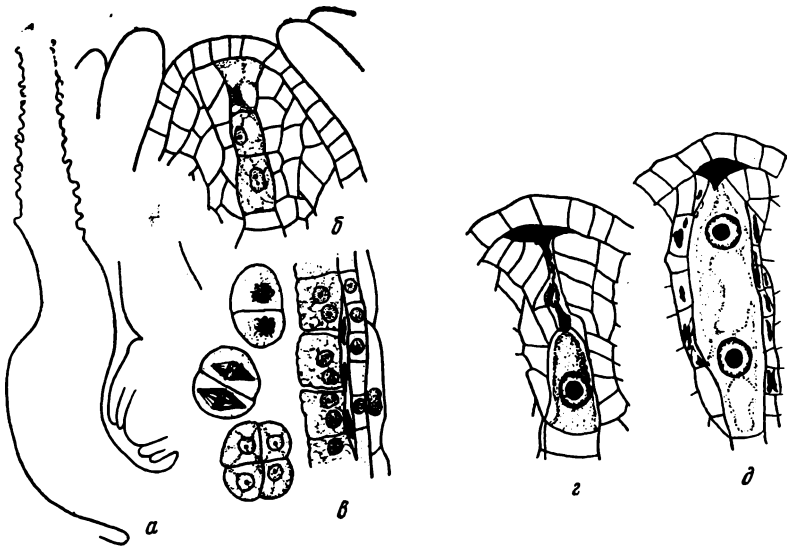


Рис. 36. VI этап органогенеза пшеницы (по Модилевскому и др., 1958)
 а — пестик с семязпочкой, начало образования сосочков рыльца; б — образование макроспора; в — тетрада микроспор, метафаза второго деления мейозиса, начало разрушения клеток тапетума; г — одноядерный зародышевый мешок; д — двухядерный зародышевый мешок

В пыльниках на VI этапе органогенеза образуются одноядерные микроспоры, покрытые экзиной и интиной.

С завершением мейозиса и образованием тетрад происходит ряд существенных изменений в клетках различных слоев пыльника и семязпочки. У пшеницы к началу мейозиса в клетках внутреннего слоя оболочки пыльника (тапетума) увеличивается размер ядра и затем идет процесс их митотического деления: клетки тапетума становятся двухядерными.

Перед мейозисом концентрация ДНК в ядрах материнских клеток увеличивается. В процессе мейозиса протоплазма микроспор обогащается РНК. В археспориальных материнских клетках макроспор во время мейозиса ассимиляция рибонуклеопротеидов в плазме макроспор усиливается. Тетрады макроспор характеризуются высокой концентрацией сво-

бодных фосфатных групп РНК и кислых белков (Фурсов, 1960, 1964).

Через несколько дней после образования тетрад и формирования одноядерных клеток быстро развиваются мужской и женский гаметофиты и растения переходят к VII этапу.

Одновременно с образованием тетрад, развитием микро- и макроспор идут процессы усиленного роста всех генеративных органов. Образующиеся при этом различные активные ростовые вещества, типа витаминов и гормонов, влияют не только на рост завязи, пыльников, но и вегетативных органов побега: на VI этапе усиливается рост средних междоузлий стебля, листовых пластинок, влагалищ листьев определенных ярусов, изменяется также соотношение между ростом сосудистых пучков в листьях и клеток листовой паренхимы, что проявляется в ярусной изменчивости строения листьев.

VII ЭТАП ОРГАНОГЕНЕЗА И ОСОБЕННОСТИ ЕГО ПРОХОЖДЕНИЯ

На VII этапе органогенеза (рис. 37) осуществляется формирование мужского и женского гаметофита и подготавливаются процессы гаметогенеза.

Еще на VI этапе органогенеза тетрада распадается на отдельные клетки. С момента полного растворения оболочки материнской клетки микроспор вокруг каждой из клеток тетрады начинает формироваться новая оболочка, и микроспора превращается в пыльцевое зерно. Пыльцевое зерно постепенно увеличивается в размерах, появляется крупная вакуоль, ядро постепенно оттесняется к оболочке и из состояния покоя переходит к делению.

Первое деление пыльцевого зерна, которое приводит к образованию вегетативной и генеративной клетки, представляет собой начало образования мужского гаметофита и означает фактический переход к VII этапу органогенеза. Образующиеся при этом генеративная и вегетативная клетки обычно неодинаковой величины с различного размера ядрами. Генеративная клетка имеет меньшие размеры, небольшое, но богатое хроматином ядро с маленькими ядрышками. Плазма и ядро генеративной клетки отличаются от вегетативной более густой консистенцией, значительно интенсивнее окрашиваются красителями. Вегетативная клетка обычно больших размеров, ядро в ней крупное, бедное хроматином, с одним-двумя ядрышками (иногда больше).

В нормальных условиях у большинства видов покрытосеменных растений зародышевый мешок возникает из нижней клетки тетрады макроспор, три остальные клетки макроспор оттесняются кверху и редуцируются. Развивающаяся вначале нижняя клетка одноядерная, но вскоре ее ядро делит-

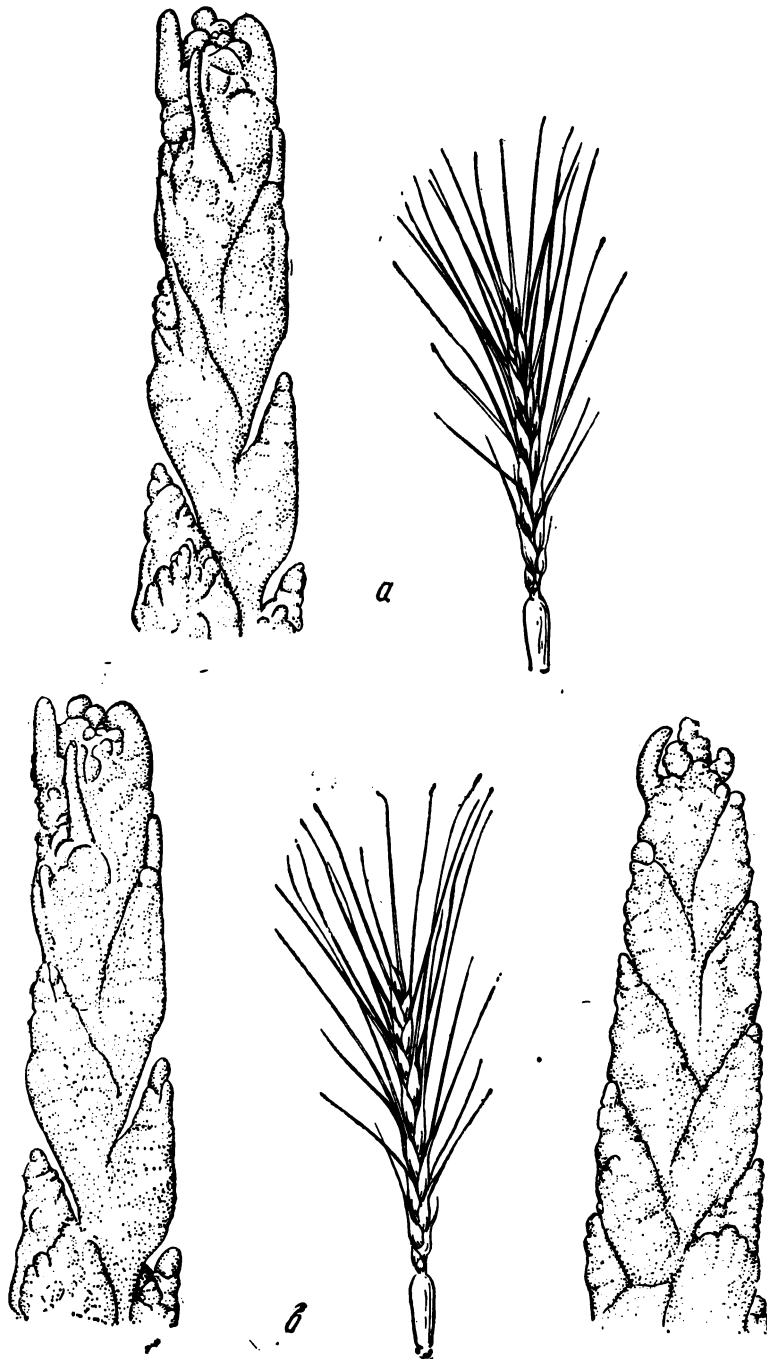


Рис. 37. VII этап органогенеза
 а — VII₁ этап; б — VII_{2,3} — этап

ся, образуются два ядра, которые отходят к противоположным полюсам клетки. Таким образом, образуется двухъядерный зародышевый мешок, причем в центральной части клетки возникает разделяющая их вакуоль.

Далее на VII этапе оба ядра двухъядерного зародышевого мешка снова делятся, образуя четырехъядерный зародышевый мешок. После еще одного деления каждого из четырех ядер образуется уже восьмиядерный зародышевый мешок. Таким образом, как отмечает М. С. Яковлев (1965), образуется восьмиядерная биполярная ценоцитная структура.

Так же интенсивно, как и все органы цветка, на VII этапе увеличивается в размерах зародышевый мешок и вместе с ним и семяпочка в целом. Но в это же время происходит и процесс разрушения тканей семяпочки, которые постепенно распадаются и переходят в вещества, питающие растущий зародышевый мешок.

Таким образом, на VII этапе рост, развитие и органогенез зародышевых мешков осуществляются за счет ассимиляции и диссимиляции окружающих их клеток и тканей семяпочки, а последние растут и развиваются за счет клеток и тканей завязи.

На VII этапе в нормальных условиях идет процесс подготовки к образованию основных групп специализированных клеток женского гаметофита. Из восьми клеток образуются три клетки яйцевого аппарата (вверху), три клетки антиподиального аппарата (внизу) и одна центральная клетка сначала двухъядерная, а затем, после слияния полярных ядер, одноядерная.

Таким образом, зрелый зародышевый мешок образует в конечном счете три группы специализированных клеток, каждая из которых выполняет определенную физиологическую функцию: яйцевую, антиподиальную и эндоспермиальную. Группы эти имеют свою, как указывает М. С. Яковлев (1965), ясно выраженную специфику обмена. В то же время они объединены в зародышевом мешке и составляют единую систему.

У пшеницы, как установили Я. С. Модилевский, П. Ф. Оксюк, М. И. Худяк и др. (1958), до того как клетки яйцевого аппарата приобретают специфичное для них строение, антиподы быстро размножаются. Одновременно антиподиальные клетки значительно увеличиваются в размерах. Гипертрофия антипод и их расположение в зародышевом мешке со стороны плаценты, на пути прохождения питательных веществ из материнского растения, свидетельствует об их активной роли в питании развивающегося зародышевого мешка.

Я. С. Модилевский (1950) предполагает, что антиподы являются органом — посредником между спорофитом и жен-

ским гаметофитом. Они воспринимают и превращают питательные вещества в такие формы, которые могут быть ассимилированы растущим гаметофитом. Однако эта роль их, по-видимому, имеет место лишь на VII этапе органогенеза.

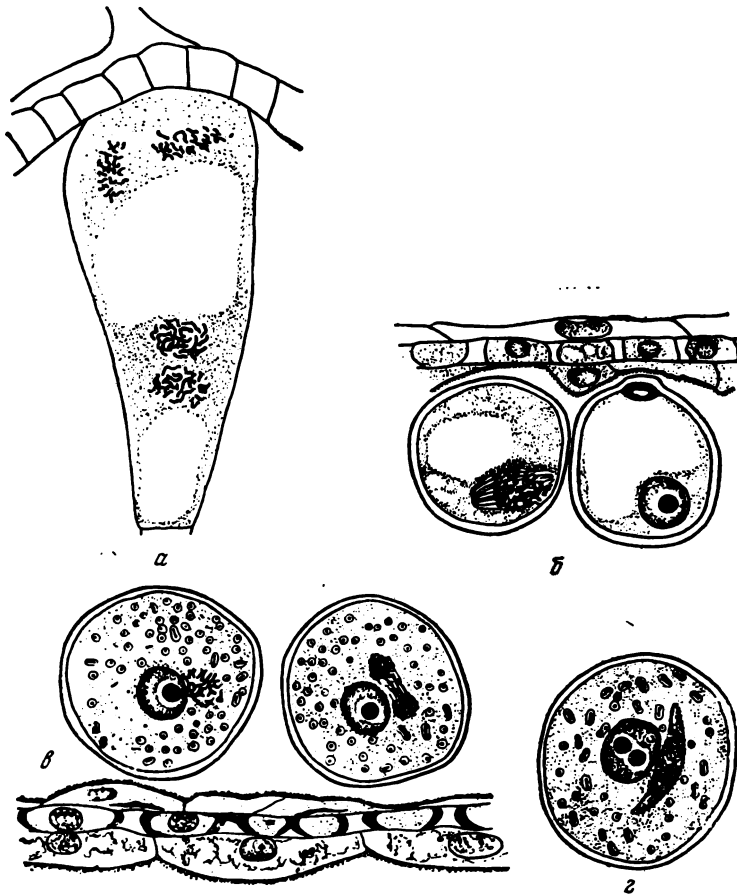


Рис. 38. VII этап органогенеза

a — VII, этап — четыре метафазы третьего деления в зародышевом мешке; *б* — одноядерное пыльцевое зерно, первое деление ядра пыльцевого зерна; *в* — VII, этап, деление генеративной клетки; остатки тапетума, фиброзный слой и эпидермис пыльника; *г* — VII, этап органогенеза, пыльцевое зерно с вегетативной и генеративной клетками (по Модялевскому и др., 1958)

Одновременно с образованием четырех—восьми ядер в зародышевом мешке, как уже указывалось, происходит деление и в микроспорах; образуются вегетативная и генеративная клетки (рис. 38). В цитоплазме вегетативной клетки у пше-

ницы, как и у других злаков, образуется множество крахмальных зерен.

Процессы, протекающие в генеративной сфере организмов, влияют на изменения темпов роста вегетативной сферы пшеницы. Так, на VII этапе идет усиленный рост в длину всех органов колоса: колосового стержня, колосковых и цветковых чешуй; быстро растут в длину и в объеме тычиночные нити, пыльники и столбик пестика.

На этом этапе у пшеницы в зависимости от условий питания, влагообеспеченности и особенно освещенности растений определяется степень рыхлости колоса. Так, например, чем ниже интенсивность освещения на VII этапе и чем меньше в световом потоке коротковолновых лучей, тем больше вытягиваются в длину членики оси колоса, тем более рыхлым будет колос. Наоборот, прямое солнечное освещение, богатое коротковолновой частью спектра, высокая температура, повышенная сухость почвы и воздуха на VII этапе — приводят к формированию плотного колоса.

Морфологические изменения чаще несколько отстают от цитофизиологических и цитозембриологических процессов, реже совпадают с ними.

КОЛОШЕНИЕ. VIII ЭТАП ОРГАНОГЕНЕЗА И ОСОБЕННОСТИ ЕГО ПРОХОЖДЕНИЯ

На VIII этапе завершаются процессы формирования всех органов колоса и цветков в колосках. В зависимости от вида и сорта пшеницы этот этап характеризуется различной продолжительностью.

VIII этап, совпадающий у пшеницы с выколашиванием, сопровождается заметными изменениями в строении пыльцевых зерен и зародышевых мешков. К этому времени в цитоплазме яйцеклетки появляется много мелких крахмальных зерен. Они не окрашиваются основным фуксином, но слабо окрашиваются йодом.

Генеративная клетка делится, и образуются два спермия. Процессы формирования генеративных органов уже давно и детально изучаются эмбриологами (Поддубная-Арнольди, 1964; Модилевский и др., 1958; Яковлев и др., 1965; Фурсов, 1960, 1964, 1965).

На VIII этапе, во время выколашивания, тычинки часто бывают еще незрелыми, а столбики не имеют распушенных рылец; резко возрастает физико-химическая и биохимическая разнокачественность пыльцы и рыльца столбика. На этом этапе уже можно наблюдать хорошо выраженную крупнозернисто-сетчатую хроматиновую структуру (рис. 39), которая сходна со структурой ядер в поздней телефазе.

В период выколашивания пшеницы все органы цветка приобретают типичные, видовые, разновидностные, сортовые признаки колоса, колоска и цветка, в том числе характерную для разновидности окраску.

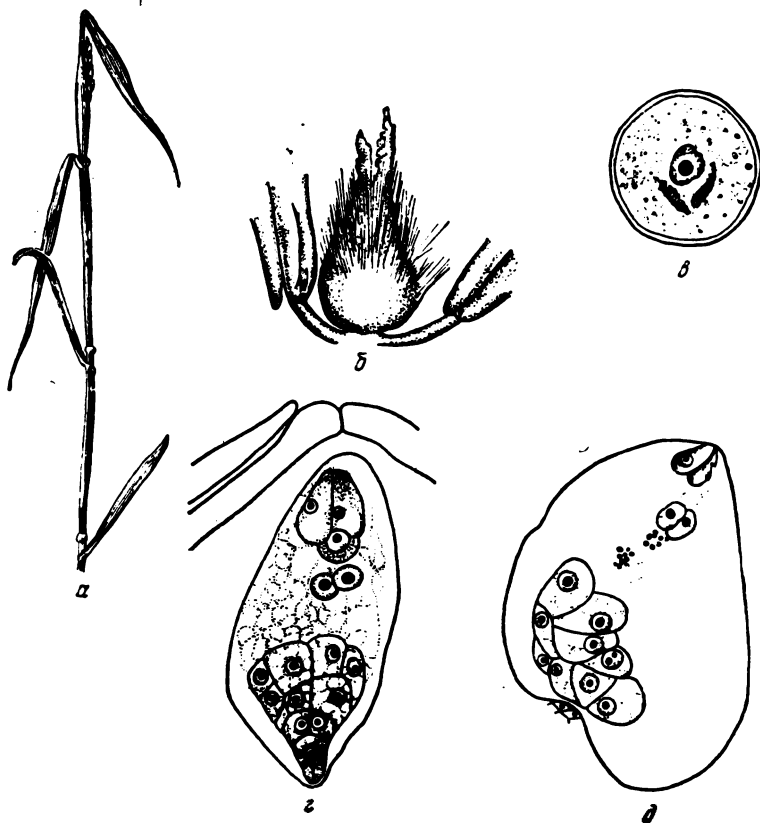


Рис. 39. VIII этап органогенеза пшеницы (начало)

Внешний вид: а — колоса; б — пестика; в — зрелое пыльцевое зерно; г — зародышевый мешок, антиподы еще в халазальном конце; д — зародышевый мешок, готовый к оплодотворению

ФИЗИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ И ОПЛОДОТВОРЕНИЯ. IX ЭТАП ОРГАНОГЕНЕЗА У ПШЕНИЦЫ

Вслед за выколашиванием, реже в фазу выколашивания, наступает процесс цветения — IX этап органогенеза. IX этап органогенеза характеризуется процессами опыления и оплодотворения. Этот этап — исходный для образования нового дочернего организма в материнском теле.

В результате двойного оплодотворения у высших покрытосеменных растений на IX этапе органогенеза возникают новые, качественно отличные морфофизиологические структуры — эмбрионально-эндоспермальные ткани. Значение эндоспермальной ткани для развития семени и особенно зародыша исключительно велико.

К началу IX этапа органогенеза резко усиливаются физико-химические и биохимические различия между зрелой пыль-



Рис. 40. IX этап органогенеза

а — внешний вид колоса; б — прорастание пыльцевого зерна на поверхности рыльца через 20 мин после опыления; в — пыльцевая трубка с двумя лентовидными спермиями и вздутием через 30 мин после опыления; г — схема прохождения пыльцевой трубки в завязи пшеницы (по Модилевскому и др., 1958)

цей и пыльцевыми трубками, с одной стороны, и долями рыльца, с другой. Так, по данным Е. А. Бритикова (1954), в лепестках отмечается высокая активность пероксидазы, а в пыльце — низкая; в пыльце много крахмала, а в долях рыльца его нет. Аминокислот много в пыльце и почти не содержится в долях рылец. Е. А. Бритиков (1957) и И. Н. Львова (1949) показали, что на IX этапе морфологически однородные клетки разных долей рыльца физиологически отличаются друг от друга. Анализ пыльцевых зерен также показал разноразличность их на IX этапе органогенеза. Следует отметить, что чем больше эти различия в пределах одной и той же их видовой специфики, тем больше прорастает пыльцевых зерен на рыльце. По данным И. Н. Львовой (1949, 1960), уже спустя 2—3 мин после попадания пыльцы на рыльце в ближайших его долях повышается общая проницаемость.

Попавшие на рыльце пыльцевые зерна пшеницы, по данным многих авторов (Львова, 1949; Модилевский, Оксюк, Худяк и др., 1958), начинают прорастать через 4—5 мин, и уже через 15—20 мин можно наблюдать начало вставания пыльцевого зерна в ткань рыльца (рис. 40). Через 20—30 мин в

тканях рыльца, столбика и в проводящей ткани завязи можно увидеть до десятка и более пыльцевых трубок. Во многих случаях они образуют как бы вздутия, но чаще пыльцевая трубка нормально растет; в ней передвигаются два спермия и вегетативное ядро.

Пройдя некоторое расстояние между наружным покровом семязпочки и стенкой завязи, часть пыльцевых трубок приостанавливается в росте и далее развивается обычно только одна из них, которая доходит до микропиле. Она затем входит в зародышевый мешок. От момента опыления до прохождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок проходит около 20 мин. Пыльцевая трубка изливает свое содержимое в зародышевый мешок со стороны синергид; они через некоторое время после опыления мутнеют и дегенерируют. Скорость прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок, так же как и скорость развития пыльцы, несколько отличается у разных видов. Так, по данным, приведенным В. А. Поддубной-Арнольди (1964), пыльца пшеницы обычно начинает прорастать через 1 час. Весь этот процесс у разных видов подробно описан Я. С. Модилевским (1958), В. А. Поддубной-Арнольди (1964) и другими эмбриологами.

Как показывают исследования Я. С. Модилевского с сотрудниками (1958), между процессами опыления и слияния гамет может проходить разный промежуток времени — у пшеницы, например, около суток, у других видов либо много меньше, либо значительно больше.

У пшеницы через 30 мин после опыления один спермий проникает в полярное ядро, начинает разбухать и через 3 час сливается с ним. Другой спермий проникает в цитоплазму яйцеклетки и подходит к ее ядру. Через 2—3 час после опыления спермий в полярном ядре полностью ассимилируется.

Скорость прорастания пыльцевой трубки и оплодотворения в значительной степени определяет длительность IX этапа органогенеза. Продолжительность процессов оплодотворения зависит и от условий внешней среды. Обычно температура 20—25° и влажность 40—50% ускоряют эти процессы, а слишком высокая температура (30—40°), так же как и очень низкая (5—10°) и высокая влажность (90—100%) замедляют процессы опыления и оплодотворения.

В результате двойного оплодотворения на IX этапе возникают зародыш и эндосперм, резко отличающиеся не только морфологически, но и по своим функциям. Зародыш у большинства видов пшеницы характеризуется клетками с диплоидным набором хромосом. Роль эндосперма на IX—X этапах органогенеза в период от образования зиготы до формирования зрелого зародыша очень велика и многогранна. На IX этапе эндосперм претерпевает существенные морфологические и физиологические изменения.

Продолжительность IX этапа органогенеза, включающего в себя процессы опыления и оплодотворения, в зависимости от вида пшеницы, а также условий, в которых осуществляются эти процессы (температура, влажность, освещение — продолжительность и качество), может несколько варьировать. После оплодотворения, почти как правило, рыльца у пшеницы засыхают.

Морфологически процесс цветения протекает следующим образом: цветочные чешуи под влиянием сильного набухания лодикул начинают постепенно расходиться, образуя между собой угол, близкий 25°. Лопasti рыльца, которые до этого были сжаты пыльниками и имели параллельное им направление, начинают расти в стороны. Они выходят из цветочных чешуй наружу и воспринимают попадающую на них пыльцу. В то же время тычиночные нити быстро удлиняются (до 7—10 мм), вынося вверх наполненные пылью пыльники. Удлинение нитей тычинок идет быстро; за 20—30 мин они увеличиваются в размере с 2—3 до 10 мм и более.

При выдвигании пыльники снизу растрескиваются, и часть пыльцы высыпается на рыльце еще до выхода их из цветочных чешуй. Остальная пыльца остается в пыльниках. После этого цветочные чешуи начинают сближаться и закрываются. Иногда пыльники еще не успевают выйти из чешуй, как последние быстро смыкаются и защемляют их.

От раскрытия до закрытия цветочных чешуй в среднем проходит около 15—25 мин; это зависит от сорта и условий окружающей среды. Цветение отдельных цветков одного колоса протекает неодновременно; начинается оно с цветков, находящихся несколько ниже середины колоса, затем зацветают выше- и нижележащие колоски колоса.

Все цветки колоса отцветают в 3—5 дней, а цветение всего поля длится около 6—7 дней. Засушливая погода сокращает этот период, сырая — удлиняет его.

Продолжительность цветения цветков в пределах одного колоса представлена в табл. 26.

Таблица 26

**Продолжительность цветения колоса яровой пшеницы
(по Носатовскому, 1950)**

Сорт	День цветения				
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й
	Количество раскрывшихся цветков, %				
Мелянопус 69	15	29	25	25	6
Гордеиформе 5	2	7	40	35	16
Альбидум 604	6	27	20	33	14
Маркиз	7	31	32	16	14

Д. Н. Прянишников (1929) указывает, что цветение пшеницы протекает утром или только днем. А. А. Рагулин (1937) отмечает, что пшеница цветет в течение всего дня с 5 час утра до 20 час. Наблюдения А. И. Носатовского (1950) показали, что цветение пшеницы на Кубани происходит в течение суток, хотя ночью оно менее энергично, чем днем (рис. 41).

В цветении у одних сортов в течение суток могут быть два максимума, у других — один (рис. 42). Эти максимумы в за-

висимости от сорта наблюдаются в разные часы дня: чаще всего первый приходится на 9—11 час, а второй — на 15—19 час (Жидкова, 1914; Фиалковская, 1934; Носатовский, 1965; Турбин, Володин, 1956).

Независимо от видовой принадлежности пшеница является факультативно автотамным растением, у которого оплодотворение при наличии открытого и закрытого типа цветения может осуществляться при помощи самоопыления, перекрестного опыления и комбинированным, или промежу-

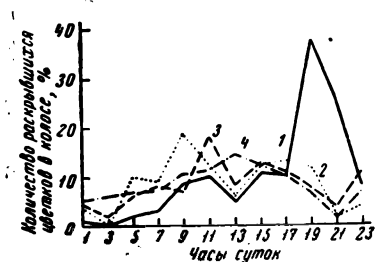


Рис. 41. Количество раскрывшихся цветков (в %) в колосе в разные часы суток (по Носатовскому, 1950)

1 — Гордениформе 5; 2 — Альбидум 604; 3 — Мелянопус 69; 4 — Маркиз

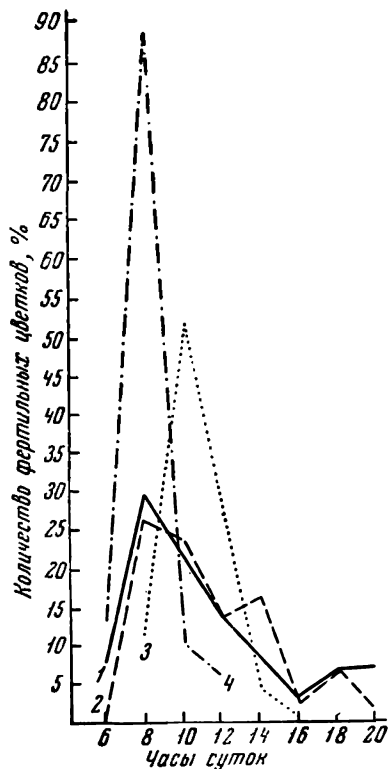


Рис. 42. Интенсивность цветения пшеницы в различные часы суток (по Абрамовой, 1962)

1 — *Tr. vulgare*; 2 — *Tr. compactum*; 3 — *Tr. Timopheevi*; 4 — *Tr. monococtum*

точным способом. В очень сухие годы, когда рост междоузлий стебля идет очень медленно, колосья задерживаются во влажнице листа, и в этих случаях опыление и оплодотворение происходят до выколашивания (Жидкова, 1914; Персиваль, 1921; Николаева, 1947; Овчинников, 1948; Львова, 1949; Абрамова, 1950; Куперман, 1953; Горин, 1953; Марьяхина, 1954;

Аладова, 1958; Батыгина, 1961а, б). Этим объясняется возникновение в естественных условиях спонтанных межсортовых, межвидовых и даже межродовых гибридов пшеницы (например, гибриды мягкой и твердой пшеницы, гибриды пшеницы с рожью).

Почти все исследователи считают, что главные факторы, вызывающие открытое цветение у пшеницы, — действие высокой температуры и недостаточной влажности воздуха. А. А. Юсупов (1964), исследуя особенности цветения твердых пшениц, указывает на особенность лодикул, функция которых заключается в основном в осуществлении раскрытия цветка и зависит от влаги, поступающей в них и поддерживающей их в состоянии тургора. Работы А. А. Юсупова (1966) подтвердили, что содержание общей воды от колошения до цветения закономерно уменьшается. По содержанию связанной воды наблюдается обратное явление — от колошения к цветению ее количество увеличивается при всех сроках посева. Наиболее значительные изменения, как отмечает А. А. Юсупов (1966), наблюдаются по содержанию фракции свободной воды. Как видно из табл. 27, фракция свободной воды на IX этапе органогенеза при массовом цветении колосьев резко уменьшается, так как она поступает в лодикuli в момент готовности цветка к цветению. Все это подтверждает более ранние наблюдения А. И. Носатовского (1948) о том, что процесс цветения пшеницы, особенно открытого цветения, во многом зависит от водного режима растений.

И. Я. Марьяхиной (1954) и А. А. Юсуповым (1966) приводятся случаи вторичного раскрытия уже отцветшего цветка, в котором отсутствует пыльца. При этом усиленно разрастает-

Таблица 27

Содержание воды (в %) в колосьях озимой пшеницы при разных сроках посева в период колошения и массового цветения

Дата посева	Содержание воды					
	общей		связанной		свободной	
	колошение	цветение	колошение	цветение	колошение	цветение

Леукурум 186/56

9/IX	78,77	70,74	30,18	44,89	48,59	25,85
12/X	73,85	68,94	33,14	47,75	40,71	21,10
20/III	71,12	64,58	35,05	48,27	36,07	16,31

Горденформе 47/54

9/IX	77,07	68,50	32,81	47,37	44,26	21,13
12/X	77,93	65,10	34,87	48,07	38,06	17,03
20/III	69,56	62,81	36,42	51,12	33,14	11,69

ся завязь и лодукули. Это явление обычно наблюдается в засушливые годы.

Чаще всего открытое и промежуточное цветение наблюдается в верхней части колоса. В пределах колоса пыльца из разных цветков имеет неодинаковую оплодотворяющую способность (Овчинников, Шиханова, 1964). Самая крупная пыльца из средней части колоса образует спермин, обладающие наибольшей оплодотворяющей способностью.

На завязывание зерна у пшеницы влияет возраст рыльца (Львова, 1960; Райкине-Цицер, 1962). При ранней кастрации, когда рыльца еще не распушенные, а пыльники зеленые, наибольший процент завязывания семян был получен от цветков, опыленных на 5-й и 6-й день после кастрации. У цветков, рыльца которых еще недостаточно распушились, пыльники имели желто-зеленую окраску. Максимальная плодовитость была получена при опылении на 3-й и 4-й день после кастрации. И, наконец, если цветки имели вполне зрелые рыльца и желтые пыльники, лучшее завязывание семян было получено при опылении в первые три дня после кастрации. Однако рыльце может сохранять способность к оплодотворению при оптимальных температурах и влажности до 6—8 и даже до 10—14 дней.

Н. Л. Удольская (1941, 1945) приводит следующие данные о состоянии рылец у пшеницы и завязываемости семян (табл. 28).

Жизнеспособность пыльцы зависит от условий ее хранения. В обычных условиях жизнеспособность пыльцы снижается через 40—60 мин; при хранении срезанных колосьев на льду она может сохраняться до 6—7 сут.

Таблица 28

Образование зерен в зависимости от возрастного состояния рылец во время опыления при кастрации цветков

Число дней от кастрации до опыления	Состояние рыльца во время опыления	Количество образовавшихся зерен, %
1	Лопастей рыльца не развиты, ворсинок нет	3,4
2	В верхней части рыльца есть ворсинки	27,2
3	Начинают развиваться лопасти рыльца	57,4
4	Рыльце хорошо раскрылось, лопасти вполне развиты	88,5
5	То же	94,6
6	Лопастей рыльца выходят за пределы цветочных пленок, завязь заметно увеличена	60,3
7	То же	52,5
8	Завязь при прикосновении легко опадает	42,2
9	Рыльце теряет блеск	3,2
10	Рыльце начинает подсыхать	0

Наиболее благоприятная температура для процессов цветения, обеспечивающая высокий процент завязывания семян,— 16—20°. Для некоторых сортов температурный оптимум цветения находится выше 18—25°. Относительная влажность воздуха, при которой, по данным Л. П. Аладовой (1958), наблюдается наименьшая череззерница — 40—70%. З. В. Абрамова (1962) отмечает видовые и сортовые различия в соотношении цветков открыто и закрыто цветущих. Так, в селекционных питомниках Ленинградской области и Краснодарского края у *Tr. monosocum*, *Tr. dicocum*, *Tr. Timopheevi* и других видов пшеницы на всех цветках отмечается открытое цветение, которое проходит очень дружно на 1—2-й день в утренние часы (с 6 до 8 час).

Исследования химизма пыльцы в связи с ее жизнеспособностью привлекали внимание многих исследователей. Е. А. Бритиков (1956, 1957) выяснил, что жизнеспособность пыльцы и эффект оплодотворения у пшеницы зависят от активности ферментов, а также от степени физико-химической и биохимической разнокачественности зрелой пыльцы и долей рыльца. Автор отмечает, что у пшеницы активность пероксидазы в пестиках выше, чем в пыльце. Пыльца же пшеницы содержит большое количество крахмала, а в долях рыльца крахмала нет. Аминокислот много содержится в пыльце, они не обнаружены в долях рылец. Отдельные участки пестика также физиологически неравнозначны (Львова, 1949, 1960; Бритиков, 1954, 1957).

Полярность пестика проявляется в закономерном изменении физиологических и биохимических свойств тканей в направлении от рыльца к зародышевым мешкам. При физико-химическом и биохимическом изучении процессов оплодотворения отмечаются четко выраженные различия в особенностях обменных процессов в противоположных участках рыльца.

У пшениц наблюдается также полярность пестиков по изоэлектрическим свойствам: если в рыльцах рН ИЭТ менее 3, то в основании столбика она равна 4.

Удалось также наблюдать полярность пестиков у растений по таким биохимическим показателям, как окислительные и гидролитические ферменты, сахара и азотистые соединения, минеральные элементы (фосфор), витамин С.

Пыльца и пыльцевые трубки многих растений, с одной стороны, и ткани пестиков, с другой, имеют четкие различия по таким физико-химическим показателям, как прижизненная кислотность клеточного сока (рН), изоэлектрические свойства белков плазмы (рН ИЭТ), величина биоэлектрических потенциалов, уровень и соотношение окислительных и восстановительных процессов.

Наиболее четко наблюдаются различия по прижизненной кислотности, т. е. по показателям рН.

По данным Е. А. Бритикова (1954, 1960), пыльца, попавшая на рыльце еще до прорастания, благодаря ростовым веществам и ферментам вызывает активацию некоторых физиологических и биохимических процессов рыльца.

И. Н. Львова (1949) показала, что у готового к опылению рыльца морфологически однородные клетки физиологически отличаются друг от друга. Уже спустя две-три минуты после попадания пыльцы пшеницы на рыльце в ближайших сосочках происходит изменение проницаемости протоплазмы.

При прорастании пыльцевого зерна можно видеть, как спермии входят в пыльцевую трубку и как затем она изливает свое содержимое в зародышевый мешок. После оплодотворения наблюдается рассасывание плазмы пыльцевой трубки в зародышевом мешке (Ивановская, 1964). Как уже указывалось выше, одна из генеративных клеток пыльцы сливается с яйцеклеткой, в результате чего образуется зигота.

Зигота, образующаяся из оплодотворенной яйцеклетки, дает начало развитию зародыша. Из оплодотворенных вторым спермием полярных ядер, обычно с триплоидным набором хромосом, развивается эндосперм.

Пыльцевые зерна быстро растут на среде, продуцируемой столбиком и рыльцем. В зародышевом мешке обнаружены вещества, стимулирующие и ингибирующие рост.

При развитии генеративных органов и в оплодотворении цветковых растений немалую роль играет комплекс эндогенных химических регуляторов роста. Обнаружено, что ауксины могут синтезироваться зародышевым мешком во время оплодотворения и стимулировать рост зародыша.

Для водообмена органов цветка некоторых растений существенное значение имеет высокое содержание пролина (в частности в пыльце), так как эта аминокислота обладает большой гидрофильностью (Сказкин, 1967). Е. А. Бритиков (1954) изучал превращения пролина в прорастающей пыльце и в пестиках нескольких видов растений. Как установлено автором, накопление пролина в пыльце зависит от характера сексуализации и интенсивности роста пыльцевых трубок. Возможно, что основной функцией свободного пролина в растущей пыльцевой трубке является включение в специфические для роста коллагенноподобные белки протопласта; остающийся невключенным пролин используется в процессе дыхания и служит источником азота. После опыления часть пролина пыльцы может связываться также белками рылец и столбиков. Пролин пыльцы можно рассматривать как запасное вещество для разностороннего и полного («безбалластного») использования.

По данным В. О. Казаряна (1959), активность пероксидазы и каталазы в начале цветения (на IX этапе органогенеза) резко возрастает. У разных видов растений в период, пред-

шествующий наступлению цветения отмечается понижение величины окислительно-восстановительного потенциала. По данным Л. Г. Добрунова (1956), преобладание восстановительных процессов закономерно возрастает в период выколашивания и цветения (VIII—IX этапы органогенеза).

Обобщая многочисленные данные о физиолого-биохимических изменениях, протекающих в растительных организмах в ходе онтогенеза, можно отметить как общее явление повышение от этапа к этапу, вплоть до IX этапа органогенеза, энергетического уровня. Об этом же свидетельствует возрастание уровня восстановленности в тканях и повышение содержания в листьях, колосе, колосках и цветках нуклеиновых кислот и других веществ, богатых органическими веществами, содержащими фосфор.

После оплодотворения, с переходом к X этапу органогенеза, снижается относительное содержание органических соединений фосфора, серы и нуклеиновых кислот и постепенно изменяется активность ферментов.

Известно (Модилевский и сотр., 1958), что у представителей самых разных семейств образуются беззародышевые семена, содержащие нормальный эндосперм.

Однако этот вопрос требует еще дальнейшего исследования, так как партенокарпические плоды могут достигать очень больших размеров, особенно при дополнительном воздействии различными ростовыми веществами. В подавляющем большинстве неоплодотворенные завязи опадают и причина этого — отсутствие функционирующих зародышей.

После нормального оплодотворения начинается усиленный рост зерновки и растение переходит к X этапу органогенеза.

ФОРМИРОВАНИЕ ЗЕРНОВКИ. X ЭТАП ОРГАНОГЕНЕЗА И ОСОБЕННОСТИ ЕГО ПРОХОЖДЕНИЯ

На X этапе проходят процессы роста и формирования зерновок. Этот этап характеризуется бурными органообразовательными процессами и усиленным ростом.

В течение сравнительно короткого времени оплодотворенная завязь, которая на IX этапе имеет очень незначительные размеры, начинает быстро расти (рис. 43). За несколько дней завязь увеличивается во много раз; плод-зерновка принимает характерную, типичную для вида, разновидности (сорта — у культурных растений), форму, сохраняя, однако, еще зеленую окраску тканей (рис. 44).

При неблагоприятных условиях, например, малой влагообеспеченности и недостатке питания, многие зерновки часто

недоразвиваются. И тогда даже при самых благоприятных условиях для налива они остаются укороченными.

На X этапе органогенеза большое значение в образовании семян приобретает уже новая образовательная ткань — эмбриональная, или точнее эмбрионально-эндоспермальная (Яковлев, 1950). В зависимости от принадлежности к тому

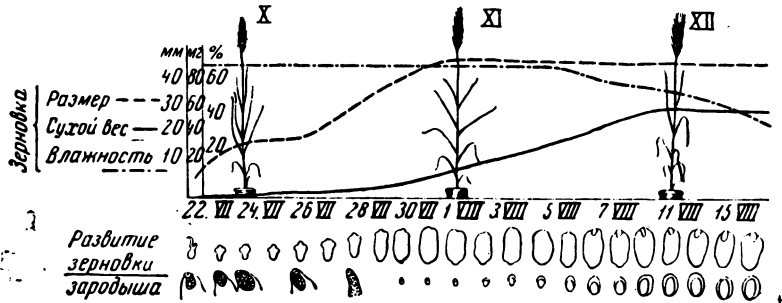


Рис. 43. Изменение размеров, сухого веса и влажности зерновок яровой пшеницы в процессе формирования, налива и созревания (X—XII этапы органогенеза) (по Пронину, 1961)

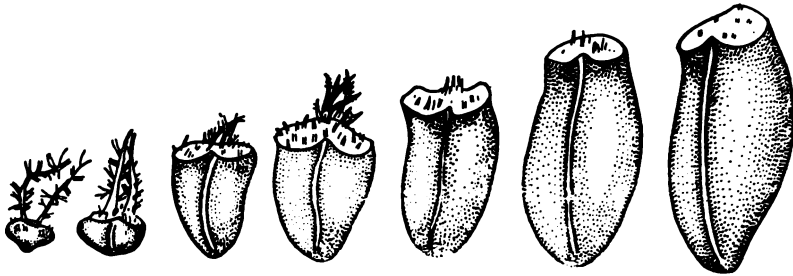


Рис. 44. X этап органогенеза у пшеницы — формирование зерновки

или иному виду, разновидности, сорту процессы формирования зерновок имеют свои специфические особенности.

Эмбриологами детально прослежен процесс формирования зерновки, семени и особенно зародыша и эндосперма (Модилевский, Оксуюк, Худяк и др., 1958).

С переходом к X этапу в зародыше значительно активизируются физиологические процессы.

Через трое суток после опыления зародыш озимой пшеницы принимает грушевидную форму; в нем, по данным Я. С. Модилевского и сотрудников (1958), уже насчитывается до 34—50 клеток, длина его достигает 80—90 мк. Через четверо суток после опыления сосчитать число клеток уже трудно; длина зародыша достигает 140—150 мк и на пятые сутки увеличивается до 200 мк.

На восьмые сутки у пшеницы можно заметить закладку листового валика колеоптиле, в углублении которого возникает, как указывают авторы, точка роста зачатка конуса нарастания. Примерно к этому же времени обособляется слой клеток, представляющий собой зону заложения зародышевого корешка, при этом вскоре длина зародыша уже достигает 450—500 мк. Затем апикально-дорзальная часть зародыша дифференцируется в щиток. Примерно через 12 суток после опыления удлиняется щиток, колеоптиле, первый зародышевый лист образуют сомкнутый конус, и начинает расти зачаток второго зародышевого листа. К этому же времени уже хорошо сформирован центральный зародышевый корешок с колеоризой и брюшная чешуйка у основания колеоптиле, которая затем переходит в эпибласт (рис. 45). В течение следующих трех дней продолжается не только рост зародыша, но и его дифференциация: обособляется зачаток третьего зародышевого листа, появляется следующая пара корешков. Примерно к 16—22-му дню, в зависимости от погоды, завершается формирование зародыша.

На темпы развития предзародыша и зародыша влияют внешние условия в период прохождения X этапа органогенеза. У одного и того же сорта пшеницы, по данным З. В. Абрамовой (1962), в Ленинграде при среднесуточной температуре 14,7° дифференциация зародыша отмечена на 12-й день после опыления, а в Одессе при температуре 19,5° — на 5-й день. В зависимости от географического происхождения и скороспелости сорта длительность периода от опыления до начала формирования предзародыша может варьировать при посеве в одном пункте (табл. 29).

Особое значение для прохождения X этапа органогенеза наряду с температурой имеет водообеспеченность растений и в том числе приток воды к формирующейся зерновке. Этот процесс связан с изменением биохимического состава зерновки. Для синтеза нуклеопротеидов и построения тканей зародыша необходимо обеспечение растений достаточным количе-

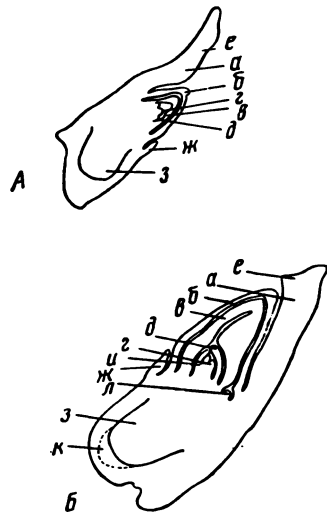


Рис. 45. Зародыш пшеницы после опыления через 12 дней (А) и через 22 дня (Б)

а — щиток; б — колеоптиле; в — первый зародышевый лист; г — точка роста; д — зачаток второго листа; е — лигула; ж — эпибласт; з — центральный зародышевый корешок; и — зачаток третьего листа; к — корневой чехлик; л — бугорок первой боковой стеблевой почки

Формирование предзародыша озимой пшеницы в зависимости от сорта и температуры (по Абрамовой, 1962)

Сорт	Дата цветения	Среднесуточная температура, °С	Зигота	Развитие предзародыша				Начало дифференциации	Размер предзародыша в начале дифференциации, мм
				2-клеточного	4-5-клеточного	8-12-клеточного	16-32-клеточного		
				время после опыления, сутки					
Безостая 1	20/VI	15,3	1	4	—	5	7	14	0,56
Одесская 3	20/VI	15,3	2	3	4	5	7	12	—
Украинка	22/VI	15,2	3	4	5	6	7	12	0,76
Аленькая	24/VI	16,7	2	—	3	4	5	12	0,56
Панцер II	27/VI	16,8	1/4	1	—	2	5	10	0,51
Боровичская	24/VI	16,7	1	—	5	6	7	10	0,71

ством фосфорсодержащих соединений. Локализация нуклеопротеидов и ряда физиологически активных ростовых веществ в формирующейся зерновке усиливает гидрофильность коллоидов протоплазмы и, следовательно, приток воды к зерновкам в колосе.

В лаборатории биологии развития растений МГУ Б. Е. Кравцовой (1957а, б) проводились систематические наблюдения над динамикой содержания воды и накопления сухого вещества в колосе, зерновках и, начиная с XI этапа, в колосковых и цветочных чашуях и зерновок в колосках разных ярусов колоса. При этом учитывали сортовые различия и густоту стояния растений. С этой целью высевали два сорта яровой пшеницы — Гарнет (скороспелый сорт первого морфофизиологического типа) и Лютесценс 62 (среднеспелый сорт второго морфофизиологического типа).

Как видно из рис. 46 и табл. 30, на X и затем на XI этапах органогенеза (рост и налив зерновки) больше всего сухого вещества накапливалось в среднем на одну зерновку при разреженном посеве и, наоборот, наименьшее количество — в сверхзагущенном посеве. В условиях пониженной и нормальной густоты стояния растений сухой вес колоса у скороспелого сорта Гарнет меньше, чем у Лютесценс 62. Однако эти различия почти нивелируются при сверхзагущенном посеве, что связано с особенностями формирования зерновок в этих условиях.

Сортные различия в весе одной зерновки у пшениц различных морфофизиологических типов на X этапе отсутствуют и возникают лишь с наступлением XI этапа. До этого накопление воды и сухого вещества у них идет на одном уровне, затем на XI этапе у сорта Гарнет накопление сухих веществ

прекращается, а у сорта Лютесценс 62 продолжается вплоть до перехода к XII этапу органогенеза (восковая спелость). Различия между сортами проявляются раньше в загущенных посевах (начало XI этапа) и позже (середина XI этапа) при очень редком стоянии растений.

Из данных Б. Е. Кравцовой (1957, табл. 30) видно, что до начала XI этапа органогенеза каждая зерновка тем интенсивнее накапливает сухое вещество, чем гуще посев. После перехода к XI этапу, наоборот, при густом стоянии растений накопление сухого вещества резко тормозится и у скороспелого сорта уже в середине этого этапа совсем прекращается. Таким образом, в загущенных посевах рост зерновок идет вначале быстрее, чем в разреженных, и они раньше достигают размеров типичных для сорта, но затем их рост приостанавливается, и этим объясняются нередко меньшие размеры и абсолютный вес зерна у скороспелых пшениц первого морфофизиологического типа.

Интересно также отметить, что эти различия возникают уже после пожелтения листьев и прекращения фотосинтеза листовым аппаратом растений и, очевидно, связаны как с фотосинтетической деятельностью зеленых чешуй колоса, так и с наличием запасов органических веществ в вегетативных органах стебля, листьев, колосового стержня, которые могут быть использованы на завершение роста зерновки и налив.

Как известно, максимальная оводненность колоса наблюдается на VII и в начале VIII этапа органогенеза, после чего процентное содержание воды к общему весу колоса сначала медленно, а затем быстрее, снижается (Нестерова, 1953; Кравцова, 1957; Носатовский, 1965).

Так как содержание воды связано с X—XI этапами орга-

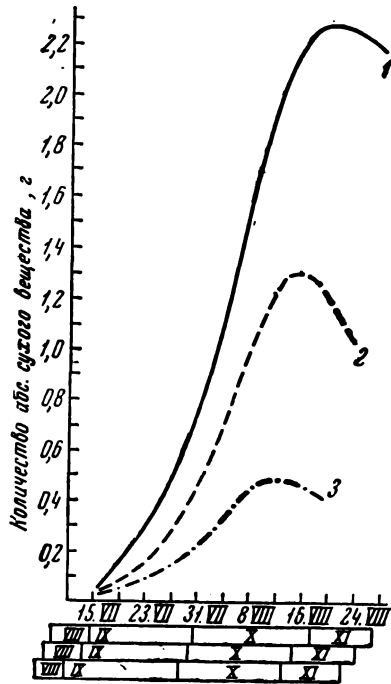


Рис. 46. Изменение количества абсолютно сухого вещества в зерновках колоса основного побега при разной густоте посева сорта Лютесценс 62 (по Кравцовой, 1957)

Под графиком отмечены границы этапов органогенеза колоса (сверху вниз) для разных вариантов опыта (1—3). Густота посева (число зерен на 1 пос. м): 1 — 10; 2 — 50; 3 — 150

Ход накопления абсолютно сухого вещества, в среднем на одну зерновку, (в мг) в зависимости от густоты посева (1955 г.)

Число высеянных зерен на 1 пог. м	17/VII	24/VII	28/VII	5/VIII	13/VIII	17/VIII	21/VIII	23/VIII
-----------------------------------	--------	--------	--------	--------	---------	---------	---------	---------

Люгесценс 62

10	1,0	5,4	7,6	18,3	34,5	37,8	36,6	35,6
50	1,7	5,4	10,8	24,6	48,3	46,7	39,5	38,4
150	2,6	4,9	12,7	25,6	30,0	26,5	29,8	—

Гарнет

10	1,8	4,6	8,9	22,0	29,1	29,8	31,4	32,4
50	2,2	5,2	9,4	18,0	27,6	22,8	25,2	—
150	2,8	6,1	10,6	17,2	19,3	19,3	—	—

ногенеза колоса, то при ускорении в развитии на одну и ту же календарную дату оводненность колоса значительно ниже в загущенном посеве, так же как и при почвенной засухе.

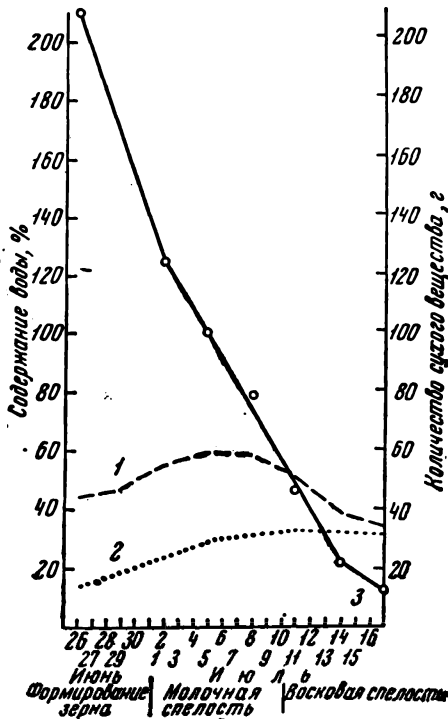


Рис. 47. Вес сырого (1) и сухого (2) зерна пшеницы и содержание воды в нем (3) в разные фазы развития (по Носатовскому, 1950)

Интенсивность дыхания — один из существенных показателей развития и роста формирующихся зерновок на X этапе органогенеза. По данным, полученным в лаборатории развития растений (Кравцова, 1957), после оплодотворения во время усиленного роста завязи зерновки наблюдается значительная интенсификация процессов дыхания. Установлено, что интенсивность дыхания у зерновок увеличивается, а в вегетативных органах колоса — уменьшается. Так, если интенсивность дыхания колоса в период цветения составляла 4,31 мг CO_2 на 1 г сухого вещества в 1 час, то уже через неделю, в начале X этапа, она достигала 7,18 мг CO_2 ; к середине X этапа органогенеза интенсивность дыхания снизилась незначительно, однако во вторую половину X эта-

па уменьшилась уже до 4 мг СО₂ на 1 г сухого вещества. При переходе к XI этапу интенсивность дыхания составила уже 1,5 мг СО₂ на 1 г сухого веса в 1 час. Последовательное снижение интенсивности дыхания идет вплоть до полного созревания (конец XII этапа органогенеза), когда зерновки пшеницы содержат всего 12—15% воды (Носатовский, 1965; Пронин, 1961) (рис. 47). Приведенные данные свидетельствуют об интенсивных ростовых процессах на X этапе органогенеза.

Однако у пшеницы, как и у большинства растений, максимум прироста запасных питательных веществ семени приходится на XI этап, а сухого вещества — на XII этап органогенеза.

МОЛОЧНАЯ СПЕЛОСТЬ. XI ЭТАП ОРГАНОГЕНЕЗА И ОСОБЕННОСТИ ЕГО ПРОХОЖДЕНИЯ

XI этап органогенеза характеризуется накоплением питательных веществ в семени. Этот этап, как и соответствующая ему фенологическая фаза — молочная спелость, — может быть назван этапом налива семени.

У пшеницы на этом этапе завершается процесс морфологической дифференциации зародыша, окончательно оформляется конус нарастания почечки зародыша, закладывается, в соответствии с наследственными признаками вида, определенное число зачаточных листьев и зародышевых первичных корешков, завершается формирование щитка. На XI этапе определяется и степень выполненности зерновки.

При этом в зерновке идут не только процессы аккумуляции питательных веществ, полученных из листьев и стебля, но и сложные превращения их. В конце этого периода в зерновках усиливаются процессы обезвоживания и начинается переход от полужидкой консистенции запасных веществ (молочной спелости у злаков) к более плотной, тестообразной.

Одновременно на этом этапе несколько нарушается связь зерновки с материнским растением. К концу этапа начинается усиленное подсыхание семян.

Я. С. Модилевский (1958) XI этап органогенеза рассматривает как начальную стадию онтогенеза нового организма. Он называет ее «первой эмбриональной стадией», или «стадией накопления сырьевого материала», при этом характеризует ее как стадию окончания периода формирования эндосперма; на этом этапе активизируется процесс формирования алейроновых клеток, в которых идет накопление соответствующих, специфических для пшеницы, пластических и физиологически активных веществ.

**ВОСКОВАЯ СПЕЛОСТЬ И ПОЛНАЯ ЗРЕЛОСТЬ СЕМЯН.
XII ЭТАП ОРГАНОГЕНЕЗА И ОСОБЕННОСТИ ЕГО
ПРОХОЖДЕНИЯ. ПОКОЙ СЕМЯН**

XII этап органогенеза характеризуется процессами превращения питательных веществ в запасные вещества семени. Начало его совпадает с переходом семян в фазу восковой зрелости, конец — с фазой полной зрелости.

Процессы зернообразования у пшеницы уже издавна привлекали к себе внимание исследователей (Александрова, Александров, 1938, 1939; Яковлев, 1938; Аболина, 1948; Кулешов, 1951, 1960, 1964; Носатовский, 1965; Козьмина, 1955; Лапцевич, 1960; Лукьяненко, 1957; Модилевский и др., 1958).

Наиболее детальные и глубокие исследования в этой области принадлежат Н. Н. Кулешову. Согласно его классификации, основанной на различном содержании воды в зерновках, весь процесс зернообразования проходит три фазы. Первая фаза формирования зерна — от оплодотворения до начала молочной спелости — соответствует X этапу органогенеза. Сухой вес 1000 оплодотворенных завязей пшеницы — около 1 г, содержание воды — около 80%. К концу этой фазы зерновка достигает конечных размеров длины зрелой зерновки. Консистенция содержимого изменяется от мутноводянистой до жидкомолочной, вследствие начавшегося процесса отложения крахмальных зерен. Влажность к концу этой фазы (X этапа) снижается до 65—70%. Продолжительность фазы в зависимости от температурных условий определяется в 12—14 дней.

Вторая фаза, по Н. Н. Кулешову, — фаза налива зерна — совпадает с XI этапом (с начала молочной спелости и до начала восковой). При неизменяющейся в этой фазе длине зерновка за счет интенсивного накопления органических веществ продолжает расти в ширину (латеральный диаметр) и толщину (дорзивентральный диаметр). Окраска зерновки изменяется от интенсивно зеленой в начале фазы до телесного цвета. Консистенция изменяется от молочной через тестообразную до восковой. Содержание влаги от 65—70% снижается до 38—40%.

Продолжительность фазы, так же как и соответствующего ему этапа — 20—30 дней. С завершением этой фазы (XI этапа органогенеза) прекращается поступление веществ в зерновки пшеницы.

XII этап органогенеза, или третья фаза созревания зерновки, по Н. Н. Кулешову, характеризуется завершением процессов отчленения зерновки от материнского организма. Вследствие продолжающейся потери воды, содержание которой к концу XII этапа снижается от 35—40 до 15—18%, зер-

новка к концу XII этапа несколько уменьшается в размерах (рис. 48).

Продолжительность XII этапа органогенеза зависит от метеорологических условий и колеблется от 2—3 дней в жаркую погоду и до 10—12 дней в холодную.

В южных и юго-восточных районах СССР известны явления «захвата», или «запала», зерна, при котором нарушается нормальный ход процесса зернообразования под влиянием высокой температуры и недостатка влаги. В результате формируется щуплое зерно. Детальный анализ прохождения XI—XII этапов органогенеза свидетельствует не столько об ускорении нормального завершения XII этапа и созревания при явлениях «захвата», сколько о патологическом прекращении процессов вегетации растений и отмирании и засыхании колоса и зерновок. Чем раньше на X или XI этапах органогенеза прерывается нормальный процесс зернообразования, тем более щуплыми и недоразвитыми оказываются зерновки пшеницы.

Весьма важным фактором на XI—XII этапах органогенеза является влажность воздуха. Уменьшение ее до 15—20% в этот период приводит к резкому снижению оводненности колоса. Наиболее неблагоприятным для налива и созревания оказывается сочетание почвенной и воздушной засухи.

Установлена определенная разнокачественность зерновок в колосе как по величине, так и по степени обезвоживания. Н. Н. Кулешов (1951), Н. П. Лапцевич (1960) установили, что больше всего влаги зерновки теряют в верхней трети колоса, в нижней части колоса — меньше всего, а в средней занимают промежуточное положение по содержанию влаги. Г. И. Аболина (1948) предложила использовать эту особенность для оценки сортов к засухе, а именно: чем больше разница во влажности зерна верхней и нижней частей колоса, тем менее засухоустойчив сорт.

На XII этапе органогенеза усиливается синтез крахмала.

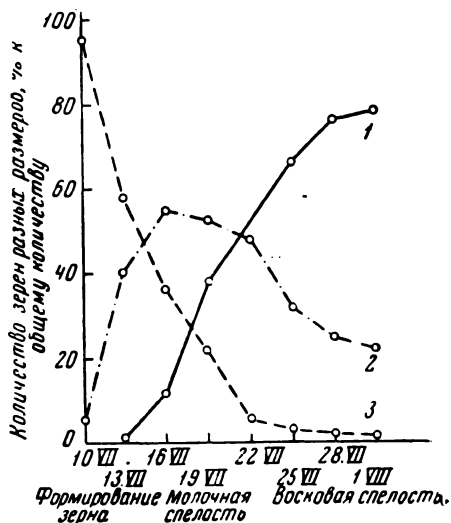


Рис. 48. Изменение величины зерновок в разных фракциях по фазам спелости (X—XII этапы органогенеза). Размеры зерновки: 1 — больше 2,5 мм; 2 — 2,5 мм; 3 — меньше 2,5 мм

Как полагает В. Л. Кретович (1965), особое значение при этом имеют левулезаны (группы полисахаридов, образующих при гидролизе фруктозу). Количество их на XII этапе резко снижается.

Значительно меньше известно о динамике в процессе созревания отдельных групп азотистых соединений. На XII этапе органогенеза в зерновках пшеницы уменьшается содержание небелкового азота и аминокислот. По данным Коблета (1940), количество амидного и аммиачного азота мало изменяется, но резко снижается содержание аминного азота. При этом количество небелкового азота неуклонно уменьшается в эндосперме и растет в зародыше.

В процессе созревания зерновок пшеницы наряду с биохимическими и физиологическими изменениями отмечаются существенные анатомические изменения в строении эндосперма и плодовых оболочек. Клетки эпидермиса отстают от зерновки, разрываются на части. Клетки поперечного слоя теряют зеленую окраску, содержимое их отмирает, а стенки сильно утолщаются.

Покой семян пшеницы. Семена у большинства ныне распространенных сортов пшеницы после созревания нормально прорастают и дают всходы. При дождливой холодной погоде XI и XII этапы органогенеза затягиваются, синтетические процессы снижаются, изменяется химический состав; некоторые вещества, особенно физиологически активные, так же как и некоторые конечные продукты синтеза, в семенах не образуются. Такие семена характеризуются пониженной энергией прорастания и имеют длительный период дозревания.

Известно, что при длительно выпадающих осадках в период налива зерновок вместо синтеза может идти гидролиз крахмала и вымывание его продуктов дождевой водой. При этом резко уменьшается приток ассимилятов. Это явление, известное в литературе под термином «стекание» зерна, приводит не только к снижению урожая пшеницы, но и к резкому ухудшению его семенных качеств.

Такие семена, так же как и незавершившие нормально XII этап органогенеза, являются физиологически незрелыми; в них длительное время идут процессы послеуборочного дозревания. Этот период, известный как период покоя семян, уже давно подвергается всесторонним исследованиям физиологов и биохимиков.

Многие авторы считают, что послеуборочное дозревание — широко распространенное явление, связанное с превращением низкомолекулярных легкорастворимых веществ в более сложные, малорастворимые, а также с изменением активности ферментов. И. Ф. Попов и Л. И. Тимофеев (1939) отметили снижение активности амилазы в процессе послеуборочного дозревания. В. Л. Кретович и Т. И. Акимочкина (1941) установили,

что в процессе созревания снижается активность таких ферментов, как каталаза, полифенолоксидаза, а также физиологически активных веществ в зародыше и эндосперме.

При послеуборочном созревании яровой пшеницы повышается содержание свободных жирных кислот в зародыше, уменьшается кислотное число жира и кислотность спиртовой вытяжки.

В плане общих теоретических исследований покоя семян и внутриклеточные изменения в этом состоянии наиболее глубоко изучены П. А. Генкелем и Е. З. Окниной (1948). Читатели, интересующиеся физиологией покоя как особого состояния у растений, в этой работе могут найти детальное описание физиологических процессов, протекающих в зерновках пшеницы в период покоя.

При формировании зерновок в их оболочках накапливаются вещества, тормозящие возможность прорастания зародыша зерновки в колосе вегетирующих растений. В процессе созревания эти тормозящие рост вещества разрушаются и прорастание семян пшеницы становится возможным. Химическая природа их еще недостаточно изучена. К числу факторов, ускоряющих прохождение послеуборочного созревания, относится доступ кислорода в активной форме. Об этом свидетельствует повышение энергии прорастания в лабораторных условиях при нарушении целостности оболочек путем накалывания. Обработка свежесобраных семян пшеницы этиленом низкой концентрации ведет к ускорению послеуборочного созревания.

Не менее важное значение имеет усиление водопроницаемости оболочек. Доступ воды и кислорода к зародышу — основное условие быстрого завершения послеуборочного созревания (Строна, 1966). Послеуборочное созревание у пшеницы зависит от строения оболочек. Так, работами А. А. Алядиной (1939) показано, что поступление воды к зародышу семян зависит от строения перикарпия зерновок, по поперечным клеткам вода передвигается в горизонтальном направлении, а по мешковидным — в вертикальном. Благодаря этому регулируется скорость прохождения воды по мере развития зародыша. Что касается кутикулы, отделяющей перикарпий от семенной оболочки, то она непроницаема для воды до полного набухания семени.

Давно известно, что после накалывания оболочек зерновки около зародыша и при наличии доступа кислорода к зародышу семена пшеницы приобретают способность к нормальному прорастанию. А. Н. Бах и А. И. Опарин (1937) наблюдали нарастание активности окислительных ферментов под влиянием кислорода. Выход из состояния покоя под влиянием снятия плодовой и семенной оболочек у пшеницы отмечает А. А. Гойко (1937).

Выходу из состояния покоя в районах, где в период уборки влажность высокая (районы Сибири, северо-востока Европейской части СССР), способствует подсушивание семян после уборки и солнечный обогрев перед посевом (Лысенко, 1952).

По данным М. И. Княгиничева (1951) и других исследователей, понижение всхожести семян при переходе от молочной спелости к восковой у пшеницы может быть связано с пигментацией семян, накоплением флавоновых гликозидов, которые тормозят прорастание. Намачивание семян в воде перед посевом способствует удалению ингибиторов и может увеличить процент всхожести семян.

Еще Нильсон-Элле (Nihlsson-Ehle, 1914) высказал предположение о том, что белозерные сорта пшеницы имеют менее глубокий период покоя, следовательно, у них короче период послеуборочного дозревания. В работах В. Е. Писарева (1959), И. Я. Марьяхиной (1956) подтверждены эти предположения. В связи с этим для защиты урожая от прорастания семян в колосьях при созревании хлебов В. Е. Писарев и М. Д. Жилкина из сорта яровой Московки белозерной (разновидность Альбидум) отобрали красноокрашенные семена и отселировали сорт Московка краснозерная (разновидность Лютесценс).

Продолжительность периода покоя, когда завершаются процессы послеуборочного дозревания, колеблется в зависимости от географических и метеорологических условий. Так, в Ленинградской области и в Алтайском крае у озимой пшеницы он длится от 12 до 60 дней, в южных районах страны — от 5 до 20 дней.

Кроме первичного покоя, или периода послеуборочного дозревания семян, наблюдаются явления вторичного покоя, в который при особых обстоятельствах могут попадать и семена пшеницы. Известно, что семена яровой пшеницы можно перевести в состояние вторичного покоя при нагревании до 45° в течение нескольких дней, либо при хранении влажного зерна в течение 1—2 суток без доступа кислорода воздуха. Подобные явления неоднократно наблюдались при плохом хранении семенного материала, иногда после термического протравливания. Реже это отмечалось при хранении семян в условиях длительного действия сильных морозов. Вторичный покой семян можно нарушить обработкой 0,1%-ным раствором тиббереллина или 0,5—1,0%-ным раствором этанола. Наиболее действенна воздушно-тепловая обработка семян (солнечный обогрев).

Вопрос о влиянии длительного хранения на физиологические и биохимические свойства семян пшеницы представляет не только теоретический интерес, но имеет и сугубо практическое значение в связи с необходимостью создания в стране семенных фондов, а также длительного хранения в селекцион-

ных учреждениях коллекций семян. В настоящее время уже установлено, что долговечность семян определяется также условиями влажности, температуры и доступа воздуха.

При влажности 14% при периодическом проветривании хранилищ и охлаждении у образца семян всхожесть на 2—3-й год снижается лишь на 3—5%, на 4—5-й год — на 8—10%, после 8—10 лет хранения всхожесть семян составляет 35—65%. Отдельные партии семян пшеницы во Всесоюзном институте растениеводства через 12—16 лет сохраняли до 15% жизнеспособных семян, большинство же к этому времени полностью теряли всхожесть.

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА И ЯРУСНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ МЕЖДОУЗЛИЙ СТЕБЛЯ И ЛИСТЬЕВ ПШЕНИЦЫ В СВЯЗИ С ПРОХОЖДЕНИЕМ РАЗНЫХ ЭТАПОВ ОРГАНОГЕНЕЗА

СТРОЕНИЕ, РОСТ И ЯРУСНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТЬЕВ

Листья пшеницы разделяются на зародышевые, прикорневые и стеблевые. При формировании зародыша в семени из поверхностного слоя меристемы конуса нарастания образуются листовые бугорки. Разрастание первого листового бугорка приводит к образованию первого листа. Затем таким же путем, в определенной последовательности образуются второй и третий зародышевые или, как их часто называют, прикорневые листья.

Одновременно с ростом идут процессы дифференциации тканей листьев. Все стеблевые листья у пшеницы закладываются на II этапе органогенеза до начала дифференциации колоса, т. е. до перехода конуса нарастания побега к III этапу органогенеза. Рост же листьев и разворачивание листовых пластинок проходят в период от появления всходов и до IX этапа — цветения и оплодотворения.

Всего на главном побеге у большинства сортов пшеницы закладывается 8—10 листьев; на боковых побегах кушения образуется в зависимости от порядка кушения на 1—3 листа меньше. При интенсивном кушении на одном растении может образовываться соответственно 30—40 побегов, несущих по 3—6 листа, общее число их превышает 100—120 листьев.

Листья разных ярусов растений пшеницы различаются по многим анатомическим признакам (рис. 49). Наиболее четко различия проявляются при учете величины и количества устьиц. Нижние листья имеют меньшее число устьиц по сравнению с верхними (Носатовский, 1965). При этом на верхней стороне листовых пластинок их всегда несколько больше, чем

на нижней. Влагалище нижних листьев имеют значительно меньше устьиц по сравнению с листовыми пластинками, влагалища верхних листьев с наружной стороны образуют почти столько же устьиц, как и их листовые пластинки (табл. 31) (рис. 50, 51).

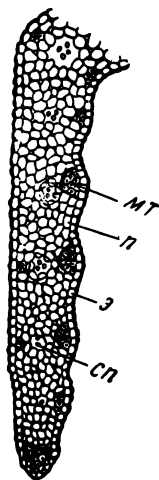


Рис. 49. Поперечный разрез пластинки листа (по Носатовскому, 1965)

э — эпидермис; л — паренхима; сп — сосудистый пучок; мт — механическая ткань

Во влажные годы устьиц бывает меньше, чем в сухие. Как и по числу устьиц, листья разных ярусов различаются по числу и величине сосудистых пучков, по сравнению с нижними. У нижних листьев (второго и третьего снизу) число крупных сосудистых пучков колеблется в зависимости от сорта от 16 до 24, а в верхних листьях — от 20 до 32.

На II этапе органогенеза все развернувшиеся листья как по строению, так и по выполняемым функциям очень сходны. Обычно у них очень слабо развито листовое влагалище, поэтому эти зародышевые листья и называют прикорневыми.

При переходе к III этапу органогенеза, связанному с ростом первого надземного междоузлия, у листа формируется листовое влагалище и листовая пластинка. Влагалище листа, покрывая стеблевой узел, образует в этом месте утолщение — листовым узел, при этом увеличивается прочность стебля. Длина влагалища листа изменяется с высотой прикрепления листа, с каждым ярусом снизу вверх. Соответственно увеличиваются и размеры листовой пластинки. Однако часто, особенно в степных районах, листовая пластинка верхнего листа несколько короче, чем предпоследнего. В условиях благоприятных для роста, последний верхний лист образует

Таблица 31

Число устьиц (в поле зрения микроскопа) у листьев пшеницы во время колошения (по Носатовскому, 1965)

Часть листа и сторона	Листья снизу вверх			
	1-й	2-й	3-й	4-й
Пластинка				
верхняя	46	52	55	69
нижняя	44	48	53	62
Влагалище				
внутренняя	1	2	3	9
внешняя	17	33	51	63

наибольшую листовую пластинку (Корнилов, 1951; Кравцова, 1957). Листовые пластинки также расширяются от яруса к ярусу.

В том месте, где листовое влагалище переходит в пластинку, расположен вырост листового влагалища — лигуле, или язычок, имеющий два выступа, которые называются ушками.

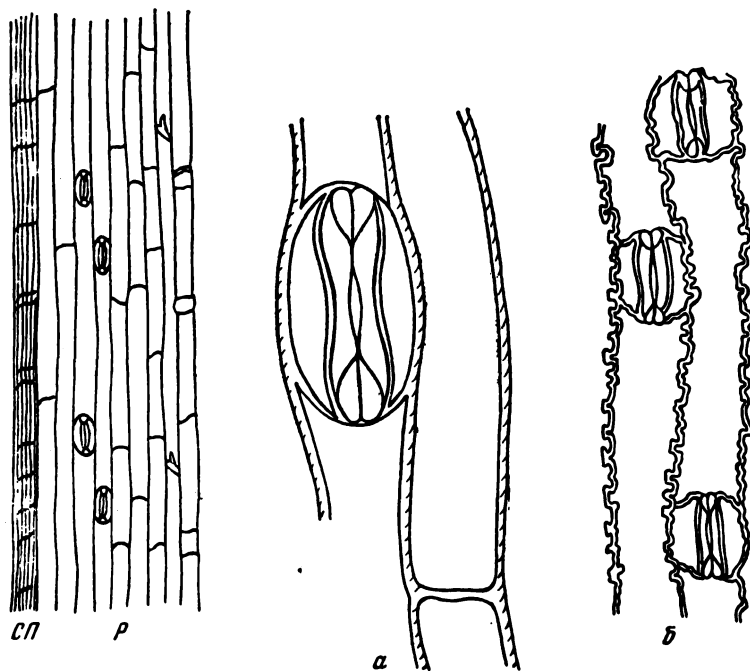


Рис. 50. Эпидермис верхней и нижней стороны пластинки листа пшеницы (по Носатовскому, 1965)

сп — сосудистый пучок; *р* — регулирующие клетки; *а* — устьице; *б* — эпидермис и устьица нижней стороны пластинки

Лишь у небольшой группы безлигульных пшениц ушки не развиваются. Анатомическое строение тканей листьев пшеницы хорошо изучено (Аболина, 1948; Василевская, 1962; Кочергина, 1959; Кравцова, 1957; Петин, Зак, 1938; Петин, Павлов, 1957; Носатовский, 1965), поэтому мы приводим лишь основные сведения в связи с ярусной изменчивостью строения листьев пшеницы.

Все сосудистые пучки листьев пшеницы имеют коллатеральное строение, ксилема направлена к верхней поверхности пластинки, флоэма — к нижней. Большие пучки с сильно развитой ксилемой выполняют преимущественно функции

водоснабжения. Малые пучки, состоящие главным образом из флоэмы, участвуют в сборе и оттоке продуктов ассимиляции. Малые пучки в большей степени сосредоточены в верхних листьях пшеницы.

Листья пшеницы способны изменять направление своего расположения по отношению к лучам солнца, так что в боль-

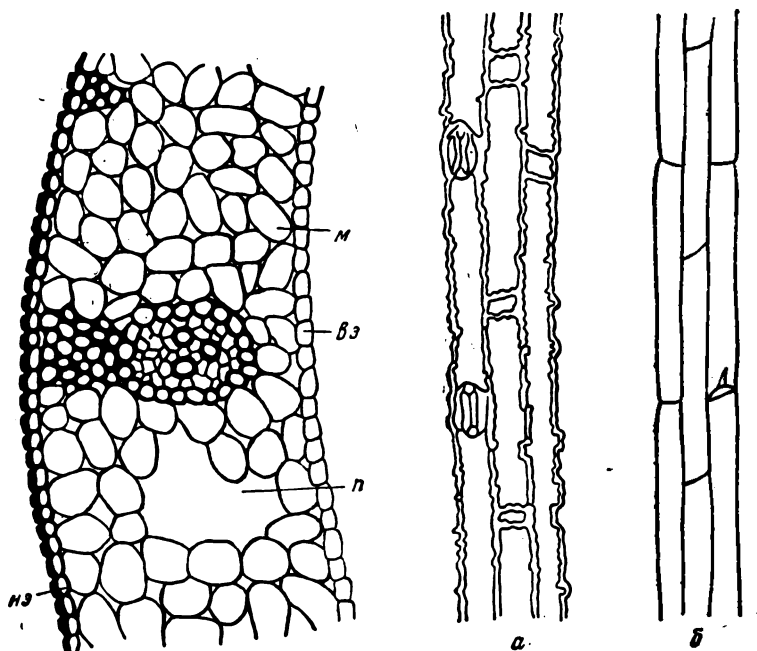


Рис. 51. Поперечный разрез через влагалище листа (по Носатовскому, 1965)

мз — внутренний эпидермис; мз — наружный эпидермис наружной стороны; м — мезофил; п — полость; а — эпидермис наружной стороны; б — эпидермис внутренней стороны влагалища

шинстве случаев верхняя сторона той или другой его части воспринимает не только отраженный, но и прямой солнечный свет (Носатовский, 1965; Шульгин, 1967). При этом листья верхних ярусов описывают за сутки почти полный круг. Такое изменение ориентации листовой пластинки позволяет листьям в засушливых условиях защищаться от перегрева, а во влажных районах лучше использовать свет и тепло, которые там находятся в минимуме.

Рост листьев разных ярусов коррелятивно связан с ростом одноименных междоузлий и прохождением растением определенных этапов органогенеза.

Как показали работы Ф. М. Куперман (1950, 1953), А. А. Корнилова (1951), Б. Е. Кравцовой (1957), Н. Н. Овчин-

никова и Н. М. Шихановой (1964), В. М. Пасова и М. Г. Мординовой (1967), у однолетних злаков (пшеница, ячмень, кукуруза, рожь, овес) при нормальных условиях выращивания можно по числу листьев, вышедших из влагалища предыдущего листа, судить со сравнительно большой степенью приближенности об этапе органогенеза (табл. 32), на котором в тот или иной момент находится растение.

Таблица 32

Сопряженность появления листьев у пшеницы сортов Саратовская 38 и Лютеценс 62 с прохождением этапов органогенеза

Ярус листьев	Саратовская 38;	Лютеценс 62
	Этап органогенеза	
1	I	I
2	II	II
3	III	II
4	III—IV	III
5	V	IV—V
6	VI	V—VI
7	VII	VI
8	VII—VIII	VII
9	IX	VIII

Такое проявление связи между развитием побега, состоянием его генеративных и ростом вегетативных органов — листьев и междоузлий стебля — обусловлено связью между ярусом листа, его физиологическими функциями и той ролью, какую играет каждый лист в процессе онтогенеза и формирования репродуктивных органов.

Наиболее полное и глубокое теоретическое обоснование этих связей дано в классических работах Н. П. Кренке (1933—1935, 1950). Экспериментальные работы Н. П. Кренке и других исследователей позволили вскрыть качественные различия в функциях листьев разных ярусов.

Используя выводы из работ Н. П. Кренке, морфофизиологи в последние годы смогли дать количественную оценку условий развития пшеницы, ячменя, кукурузы, овса, горчицы (Куперман, 1950; Кравцова, 1957; Пасов, Мординова, 1967; Куперман, Баханова, Пасов, 1968). Тем самым были подтверждены теоретические представления И. В. Мичурина и Н. П. Кренке о функциональной разнокачественности листьев разных ярусов побега. Экспериментально были установлены как зависимость продуктивности растений, урожая зерна от размеров листовой поверхности, так и различия в функциях листьев разных ярусов в снабжении питательными веществами зерновок на разных этапах органогенеза.

Положительное влияние увеличения ассимиляционной поверхности листьев на урожай зерна некоторых культурных растений установлено многими исследователями (Савицкий, 1948; Гушин, 1946; Куперман, 1950; Корнилов, 1951; Ничипорович, 1955, 1956). Наши опыты с удалением листовых пластинок показали, что уменьшение ассимиляционной поверхности ведет к снижению продуктивности растений. При этом не безразлично, на каком этапе органогенеза и какие именно листья удалять. Так, удаление половинок листовой пластинки у 3-го и 4-го листьев в фазе начала выхода в трубку (при переходе к III этапу органогенеза) задерживало развитие побега и переход к IV этапу на 2—5 дней. Удаление $\frac{2}{3}$ у третьего и половинки листовой пластинки у 4-го листа после выхода в трубку уже в конце IV и начале V этапа органогенеза не задерживало развития зачаточного колоса. Более того, в нескольких вариантах удаление в этот период 2—3 нижних листьев ускоряло развитие колоса на 1—3 дня. Удаление 5-го и 6-го листа задерживало развитие растений на V—VII этапах органогенеза, и они выколашивались на 4—5 дней позже контроля, а удаление 6—8 листьев надолго задерживало выколашивание побегов и резко снижало продуктивность колоса. Удаление всех листовых пластинок поочередно на каждом этапе органогенеза приводило к задержке в развитии зачаточного колоса и снижению урожая.

Результаты этих исследований имеют не только теоретическое, но и практическое значение для районов, где град уничтожает листья полностью или частично. Эти исследования дают возможность заблаговременно после градобития прогнозировать урожай. Наряду с данными о положительных корреляциях между размерами листовой поверхности растений в расчете на площадь, занимаемую ими в посевах, имеются данные, показывающие, что при увеличении размеров листовой поверхности выше оптимальных наблюдается затенение листьев тех ярусов и в такие периоды онтогенеза, когда они выполняют работу, необходимую для жизнедеятельности растений (Ничипорович, 1956; Шульгин, 1967).

Следует отметить, что в литературе встречаются противоречивые мнения и факты о продуктивности работы единицы листовой поверхности при разной густоте стояния. Одни авторы (Ничипорович, 1955; Кравцова, 1957) отмечают снижение продуктивности работы единицы листовой поверхности, другие исследователи (Катунский, 1941) указывают на увеличение накопления сухого вещества на единицу листовой поверхности в более густых посевах.

В исследованиях Б. Е. Кравцовой, проведенных в лаборатории биологии развития растений МГУ в течение 1954—1957 гг., изучалось влияние размеров листовой поверхности на формирование урожая зерна (рис. 52). В качестве способа

воздействия на изменение темпов роста отдельных органов была применена разная густота посева и подбора сортов, нескольких морфофизиологических типов, характеризующихся различными темпами прохождения этапов органогенеза. Эта методика позволяет весьма простым приемом изменять соотношение между ростом вегетативной массы и генеративных органов и одновременно приближает результаты исследований к решению практических вопросов при выборе норм высева для пшеницы.

Из табл. 33 и рис. 52, в которых приведены данные о характере формирования общей листовой поверхности у двух сортов пшеницы при разной густоте стояния, видно, что в начале вегетационного периода не наблюдается различий в нарастании общей площади листовых пластинок. В загущенном посеве отставание в размерах формирующейся листовой поверхности становится заметно во время роста четвертого-пятого листа в период дифференциации колосковых бугорков (IV—V этапы органогенеза). В период роста самых верхних листьев, на VII этапе органогенеза, различия в разных вариантах опыта становятся максимально четкими.

Как отмечает Б. Е. Кравцова (1957), у растений загущенного посева уменьшение общей площади листовых пластинок обуславливается меньшими размерами площади верхних листьев (начиная с пятого) и сокращением числа формирующихся на побеге листьев (образование

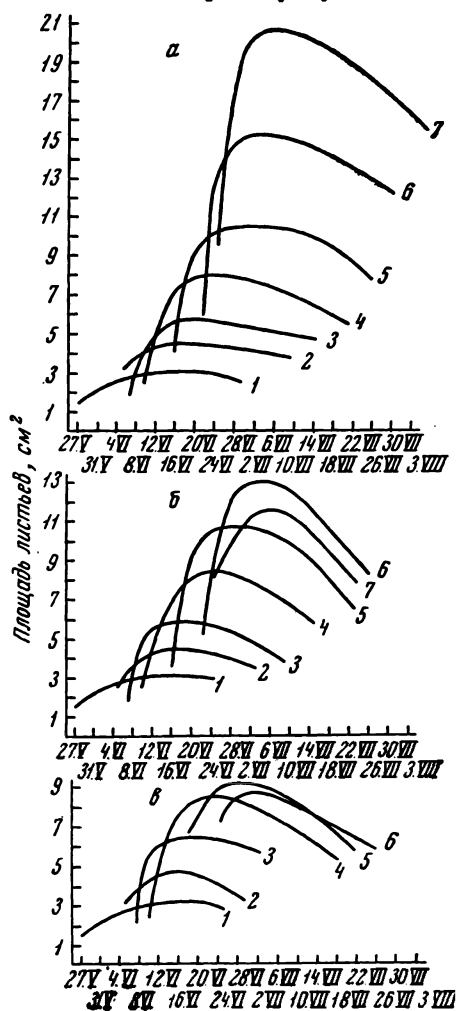


Рис. 52. Изменение площади листовых пластинок отдельных ярусов сорта Гарнет при густоте посева 10 (а), 50 (б) и 150 зерновок на 1 пог. м (в) (по Кравцовой, 1957)

Цифрами обозначены ярусы листьев, начиная с нижнего

шести, а не семи листьев, как в других вариантах опыта). Кроме того, в загущенных посевах при ускорении развития раньше отмирают листья нижних ярусов, в связи с чем общая площадь листовых пластинок во время формирования зерна уменьшается интенсивнее, чем при разреженном стоянии растений.

Таблица 33

Общая площадь листовых пластинок яровой пшеницы при различной густоте посева (в $сж^2$ на одно растение)

Число высеянных зерен на 1 пос. м	Этап органогенеза									
	I—II	III	IV—V	VI	VII	VIII—IX	X	X	X—XI	
Лютесценс 62 (среднеспелый сорт)										
10	3,1	10,2	33,7	58,1	83,4	63,2	58,9	33,6	18,6	
50	3,0	10,2	34,4	61,5	65,0	64,9	41,7	27,7	7,0	
150	2,9	9,7	26,7	49,0	31,1	22,6	21,5	12,8	5,3	
Гарнет (скороспелый сорт)										
10	2,6	7,9	24,7	55,7	69,0	44,0	38,1	27,5*	16,6**	
50	2,5	7,8	21,7	54,6	52,7	25,0	18,4	—	—	
150	2,4	8,2	21,1	38,6	29,4	15,9	6,2	—	—	

* XI этап органогенеза.

** Начало XII этапа органогенеза.

Кривые на рис. 52, характеризующие размеры площади листовых пластинок по ярусам для двух сортов, показывают, что у растений, выращенных в разреженном посеве, нарастание размеров площади листовых пластинок с повышением яруса продолжается вплоть до верхнего, седьмого листа. В посевах средней густоты наибольшей площади листовые пластинки достигают в шестом ярусе, а седьмой лист имеет площадь меньшую, чем предыдущий. У растений в загущенном посеве максимальной площадью обладает лист пятого яруса, а площадь шестого листа приблизительно равна площади четвертого.

Значительные различия в суммарной площади листовых пластинок при различной густоте посева отражаются на ходе накопления в колосе сухого вещества (рис. 53).

При слишком высокой густоте стояния растений резко снижается число заложившихся колосков и развивающихся цветков на IV—VI этапах органогенеза. В последующем на VII—VIII этапах число колосков в колосе и цветков в колосках, особенно в верхней части, продолжает уменьшаться из-за недоразвития генеративных органов (табл. 34). При развитии же большей суммарной площади листовых пластинок увели-

чивается число продуктивных элементов колоса, а число пустых колосков значительно снижается. Эти закономерности четко проявляются в эксперименте как у скороспелого сорта Гарнет (первый морфофизиологический тип), так и у сорта Лютесценс 62 (второй морфофизиологический тип).

Таблица 34

Соотношение элементов структуры урожая разных морфофизиологических типов пшеницы в зависимости от густоты посева

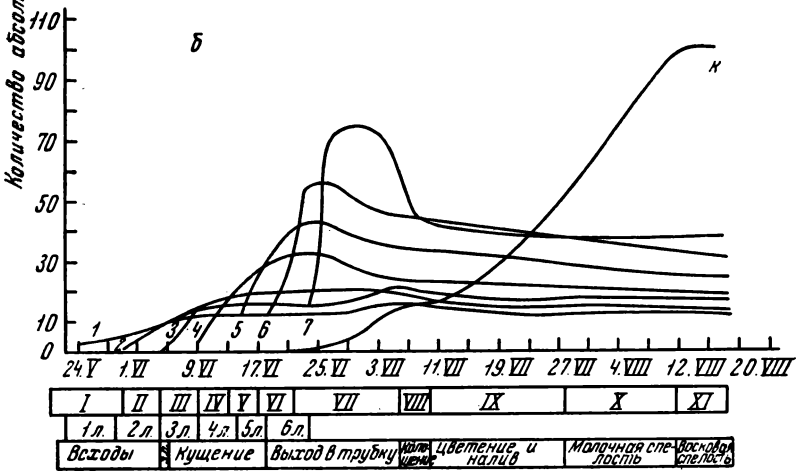
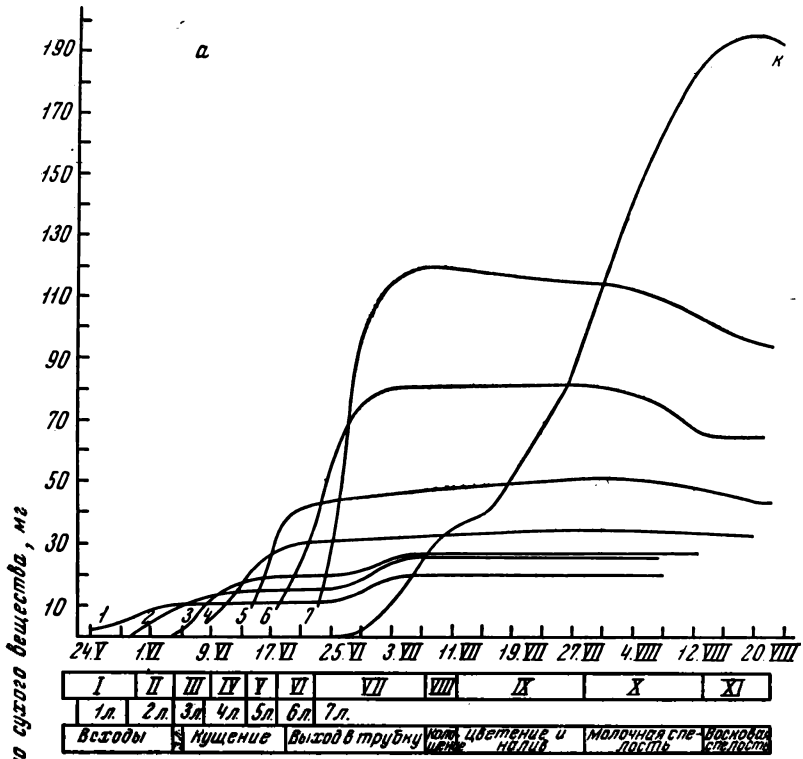
Число высеянных зерен на 1 лог. м	Длина колоса основного побега, см	Число развитых колосков в колосе	Число пустых колосков в колосе	Число зерен в колосе	Абсолютный вес зерна, г	Максимальная общая площадь листовых пластинок, см ²
Лютесценс 62						
50	8,0	14,6	1,9	27,1	39,4	65,0
150	5,2	7,9	4,8	14,8	35,4	51,0
Гарнет						
50	7,0	12,0	2,0	32,2	31,9	54,4
150	5,6	8,5	5,0	14,2	28,4	38,8

Данные табл. 35, полученные в лаборатории биологии развития растений, подтверждаются материалами А. А. Ничипоровича и его сотрудников (1966) и свидетельствуют о том, что размеры площади листовых пластинок, срок жизни листьев и продуктивность работы листовой поверхности оказывают существенное влияние на формирование сухой массы растения и урожай зерна. О различной продуктивности работы единицы листовой поверхности у потенциально высокоурожайных и среднеурожайных пшениц можно судить по данным табл. 36,

Таблица 36

Продуктивность листовой поверхности (прирост сухого вещества в г на 1 м² в сутки) на разных этапах органогенеза

Этап органогенеза	Высокопродуктивный сорт	Среднепродуктивный сорт
II	6,6	4,0
III	6,9	6,3
IV	6,7	4,5
V	5,8	5,9
VI	6,1	4,6
VII	12,0	10,0
VIII	14,1	11,0
IX (начало)	12,3	10,8
IX (конец)	6,8	8,0
X (начало)	20,0	18,0
X (конец)	32,0	24,0



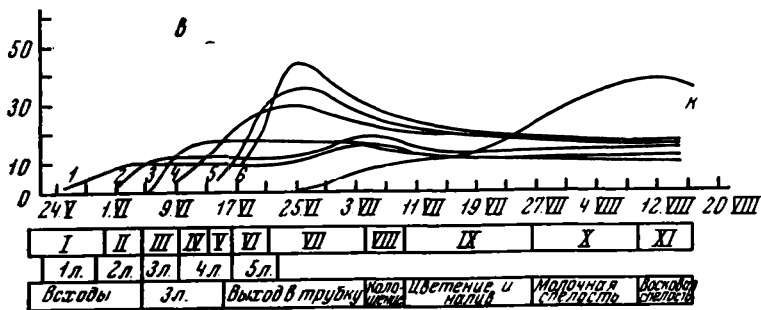


Рис. 53. Изменение количества абсолютного сухого вещества в листовых пластинках отдельных ярусов и в колосе сорта Гарнет при густоте посева 10 (а), 50 (б) и 150 зерновок на 1 пог. м (в) (по Кравцовой, 1957)

Цифрами обозначены ярусы листьев, начиная с нижнего, к — колос. Под графиком отмечены границы этапов органогенеза колоса, появления листьев и наступления фенологических фаз

из которых видно, что продуктивность работы единицы листовой поверхности на III, VI, VIII и особенно на X этапе органогенеза значительно выше у растений потенциально высокопродуктивных сортов. Следует отметить, что к началу цветения (IX этап) продуктивность работы единицы листовой поверхности резко падает и затем снова поднимается при переходе к X этапу органогенеза.

Однако долгое время оставалась неясной роль отдельных ярусов листьев в формировании урожая пшеницы.

Полученные Ф. М. Куперман данные о различиях в содержании хлорофилла в листьях разных ярусов у различных по продуктивности сортов пшеницы свидетельствовали, во-первых, о том, что у более продуктивных сортов пшеницы выше общее содержание хлорофилла (в миллиграммах на 100 см²); во-вторых, оно различно в листьях разных ярусов, причем у высокопродуктивных пшениц максимум хлорофилла содержится в шестом-седьмом листе (снизу вверх), тогда как у менее продуктивных сортов — в шестом листе. При этом у высокопродуктивных сортов еще на IX этапе органогенеза в седьмом и даже восьмом листе продолжается процесс накопления хлорофилла, в то время как у менее продуктивных сортов повышение содержания хлорофилла на VII—X этапах органогенеза почти не наблюдается (табл. 37).

Таким образом, у пшеницы, как и многих других видов растений (Шульгин, 1967; Доровская, 1962; Рустамбеков, 1963; Ржанова, Ахундова, Дмитриева, 1967; Куперман, Мельцер,

Содержание хлорофилла (a+b) в листьях разных по продуктивности сортов пшеницы (в мг на 100 см²)

Номер листа (снизу вверх)	Этап органогенеза					
	II	IV	VI	VII	IX	X

Потенциально высокопродуктивный

3	2660	2420	2100	—	—	—
4	2720	2806	2860	2010	—	—
5	—	2901	3420	3605	3400	2850
6	—	—	3800	4260	4010	3605
7	—	—	—	3860	4408	3860
8	—	—	—	3880	3960	3720

Потенциально малопродуктивный

3	2440	2380	1908	—	—	—
4	2580	2640	2705	1820	—	—
5	—	2900	3080	3205	2050	1960
6	—	—	3120	3638	3520	2860
7	—	—	—	3208	2900	2620
8	—	—	—	—	Не развивается	

1967), проявляется определенная связь между уровнем содержания хлорофилла и продуктивностью растений.

Следовательно, при селекции пшениц важно заботиться о создании сортов, которые в относительно загущенном посеве имели бы продленный срок жизни листьев и повышенную продуктивность их работы при оптимальных размерах суммарной площади листьев. Особенно важно увеличение размеров верхних ярусов листьев, которые оказывают наибольшее влияние на урожай зерна, так как они меньше затеняются и, главное, несут основную функцию (наряду с чешуями в колосе) снабжения зерновок органическими веществами.

Еще в 1953 г. нами была высказана гипотеза о том, что первые три зародышевых листа могут обеспечивать продуктами фотосинтеза рост 3 и 4-го стеблевых листьев, которые в свою очередь обеспечивают за счет продуктов фотосинтеза рост 6—8-го листьев и одновременно дифференциацию и рост конуса нарастания на IV—V этапах органогенеза. После перехода растений к VI этапу зародышевые листья и затем 4-й лист постепенно отмирают. 5-й и 6-й листья обеспечивают усиленный рост верхних междоузлий стебля и прохождение VI—VIII этапов органогенеза; наконец, 7—8-й листья и цветочные чешуи «кормят» формирующиеся зерновки на X—XI этапах органогенеза. В период XII этапа органогенеза в зерновки идет отток почти всех пластических веществ из верхних листьев (пластинок и влагалищ), верхних междоузлий

стебля и корневой системы. С завершением XII этапа органогенеза побега и созреванием семян верхние листья и междоузлия стебля, после того как функции питания зерновок завершаются, отмирают.

О том, что именно верхние листья в основном выполняют функцию снабжения органическим веществом формирующиеся зерновки, можно судить по результатам опыта, в котором листья разных ярусов пшеницы Лютеценс 62 выдерживали в атмосфере $C^{14}O_2$ в течение 20 мин в полевых условиях при разнотой густоте стояния растений. Эксперимент проводили на X и XI этапах органогенеза.

Таблица 38

Активность (в *имп/мин*) препаратов зерновок мягкой яровой пшеницы Лютеценс 62 через 1 сутки после экспонирования листьев отдельных ярусов в атмосфере $C^{14}O_2$ в зависимости от густоты посева (по Кравцовой, 1957)

Дата проведения опыта	Число высеянных семян на 1 пог. м	Ярус листьев				
		II	IV	V	VI	VII
X этап органогенеза						
6/VII	10	4	7	8	56	429
	150	—	5	37	1230	—
XI этап органогенеза						
16/VII	10	—	—	—	200	365
	150	—	—	72	1269	—

Как видно из табл. 38, во время формирования зерна листья нижних ярусов играют уже незначительную роль в снабжении ассимилятами репродуктивных органов. Даже в разреженном посеве, где время жизни листьев значительно удлиненно по сравнению с густым травостоем, нижние листья до 5-го листа включительно практически не участвуют в снабжении формирующегося зерна продуктами ассимиляции. Значительно активнее в этом процессе 6-й лист и неизмеримо активнее всех остальных самый верхний лист. Так, если листья 2—5-го ярусов, спустя сутки после экспонирования в атмосфере $C^{14}O_2$, создают в зерновках активность порядка 4—8 *имп/мин*, то 6-й лист в разреженном посеве создает в зерне активность, равную 56 *имп/мин*, а 7-й — 429 *имп/мин*.

В загущенном посеве отмечается более резкая дифференциация листьев по ярусам, чем в разреженном. Однако, как указывает Б. Е. Кравцова (1957), верхний лист способствует созданию большей концентрации радиоактивности в зерновках растений загущенных посевов, чем в разреженных. Так, например, в опыте 6/VII оказалось, что активность препаратов

зерновок, создаваемая через сутки после экспонирования листьев верхнего яруса в атмосфере $C^{14}O_2$, в разреженном посеве составляет на X этапе органогенеза 429 *имп/мин*, тогда как в загущенном посеве она равна 1230 *имп/мин*.

Приведенные данные свидетельствуют об интенсивном передвижении продуктов ассимиляции из верхних листьев растений в густом посеве, несмотря на ослабление освещенности в загущенном травостое (в 2—3 раза по сравнению с разреженным посевом). Следовательно, формирующееся зерно в загущенном посеве не испытывает недостатка в снабжении продуктами ассимиляции, а отток органических веществ не лимитирует создания урожая. По-видимому, в целом недостаточное количество вырабатываемых у растений загущенных посевов ассимилятов служит препятствием к увеличению урожая зерна с одного колоса.

В то же время, если учесть, что вес зерна в одном колосе в разреженном посеве в этот период был выше, чем в густом посеве, приблизительно в шесть раз, то окажется, что после «кормления» $C^{14}O_2$ верхнего листа содержание радиоактивного углерода, рассчитанное на сухой вес зерна с одного колоса, в разреженном посеве почти в полтора раза выше, чем в загущенном.

Эти факты объясняют причины большей продуктивности каждого растения в разреженном посеве, а также высокой продуктивности сортов X морфофизиологического типа, у которых очень долго вегетируют верхние листья при оптимальной густоте стояния.

В зависимости от морфофизиологического типа растения необходимо дифференцировать норму высева (Савицкий, 1956, 1965; Кравцова, 1957).

Н. П. Кренке неоднократно иллюстрировал закономерности количественной ярусной изменчивости листьев. Эти закономерности отчетливо проявляются при изучении рассеченности листьев, числа долей листа, соотношения длины черешка к длине листовой пластинки и исследований анатомических структур листьев.

У пшеницы закономерности ярусной изменчивости также отчетливо проявляются при изменении длины листовой пластинки и влагалищ листьев разных ярусов. При этом выяснилось, что такой показатель, как отношение длины листовой пластинки предыдущего яруса к длине листовой пластинки листа последующего яруса, начиная с I по VIII этап органогенеза, может служить довольно надежным критерием развития растений, показателем состояния этапов органогенеза. Вычисленные на основании измерений длины листьев коэффициенты корреляции и коэффициенты регрессий показывают, насколько благоприятны условия выращивания для развития и роста растений (Пасов, Мординова, 1967).

Еще в 1951 г. А. А. Корнилов, исследуя ярусную изменчивость листьев пшеницы, предложил по размерам листовых пластинок определять состояние растений и оценивать степень благоприятности условий произрастания. Опираясь на факты, показывающие, что любое сочетание неблагоприятных условий задерживает рост листьев, А. А. Корнилов (1951) пришел к выводу о том, что, чем выше ярус, на котором длина или площадь листовых пластинок достигает максимума, тем лучше были условия произрастания. В наиболее оптимальных условиях для роста и развития самый верхний лист должен быть и самым большим по площади.

В. М. Пасов предложил (Пасов, Мординова, 1967) пользоваться для оценки условий произрастания не абсолютными величинами длины листовых пластинок, а относительными, с тем чтобы дать количественную оценку генеративного развития.

Как известно, с повышением температуры до оптимума, удлинением фотопериода, усилением в световом потоке оранжево-красных лучей света, повышением интенсивности освещения скорость развития растений пшеницы увеличивается. Любое отклонение от оптимальных условий нарушает скорость развития (Кренке, 1935; Добрунов, 1960; Пасов, Мординова, 1967; Куперман, Пасов, Баханова, 1967) и ведет к появлению инверсий, частота и степень проявления которых возрастают по мере ухудшения хотя бы одного из факторов произрастания растений. Отсюда следует, что условия вегетации, так же как и темпы прохождения этапов органогенеза, могут быть охарактеризованы коэффициентом корреляции (r) и коэффициентом регрессии ($R_{y/x}$); чем лучше условия, тем выше коэффициент корреляции; чем хуже условия, тем ниже, следовательно, будет коэффициент регрессии.

Для иллюстрации приводим результаты измерения листовых пластинок, отношения длины листовых пластинок одного яруса к другому по методу В. М. Пасова и вычисленные Р. Мельцером (1967) на основе этих данных коэффициенты корреляции и регрессии для растений яровой пшеницы сорта Краснозерная (табл. 39).

Из табл. 39 видно, что по мере ухудшения условий выращивания пшеницы (вариант 2 — уменьшенная интенсивность света в утренне-вечерние часы суток по сравнению с естественным освещением; вариант 3 — изменение спектрального состава света, синий свет; вариант 4 — укороченный фотопериод и неблагоприятное качество света) снижаются коэффициенты корреляции и регрессии. При наименее благоприятных условиях (вариант 4) отмечается не только снижение показателей скорости развития, но и учащаются инверсии и отклонения от кривой ярусной изменчивости листьев. Приведенные в табл. 39 данные об этапах органогенеза в момент измерения листьев

Отношение длины предыдущего листа к длине последующего и коэффициенты корреляции и регрессии как показатели эффективности действия спектрального состава света, в зависимости от продолжительности фотопериода, на развитие и рост пшеницы (по Мельцеру, 1967)

Вариант опыта*	Этап органогенеза в момент окончания опыта	Ярус листьев (снизу вверх)					Коэффициент корреляции $r \pm m$	Коэффициент регрессии $R_{y/x}$
		3-й	5-й	7-й	9-й	10-й		
1. е	XII	0,830	1,090	1,570	—	—	0,958±0,033	0,180
2. 8e+8к	XI	0,880	0,943	1,080	1,040	—	0,886±0,282	0,068
3. 8e+8с	VI	0,972	0,955	0,946	1,420	—	0,782±0,130	0,063
4. 8e+4с	X	0,916	1,040	1,070	1,040	1,040	0,712±0,174	0,050

* е—естественный свет, к—красный, с—синий.

свидетельствуют о том, что эти показатели отражают одновременно и уровень генеративного развития растений.

Об отклонениях от нормального развития можно, как известно, судить и по количеству образующихся на растении листьев. Если в условиях 16-часового естественного освещения (вариант 1) растения формировали семь листьев, то в вариантах 2 и 3 при задержке в развитии у них было по девять листьев, а при укорочении фотопериода (вариант 4) число листьев достигало десяти.

СТРОЕНИЕ СТЕБЛЯ, РОСТ И ЯРУСНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕЖДОУЗЛИИ СТЕБЛЯ

Соотношение темпов роста отдельных междоузлий, высота стебля, степень выраженности геотропических реакций, устойчивость растений к полеганию, биохимические и физиологические процессы, протекающие в стеблевых органах, — эти стороны физиологии стебля могут быть всесторонне охарактеризованы лишь при исследовании стебля в процессе развития в онтогенезе, при изучении коррелятивных связей между стеблем и другими органами растения.

Стебель, или соломина, пшеницы — основной осевой орган, он несет листья и колос. Стебель выполняет механическую (опорную) и проводящие функции, состоит из метамерных органов — узлов с листьями и междоузлий. Метамеры стебля формируются благодаря деятельности верхушечной меристемы на I и II этапах органогенеза. Дифференциация стебля на метамеры начинается еще в зародыше, когда формируются зародышевые листья. Уже на II этапе органогенеза (до начала видимого роста стебля) при рассмотрении конуса нара-

станции под микроскопом или с помощью рентгеновской установки (Приймак, 1968; Fuchs, 1968) можно видеть узлы и междоузлия стебля. Однако в сельскохозяйственной практике начало роста стебля принято определять с момента удлинения первого надземного междоузлия, то есть фазы выхода в трубку.

Рост стебля у пшеницы выражается главным образом в значительном удлинении междоузлий и в меньшей мере в их утолщении. Интеркалярный рост междоузлий в длину осуществляется в результате деления меристематических клеток и последующего их растяжения.

У пшеницы, как и у других злаков, наблюдаются определенные закономерности в последовательности роста отдельных междоузлий и соотношении их длины (рис. 54).

Длина первого надземного междоузлия при нормальных условиях невелика — 2—4 см, и лишь в условиях сильного затенения, при загущении посевов, оно вытягивается до 7—10 см.

В период выхода в трубку почти одновременно с первым подземным междоузлием начинается рост второго междоузлия. Наиболее интенсивный рост второго междоузлия идет в течение 5—6 дней, после того как приостанавливается рост первого. Длина второго междоузлия примерно в 1,5—2 раза больше первого и колеблется в зависимости от сорта и условий от 6 до 12 см. По окончании интенсивного роста второго междоузлия начинается усиленный рост третьего междоузлия. Его длина варьирует от 10 до 18 см. Вслед за ним растет четвертое междоузлие, его длина составляет 16—23 см. В это время из влагалища листа начинают выдвигаться ости колоса. Длина пятого междоузлия, если оно не последнее, колеблется от 20 до 30 см, а в том случае, если оно последнее и завершается колосом (мы называем его «соцветиеносом»), то оно быстро вытягивается в длину и достигает величины 50—60 см и более. Скорость роста междоузлий соломины на ранних этапах органогенеза незначительна — 1—1,5 см в сутки, а в период прохождения VII—VIII этапов резко увеличивается и достигает 5—7 см в сутки.

Из данных А. И. Носатовского (1950) видно, что чем выше

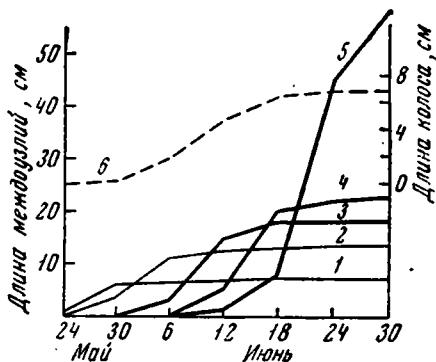


Рис. 54. Изменение длины междоузлий стебля (1—5) и величины колоса (6) в процессе онтогенеза (по Носатовскому, 1965)

междоузлие, тем оно длиннее. А. Новацкий вычислил, что при благоприятных условиях влажности почвы и наличии питательных веществ длина каждого междоузлия стебля равна полусумме длины двух смежных с ним междоузлий (из которых одно лежит выше, а другое — ниже его). Ф. М. Куперман (1958) установлена зависимость роста междоузлий от этапов органогенеза (табл. 40).

Таблица 40

Рост стебля озимой пшеницы Пшенично-пырейный гибрид 186 на разных этапах органогенеза

Этап органогенеза	Длина междоузлий						Длина колоса, см	Общая высота растений, см
	первого	второго	третьего	четвертого	пятого	шестого		
I—II	0,1	0,1	0,1	0,05	0,01	0,01	0,01	0,3
III	0,1	0,5	0,2	0,1	0,05	0,05	0,05	0,9
IV	0,1	1,1	0,3	0,2	0,1	0,05	0,1	1,9
V	0,1	5,5	3,4	0,5	0,2	0,1	0,4	10,2
VI	0,1	6,6	10,6	2,7	0,5	0,2	2,2	22,9
VII	0,1	6,8	13,8	18,8	10,5	6,1	5,2	60,5
VIII	0,1	6,8	13,8	18,6	20,7	44,5	7,8	112,1
IX	0,1	6,8	13,8	18,6	23,0	58,0	8,0	128,3

При малейшем дефиците влаги или резком понижении температуры рост очередного междоузлия приостанавливается и оно остается укороченным. На рост междоузлий оказывает влияние не только прямое действие дефицита влаги или понижения температуры, но и состояние генеративных органов.

В зависимости от условий прохождения этапов органогенеза, рост средних и особенно верхних междоузлий резко сокращается.

Так, при неблагоприятных условиях для прохождения VI—VIII этапа органогенеза, вызывающих стерильность цветков, верхние междоузлия не разрастаются и в отдельных случаях либо колос выносится не выше основания листовой пластинки верхнего листа, либо же, при крайне неблагоприятных условиях, колос совсем не выходит из влагалища листа наружу и в трубке, образуемой влагалищем листа, проходят процессы цветения и оплодотворения очень небольшого числа фертильных цветков колоса.

Для роста стебля, как и растения в целом, необходимы определенные условия освещения, длины дня, температуры и других факторов, обеспечивающих развитие пшеницы.

В нормальных условиях при раннем боковом затенении конусы нарастания второго порядка, закладывающиеся в пазухах стеблевых листьев, очень рано приостанавливают развитие и редуцируются, поэтому стебель пшеницы, за исключением подземного узла кущения, не ветвится. В эксперимен-

тальных условиях при выращивании одиночных растений, сильном боковом освещении и усиленном питании можно вызвать ветвление стебля из всех или по крайней мере двух верхних узлов стебля (Разумов, 1954; Куперман, 1953; Заблуда, 1940; Носатовский, 1965; Черномаз, 1956).

Главный стебель и побеги кущения второго порядка у большинства сортов при оптимальных условиях выращивания образуют 5—6 междоузлий; у побегов третьего и последующих порядков число междоузлий закономерно уменьшается на одну единицу. У побегов четвертого и последующих порядков число междоузлий уменьшается уже на два метамера. Эти побеги быстрее проходят II этап органогенеза и выколашиваются почти одновременно с главным побегом.

В тех случаях, когда растения не могут из-за короткого дня или слабой интенсивности света перейти к III этапу и длительно задерживаются на II этапе органогенеза, число узлов и междоузлий увеличивается до 7—9 и даже 11, соответственно увеличивается и количество листьев.

В условиях сильного затенения, тормозящего процессы дифференциации зачаточного стебля, междоузлия вытягиваются и выносят вверх недифференцированный конус нарастания. Этот сравнительно редкий феномен у пшеницы типичен для однолетних, так называемых удлинённых вегетативных побегов у многолетних трав.

В связи с полеганием пшеницы сравнительно детально исследованы анатомия и физиологические особенности роста междоузлий, проявление полярности и химический состав стебля. Полегание пшеницы наблюдается в разные фазы развития растений; чаще всего в конце фазы молочной спелости, когда колос имеет наибольший вес.

Различают два типа полегания. Первый тип — так называемое прикорневое полегание — может наступить в начале стеблевания при избытке в почве азота или слишком высокой норме высева. Определяется оно особенностями строения не только стебля, но и влагалища третьего листа. Особенно опасно полегание во время роста первого и второго междоузлий, когда ткани еще молодые и легко изгибаются. Второй тип — стеблевое полегание; оно связано с недостаточным развитием механических тканей третьего-пятого и особенно самого верхнего междоузлия.

Способность стебля сопротивляться изгибу и излому выражена у разных сортов неодинаково. Так, по данным М. Г. Пруцковой (1932), устойчивость стебля, определяющая сопротивляемость излому, колебалась в зависимости от сорта от 269 до 668 г. При неблагоприятных условиях в фазу молочной спелости первое междоузлие, которое рано завершает рост, обычно редко изгибается, полегание пшеницы чаще отмечается в изгибе второго междоузлия. Из данных М. А. Иль-

инской-Центилович (1964) видно, что сорта озимых пшениц, склонные и устойчивые к полеганию, различаются по анатомическому строению второго междоузлия (табл. 41).

Многочисленные наблюдения свидетельствуют, что между прочностью нижних междоузлий, внутренней структурой стебля, его анатомическим строением имеется прямая зависимость. Анатомические особенности междоузлий стебля различных сортов озимой пшеницы характеризуют данные, полученные М. А. Ильинской-Центилович (1964), а также наши определения некоторых анатомических элементов строения стебля двух высокопродуктивных сортов озимой пшеницы Безостая 1 и Мироновская 808 (табл. 42).

Таблица 41

Динамика формирования второго междоузлия у озимой пшеницы разной степени устойчивости к полеганию (по Ильинской-Центилович, 1957)

День начала роста междоузлия	Одесская 3 (склонен к полеганию)				Лютесценс 238 (устойчив к полеганию)			
	Длина междоузлия, см	число клеток перидикла	толщина механического кольца (перидикла), мк	степень одревеснения клеточных стенок механической ткани, баллы*	длина междоузлия, см	число клеток перидикла	толщина механического кольца (перидикла), мк	степень одревеснения механической ткани, баллы
2-й . . .	1,5	3,6	48,4	0	0,9	6,2	55,6	0
5-й . . .	5,0	3,4	49,1	1	3,5	5,4	56,5	2
8-й . . .	10,5	3,6	49,3	2	6,9	5,7	56,7	4
11-й . . .	16,5	3,8	52,4	3	8,4	5,7	60,5	4
15-й . . .	16,8	3,5	53,3	3	12,1	6,0	65,3	5
30-й (выколашиванье) . . .	15,7	3,4	55,4	5	12,4	6,2	66,3	5
67-й (молочно-восковая спелость) . . .	15,8	3,9	55,6	7	12,4	6,9	72,3	7

* 2 балла—слабое одревеснение; 3—4—среднее; 5—7—сильное одревеснение.

Склонные к полеганию сорта, такие, как Гостианум 237, характеризуются стеблем с нешироким кольцом механической ткани и небольшим числом сосудисто-волокнистых пучков. Слабо полегающие и устойчивые к полеганию сорта обладают широким механическим кольцом и большим количеством сосудисто-волокнистых пучков.

Существует также связь между строением подземных междоузлий, мощностью узловых корней и степенью устойчивости сорта к полеганию.

Анатомическое строение стебля сортов озимой пшеницы

Сорт	Толщина кольца механической ткани, <i>мк</i>	Толщина выполненной части соломьы, <i>мк</i>	Диаметр полый части стебля, <i>мк</i>	Число сосудисто-волоконистых пучков	Диаметр пучка, <i>мк</i>
Одесская 3	50,3	567,4	1931,5	24,8	140,3
Гостианум 237	63,6	415,5	1694,7	23,2	121,9
Одесская 16	67,8	523,0	1946,9	28,3	146,1
Веселоподолянская 499	67,8	601,9	2176,1	33,4	165,4
Лютесценс 238	75,8	684,9	2254,9	32,4	173,7
Лютесценс 17	85,3	669,5	2274,8	31,1	166,3
Мироновская 808	80,2	601,5	2015,3	30,8	155,4
Безостая 1	88,0	708,8	2368,2	32,6	184,1

Из работ М. А. Ильинской-Центилович (1964) известно, что у неполегающих и слабополегающих сортов корни толстые, упругие, часто радиально расходятся от узла кущения. Склонные к полеганию сорта характеризуются мочковатой, идущей вертикально вниз корневой системой.

Большой диаметр корня и центрального цилиндра чаще свойствен неполегающим сортам, и, наоборот, полегающие сорта характеризуются меньшим диаметром центрального цилиндра (табл. 43).

Таблица 43

Диаметр вторичных корней и их центральных цилиндров (в *мк*) полегающих и неполегающих сортов озимой пшеницы

Сорт	Часть корня					
	верхняя		средняя		нижняя	
	корень	центральный цилиндр	корень	центральный цилиндр	корень	центральный цилиндр
Гостианум 236 (полегающий) . . .	637	286	573	250	559	226
Лютесценс 17 (неполегающий) . .	758	311	721	286	725	275
Лютесценс 266 (среднеполегающий)	691	313	601	264	607	232

В пределах одного и того же сорта на длину междоузлий, толщину стебля и устойчивость его к полеганию большое влияние оказывают температура, интенсивность и спектральный состав света, влажность воздуха и почвы. Наиболее интенсивно растут междоузлия стебля при температуре 24—25°. Средняя температура (12—16°) способствует нормальному росту устойчивого к полеганию стебля в длину и толщину. По данным С. И. Радченко (1940), температура почвы на 8—10° ни-

же температуры воздуха также благоприятствует лучшему развитию корневой системы и подземных междоузлий стебля. Высокая освещенность растений, особенно с преобладанием в световом потоке сине-фиолетовых лучей, способствует формированию короткой прочной соломы и, наоборот, при недостаточной интенсивности света и резко выраженной красно-оранжевой части спектра растения вытягиваются и полегают.

ПОЛЕГАНИЕ ПШЕНИЦЫ И ПРИЕМЫ РЕГУЛИРОВАНИЯ РОСТА МЕЖДОУЗЛИЙ СТЕБЛЯ

Задержка в развитии на II—V этапах органогенеза приводит, как показали наблюдения Ф. М. Куперман (1956), Г. М. Поповой и др. (1960), к усилению роста в толщину нижних междоузлий и увеличению прочности стебля пшеницы. Г. М. Попова и У Мяо-син изучали устойчивость яровой пшеницы к полеганию в Ленинградской области в разные сроки посева. При ранних сроках посева и пониженной температуре весной развитие растений задерживалось на II—V этапах органогенеза. При позднем посеве высокие температуры и длинный день способствовали ускорению прохождения II—V этапов. Опыты показали, что при раннем сроке сева и задержке в прохождении ранних этапов органогенеза устойчивость к полеганию повышалась как у среднеполегающего сорта Диамант, так и у сильно полегающего сорта Альбидум 43 (табл. 44).

Таблица 44

Зависимость прочности соломинны от сроков посева

Срок посева	Вес одной соломинны, мг	Сопротивление излому второго нижнего междоузлия, г	Оценка перед уборкой, баллы	Высота соломинны, см
Диамант				
Ранний	30,82	1684,0	4,7	97,5
Средний	28,75	1421,0	4,0	96,6
Поздний	26,09	1309,0	3,3	90,7
Альбидум 43				
Ранний	22,63	1255,7	3,0	85,9
Средний	19,85	1135,2	1,7	83,4
Поздний	16,2	1051,7	1,0	71,3

Положительное влияние на повышение устойчивости растений к полеганию оказывает дробное внесение азотистых удобрений на фоне повышенных доз фосфатно-калийных удобрений (Волков, 1940; Надирадзе, 1964).

Избыток азота снижает устойчивость пшеницы к полеганию. Навоз, усиливая рост стебля, благодаря содержанию азота и физиологически активных веществ, при внесении очень больших доз во влажные годы способствует полеганию хлебов.

Работ, посвященных изучению геотропических реакций в полегании хлебов, сравнительно немного. Н. С. Туркова (1967), Г. Р. Лиепиня (1953), А. И. Меркис (1956) пришли к выводу, что устойчивость пшеницы к полеганию определяется наряду с особенностями анатомического строения стебля характером геотропической реакции. Непосредственной причиной полегания, как считает Г. Р. Лиепиня (1953), являются изгибы стеблей (в узлах), вызванные резким сдвигом в обмене веществ.

Факторы, ослабляющие отрицательную геотропическую реакцию растений (обработка гетероауксином и соединениями меди), вызывают изгибы побегов, способствуя полеганию злаков. Одновременно было показано, что направленность роста стебля связана с окислительно-восстановительным режимом тканей. Установлено также, что нарушение дыхательных процессов приводит к изменению ориентации стебля и отклонениям от вертикали (Лиепиня, 1953; Туркова, 1967).

А. И. Меркис (1956) исследовал физиологические и биохимические показатели роста междоузлий стебля пшеницы. Были подтверждены наблюдения Г. Х. Молотковского (1961) о возрастающих градиентах восстановительной активности, содержания аскорбиновой кислоты и каталазы от междоузлий нижних ярусов стебля к верхним. Однако прямой связи между средним уровнем восстановительной активности, содержанием аскорбиновой кислоты, активностью исследованных ферментов и устойчивостью сорта к полеганию не обнаружено.

Наиболее характерной для различия устойчивых и неустойчивых к полеганию сортов является реакция их на обработку дыхательными ядами и гетероауксином (Меркис, 1956). Спустя 48 час после обработки дыхательными ядами растения яровой пшеницы Лютесценс 62 сильно наклонились вследствие изгибов узлов стеблей. Опрыскивание растений 0,1 М раствором H_2O_2 способствовало предотвращению полегания растений. Обработка растений устойчивого сорта Маркиз теми же дыхательными ядами не вызвала полегания растений.

В связи с полеганием растений в опытах А. И. Меркиса отмечалось снижение восстановительной активности и содержания аскорбиновой кислоты в листьях и узлах стебля. Обработка окислителями (H_2O_2) наряду с предотвращением полегания растений способствовала высокой восстановительной активности тканей. Аналогичные результаты получены при обработке растений растворами гетероауксина 10^{-3} М и гидро-

хинона 10^{-2} М. Под влиянием этих веществ неустойчивые сорта полегли.

Таким образом, метод обработки растений гетероауксином и дыхательными ядами может быть использован для диагностики устойчивости сортов пшеницы к полеганию, что очень важно в селекционной работе.

В опытах Н. С. Турковой (1967), А. И. Меркиса (1956) и других исследователей начала выявляться возможность повышения устойчивости растений к полеганию с помощью некоторых химических реагентов (окислителей).

Изучение ретардантов (АМО 1618, фосфон, Б-9) представляет определенный теоретический интерес для выяснения механизмов роста осевых органов. Исследование этой физиологически активной группы веществ, так же как и гиббереллинов, может оказать помощь в раскрытии внутренних процессов роста растений.

В настоящее время наиболее распространен ретардант хлорхолинхлорид (ССС). Его влияние исследуется на большом числе видов растений (Tolbert, 1960; Peter, 1964; Прусасова, Бокарева, Капелюшникова, Чижова, 1967).

ССС тормозит рост осевых органов в длину. У пшеницы это проявляется в сокращении роста стебля и в особенности тех междоузлий, рост которых в длину происходит после применения СССР. Применение СССР вызывает утолщение кольца механической ткани и паренхимы стебля, что и повышает его механическую прочность. Растения воспринимают СССР через листья и корни. Корни под его влиянием немного сокращаются, однако сухой вес их не повышается. Под влиянием СССР происходят изменения морфологических и анатомических признаков, повышающих устойчивость растений к полеганию, что позволяет увеличивать дозы азотистых удобрений и соответствующие количества калийных и фосфорных удобрений, без опасения вызвать полегание злаков.

Чем больше сорт склонен к полеганию, тем выше прибавка от применения СССР. Так, при внесении больших доз удобрений у сорта Тарохвайцен прибавка урожая при обработке СССР достигала 10 ц/га, а Сальцмюндер-Бартвайцен — 6 ц/га. Неполегающий сорт Безостая 1 на СССР не реагирует, даже дает иногда отрицательные результаты.

Для того чтобы определить оптимальные сроки применения СССР, Иржи Петер (1968) проведены опыты с внесением СССР на разных этапах органогенеза при повышенном уровне азотного питания. В течение вегетации проводили наблюдения за накоплением пигментов. Под влиянием СССР усилилась темно-зеленая окраска растений, была заметна разница в высоте растений.

Критериями для определения сроков применения СССР (на том или ином этапе органогенеза) было сокращение высоты

растений и отдельных междоузлий, а также учет степени полегания. Наиболее сильно влияние ССС проявилось при внесении на IV и V этапах органогенеза. По внешним фенологическим признакам наибольшее влияние проявляется в начале выхода в трубку (табл. 45).

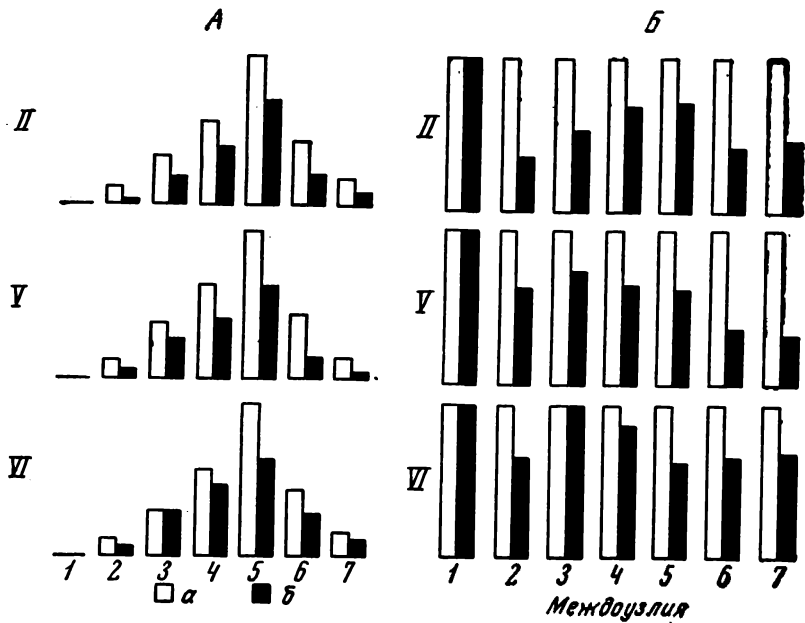


Рис. 55. Изменение длины междоузлий стебля (1—7) при действии ССС на разных этапах (II, V, VI) органогенеза
 А — в см; Б — в % к контролю; а — контроль; б — ССС

Как видно из этих данных, наиболее эффективно для сокращения высоты стебля внесение ССС на IV и V этапах органогенеза. При применении его на III и V этапах, как показали опыты Иржи Петер (1967), Л. Б. Герашенко и Ф. М. Куперман (1967), сокращается длина второго и третьего междоузлий (рис. 55).

ССС, как и другие ретарданты, представляет несомненный интерес для изучения морфогенеза растений и выяснения закономерностей развития и роста осевых органов растений и коррелятивных связей ростовых процессов в онтогенезе.

Что касается практического применения ретардантов в сельскохозяйственном производстве, то раньше чем их рекомендовать, необходимо тщательно изучить остаточные явления, которые могут иметь место в растениях и почве и их влияние на здоровье человека и животных.

Полегание не только резко снижает продуктивность расте-

ний (за счет плохого налива и щуплости зерна), но и влияет на уменьшение числа развитых колосков в колосе и фертильных цветков в колосках, а следовательно, резко снижает и озерненность колоса. Потери от полегания пшеницы, а также сложность уборки заставили селекционеров обратить особое внимание на селекцию неполегающих сортов.

Таблица 45

Влияние ССС на озимую пшеницу сорта Фанал на разных этапах органогенеза (Петер, 1968)

Этап органогенеза	Высота растений		Длина колоса, см	Число зерен	Вес 1000 зерен, г	Урожай зерна, ц/га
	см	% к контролю				
III	92,3	77,6	8,8	42,2	36,4	54,5
IV	78,5	66,0	8,7	39,4	36,4	53,6
V	83,9	70,5	8,8	43,4	40,9	53,6
VI	88,3	74,2	8,3	40,4	41,1	53,5
VII	88,9	74,7	8,9	44,0	41,6	52,1
Контроль (полегание)	118,9	100	8,2	34,4	29,2	35,5

Селекционерами в СССР и в зарубежных странах созданы новые сорта, устойчивые к полеганию, с прочным стеблем. Посев неполегающих сортов пшеницы обеспечивает возможность значительного повышения урожайности за счет применения высоких доз азота и органических удобрений. Ярким примером такого сорта является озимая пшеница Безостая 1.

Однако в некоторых районах еще не имеется устойчивых к полеганию сортов, удовлетворяющих сельскохозяйственное производство. В связи с этим необходимо изучение ретардантов роста.

ПОЛЯРНОСТЬ, ДИСИММЕТРИЯ ОРГАНОВ, ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ РАЗВИТИЯ И РОСТА ПШЕНИЦЫ

Побеги пшеницы ортотропные, растущие в нормальных условиях отвесно вверх по отношению к горизонтальной поверхности почвы. На направление роста побегов оказывает влияние большое число факторов внешней среды, определяющих направление роста побегов. Наиболее детально изучены действие силы тяжести, одностороннего в разные периоды суток освещения солнцем, температуры, а также действие внутренних, часто специфических, химических регуляторов роста, присущих тому или иному виду и сорту растений. Побеги пшеницы, как и всех других видов высших растений, обладают свойством полярности, т. е. различием многих мор-

фологических, анатомических и физиологических признаков вдоль стебля, на концах его осевых органов.

Полярность возникает уже у зиготы. Первое деление зиготы приводит к образованию двух физиологически различных клеток: одна из них (апикальная) дает затем в процессе деления и дифференциации начало стеблю, другая (базальная) — корневой системе.

Полярность проявляется при прорастании семян, росте междоузлий стебля, листьев, формировании колоса, в разнообразных типах градиентов, т. е. закономерном возрастании или убывании по длине оси побега и корней интенсивности физиологических процессов, в закономерных морфологических и анатомических изменениях, в так называемой разнокачественности физиологических процессов, в существовании корреляции между развитием и ростом различных органов.

Эти вопросы уже рассматриваются в других главах настоящего тома, а также во II томе «Физиологии сельскохозяйственных растений» (стр. 288—344). Здесь же следует остановиться лишь на вопросе о полярности у пшеницы в связи с явлениями диссимметрии, проявлениями правизны и левизны в строении, развитии и росте различных органов пшеницы (Урманцев, 1960, 1968; Сулима, Буюкли, 1963).

Исследованиями, проводимыми в отделе генетики растений Академии наук Молдавской ССР под руководством А. Е. Коварского, установлены интересные закономерности в формировании различных органов пшеницы. Выяснилось, что у зерновки пшеницы при ее формировании происходит сдвиг зародыша в правую или левую сторону; это положение находится в коррелятивной зависимости от сдвига эндосперма в процессе его развития в зерновках. Все это приводит к образованию в пределах колоса правых и левых рядов зерновок. Колоски в свою очередь образуют два взаимно диссимметричных ряда лицевых сторон: один смещен вверх, другой — вниз. Анализ всходов по признаку «скручивания» или «завинчивания» первых листочков пшеницы показал взаимосвязь этого явления со смещением эндосперма зерновки (Сулима, Буюкли, 1963).

Представляет интерес исследовать не только причины, приводящие к развитию диссимметрии у пшеницы, но и корреляции между этими явлениями и диссимметрией физиологических и биохимических процессов. Не менее интересно выяснить также действие физических факторов и химических регуляторов роста, обуславливающих проявление диссимметрии у растений как отражение всеобщего закона диссимметрии и развития по спирали в неорганической и органической природе.

В связи с открытыми Ю. Г. Сулима и П. И. Буюкли (1963) фактами повышенной жизнеспособности потомства у пшеницы от

дисимметричных семян, по сравнению с симметричными, исследования физиологии становления левых и правых категорий изучаемых сортов имеют определенное значение и для селекции пшеницы. Как известно, в последние годы особое внимание уделяется селекции пшеницы на основе получения гибридов, стерильных и фертильных чистых линий. В связи с этим могут представлять интерес материалы, полученные при анализе линий кукурузы. Оказалось, что выдающиеся по гетерозису гибриды — ВИР 42, ВИР 25, ВИР 156 и Венгерский гибрид МВ-5 — слагаются за счет скрещивания противоречивых по дисимметрическим признакам линий.

При анализе свыше 100 сортов мягкой и твердой пшеницы 75% оказались левыми, 15% — симметричными и 10% — правыми. При этом в пределах одного и того же сорта у большинства исследованных образцов заметно доминирует фракция левых зерновок над правыми.

Ю. Г. Сулима и П. И. Буюкли (1963), исходя из наличия двух взаимно перпендикулярных осей поперечной полярности, считают, что каждый колос пшеницы можно разделить на шесть ортостихов (обособленных продольных секторов). При анализе распределения правых, левых и симметричных зерновок оказалось, что форма зерновок четко коррелирует с местом их формирования в колосе. В левых продольных рядках цветков образуются преимущественно левые зерновки, т. е. зерновки, у которых эндосперм смещен влево от центральной оси; в правых цветках — правые зерновки, в средних — чаще левые и симметричные. Но во всех рядах, хотя и не часто, встречаются отклонения. При этом у мягких пшениц в верхней лицевой стороне колоса несколько повышается удельный вес правых зерен.

Не менее интересны данные о дисимметрии всходов. В основу право-левой идентификации всходов был положен признак рулонообразного закручивания первого выходящего из колеоптилы листочка. Оказалось, что верхняя и нижняя левые стороны колоса заметно различаются по соотношению правых и левых всходов. При этом пофракционное проращивание правых, левых и симметричных зерновок показало, что из левых зерновок чаще появляются левые всходы, из правых зерновок — правые всходы (табл. 46).

Дисимметрия зерновок и всходов наблюдается и при образовании побегов кушения (Сулима, Буюкли, 1963).

Высев семян из отдельных колосьев одного и того же растения показал, что разные побеги в пределах одного растения формируют колосья, заметно различающиеся между собой биосимметрическими характеристиками.

Колосья, при высеве зерен которых среди всходов преобладают правые растения, называют правыми; колосья с преобладанием в их потомстве левых всходов — левыми; колосья

Отношение числа правых и левых всходов при раздельном проращивании правых, левых и симметричных зерен

Сорт	Число всходов								
	из левых зерен			из правых зерен			из симметричных зерен		
	левых	правых	общее	левых	правых	общее	левых	правых	общее
Гордеiforme 432	40	30	70	36	49	85	62	70	132
Мелянопус 69	97	72	169	72	86	158	131	133	264
Лютесценс 62	68	37	105	41	60	101	45	35	80
Альбидум 43	37	32	69	24	45	69	22	23	45
Лютесценс 266	42	34	76	39	50	89	59	66	125
Одесская 3	63	43	106	36	63	99	17	26	43

с одинаковым соотношением правых и левых всходов — рацемичными. Интересно, что удавалось наблюдать колосья с явной тенденцией к спиралевидному изгибу колосового стержня. В одних случаях эта спираль направлена вправо, в других — влево. По данным Ю. Г. Сулимы и П. И. Буюкли (1963), такие морфологически правые колосья являются правыми и по преобладанию соответствующей фракции всходов, а морфологически левые колосья — левыми и по всходам.

И, наконец, эти же авторы указывают на симметричность или дисимметричность отдельных взрослых растений. В частности, у сорта Кишиневская 10 все проанализированные растения по потомству оказались праводисимметричными. Можно предполагать, что между морфологической дисимметрией молодого растения, находящегося в фазе первого листочка, и дисимметрией этого же растения во взрослом состоянии, определяемой по преобладанию тех или иных всходов в потомстве зерен этого растения, существует тесная связь.

Смесь зерен от урожая многих растений одного и того же сорта при проращивании дает соотношение правых и левых всходов, типичное для данного сорта. Все это позволяет говорить о возможности существования правых, левых и рацемичных сортов.

Анализ разных видов показал, что у мягкой пшеницы преобладает правая дисимметрия, у твердой пшеницы — левая дисимметрия. По-видимому, такое распределение знаков дисимметрии между двумя основными видами пшеницы далеко не случайно. Ю. Г. Сулима и П. И. Буюкли предполагают, что преобладание правого знака связано с повышенным содержанием сахаров у мягких пшениц. В свою очередь преобладание левого знака дисимметрии у твердых пшениц, по-видимому, коррелирует с их высокой белковостью.

Таким образом, у пшеницы явно намечается взаимосвязанная система внутрииндивидуального, внутрисортного, внутривидового и внутриродового распределения право-левых признаков.

Факт предпочтительности появления правых всходов из правых зерновок, правых рядов, правых лицевых сторон, правых колосьев и т. д. в равной степени как и для левых всходов, представляет большой интерес и требует объяснения. По-видимому, здесь действует комплекс разнообразных причин, из которых определенную роль играет геотропизм растений. Исследования А. Е. Коварского указывают на возможную роль в определении дисимметрии явлений геомагнетизма. Согласно представлениям, развиваемым Ф. М. Куперман (1963), в процессе онтогенеза на растения действуют в комплексе геотропизм, фототропизм и геомагнетизм.

Исследования явлений полярности, разнокачественности, дисимметрии, коррелятивных связей между развитием генеративных и вегетативных органов свидетельствуют о необходимости усиления внимания физиологов к изучению вопросов целостности растительных организмов. Наряду с углублением исследований физиологии растений на молекулярном и надмолекулярном уровнях, наряду с изучением отдельных жизненно необходимых функций организмов, крайне важно знание закономерностей взаимосвязей целостного организма каждого вида и сорта. Без понимания физиологии растения как целого организма многие явления биохимизма и физиологические процессы останутся не разрешенными и, главное, не смогут быть использованы для управления формообразованием в селекции растений.

Изучение морфологических признаков и их связей с физиологическими функциями и биохимическими показателями — один из наиболее действенных путей для повышения эффективности селекции высокобелковых сортов пшеницы. Об этом свидетельствует и вся история селекции высокомасличных сортов подсолнечника, высокосахаристых сортов и гибридов сахарной свеклы, высокопродуктивных сортов яблонь и других культурных растений, отбор которых начинается с морфологических показателей, коррелятивно связанных с качеством растений.

ВЛИЯНИЕ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ И НЕКОТОРЫХ ХИМИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ НА РАЗВИТИЕ, РОСТ И ДРУГИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ РАСТЕНИЯ ПШЕНИЦЫ

В последние годы наряду с гибридизацией и отбором высокопродуктивных форм растений, иммунных к болезням и вредителям, устойчивых к различным неблагоприятным усло-

виям (низким температурам, засухе), для получения мутаций широко используются ионизирующие излучения и химические вещества. Как показали многочисленные наблюдения генетиков и селекционеров, эффективность действия одних и тех же доз ионизирующей радиации на одни и те же виды растений в значительной мере определяется этапом органогенеза (фазой развития) растений, физиологическим состоянием и условиями внешней среды как в момент непосредственного воздействия мутагенными факторами, так и в предшествующий период.

В связи с этим повысился интерес к исследованию физиологии развития и роста радиомутантов и радиоморфозов. Наблюдения за результатами действия на семена лучей Рентгена (Делоне, 1934; Бреславец, 1948), ультракоротких волн (Куперман, 1934, 1936), гамма-облучения (Васильев, 1961; Березина, 1964; Шкварников, 1966; Валева, 1966; Зезюлинский, Лужецкий, 1963; Батыгин, Савин, 1966; Лысиков, Прокура, 1966; Куперман, Мельцер, 1967; Сименел, 1967), постоянного тока (Шатилов, Трифонова, 1968) дали возможность накопить большой материал по морфологии, анатомии, физиологии и биохимии растений, развивающихся из облученных семян. В связи с необходимостью получения мутагенного эффекта при действии на сухие семена генетики были вынуждены применять очень высокие дозы ионизирующей радиации (гамма-лучи Co^{60} или Cs^{137}), а также корпускулярных излучений (потоки быстрых или медленных тепловых нейтронов).

Высокие дозы при облучении семени, почти, как правило, оказывают ингибирующее влияние на развитие и рост растений. Задерживается развитие растений на ранних этапах органогенеза и они выколашиваются с запозданием на 1—5 дней. По данным И. М. Васильева (1961), Ф. М. Куперман (1962), В. Д. Сименела (1967), Р. Мельцера (1967), резко падает (до 50% и больше) продуктивная кустистость, подавляется рост листьев и корневой системы.

Одновременно ускоряются процессы дифференциации клеток и тканей, особенно на I и II этапах органогенеза. Как указывает И. М. Васильев (1961), задержка в развитии и росте на ранних этапах приводит к усилению роста механических тканей и более раннему старению вегетативных органов (стебля, листьев). Это и вызывает широко известный при облучении рентгеновыми лучами эффект повышенной устойчивости к полеганию у рентгеномутантов пшеницы и ячменя.

Усиление механических элементов в покровных тканях создает условия, при которых растения из облученных семян пшеницы и ячменя меньше поражаются некоторыми грибными болезнями.

Действие высоких доз облучения приводит к сокращению

размеров не только нижних междоузлий, но и к аномалиям в генеративной сфере растений. Корреляция между ростом междоузлий и формированием цветков в колосе вызывает торможение роста средних и особенно верхних междоузлий. Растения из семян, подвергнувшихся облучению высокими дозами, в большинстве опытов почти всегда были меньшей высоты и обладали более прочной соломиной по сравнению с контрольными.

Наряду с положительными результатами (неполегаемость, повышение устойчивости к грибным заболеваниям) возникающие при облучении семян высокими дозами аномалии в развитии генеративных органов приводили на III—IV этапах органогенеза к полной гибели главного побега, а на V—VII этапах — к значительной стерильности цветков и уменьшению озерненности колоса у уцелевших растений.

Резкое снижение всхожести семян при облучении их высокими дозами, большое количество малоценных, уродливых мутантов заставили исследователей идти на поиск таких методов облучения, при которых растения могли бы нормально развиваться. Необходимо было разработать методы облучения менее сильными дозами, которые могли бы дать соответствующий эффект без нарушения физиологических процессов в онтогенезе растений (Делоне, 1958). Такой путь подсказывали и исследования физиологов, испытывающих возможность использования малых доз воздействия различными физическими и химическими факторами в целях стимуляции развития и роста.

В тридцатых годах начали испытываться приемы воздействия на семена с целью стимуляции роста и развития растений различными физическими факторами: облучение семян светом различного спектрального состава, ультрафиолетовыми, рентгеновыми и гамма-лучами, ультракороткими волнами.

Однако применение малых доз, стимулирующих энергию прорастания семян, всхожесть, развитие и рост на ранних этапах, приводящее в ряде экспериментов к повышению продуктивности растений, не могло удовлетворить селекционеров, так как малые дозы радиации, стимулируя развитие и рост растений в онтогенезе, почти не давали мутационного эффекта.

Необходимо было разработать такие приемы облучения, при которых малые дозы наряду со стимуляцией роста и развития растений вызывали бы мутационный процесс.

Нами (Куперман, 1936) была опубликована работа, в которой обосновывалась возможность получения стимулирующего и мутагенного эффекта при воздействии малых доз лучистой энергии. Суть этой гипотезы сводилась к тому, что необходимо, во-первых, подбирать дозы радиации, несколько отклоняющиеся в сторону их увеличения по сравнению с уровнем диапазона их действия в природе, и, во-вторых, эффект

действия лучистой энергии должен быть значительно выше, если воздействовать не на сухие семена, обладающие высокой устойчивостью к облучению в связи с биологической приспособленностью к различным отклоняющимся от «нормы» условиям жизни, а на набухшие, еще лучше на наклюнувшиеся или прорастающие семена. В них уже идут активные физиологические процессы и в особенности ферментативные, дающие наиболее значительные сдвиги при воздействии на семена различными факторами среды. Наиболее эффективным в свете этой гипотезы автор считал воздействие на растения в «критические», или «кардинальные», этапы онтогенеза, особенно в период мейозиса и формирования генеративных органов (VI—VII этапы), а также образования зиготы и зародыша (IX—X этапы органогенеза).

Эксперименты с воздействием лучами Рентгена, ультрафиолетовой радиацией и ультракороткими волнами на прорастающие семена показали, что у некоторых сельскохозяйственных растений, в том числе у пшеницы, при применении малых доз (в 5—10 раз меньше по сравнению с дозами для сухих семян) резко повышалась стимуляция ростовых процессов и увеличивалось количество полезных мутаций.

Дальнейшее развитие техники позволило организовать так называемые гамма-поля, т. е. огороженные полевые участки с размещением в центре дистанционно управляемого сильного источника гамма-излучения, чаще всего с радиоактивным кобальтом (Co^{60}). Вокруг источника концентрическими кругами высеваются растения, получающие в течение всей жизни постоянную дозу облучения. При надлежащей расстановке посевов на том или ином расстоянии от источника облучения может испытываться одновременно действие разных доз постоянного (хронического) облучения. Опыты с хроническим облучением растений выявили возможность изменения, стимуляции различных физиологических процессов в онтогенезе, особенно темпов развития растений и получения большего веера популятивной изменчивости в потомстве при сравнительно небольших дозах гамма-облучения. Одновременно четко проявились различия в развитии разных видов растений в разные фазы онтогенеза. Однако при хроническом облучении почти невозможно установить, в какую фазу и какие органы растений наиболее чувствительны к гамма-облучению.

При облучении пшеницы, ячменя и ржи выяснилось также, что гамма-лучи, обладающие высокой проникающей силой, способны поражать конус нарастания растений. Морфофизиологический метод анализа дал возможность диагностировать характер повреждений на разных этапах развития растений. Опыты, проводимые в лаборатории биологии развития растений МГУ Ф. М. Куперман, Р. Мельцер (1967) на пшенице, а также работы Н. Ф. Батыгина (1968) на многих видах расте-

ний, подтвердили наши предположения о том, что облучение на V и VII—VIII этапах органогенеза может дать больший эффект для получения радиоморфозов и радиомутантов, чем облучение сухих, набухших или даже проросших семян. Одновременно были установлены существенные сортовые различия в реакциях растений на одни и те же дозы облучения.

Из табл. 47 видно, что облучение малыми дозами на V этапе органогенеза несколько подавляло рост самых нижних первого и второго междоузлий за счет их более раннего старения и в то же время стимулировало ростовые процессы у третьего и четвертого междоузлий, развивающихся синхронно с конусом нарастания на V этапе. При облучении на VII—VIII этапах органогенеза задержка в росте нижних междоузлий и стимуляция роста средних междоузлий стебля пшеницы были значительно меньше, так как у них ко времени облучения уже завершились ростовые процессы.

Гамма-облучение повлияло и на изменения в содержании хлорофилла *a* и *b* в листьях пшеницы. Причем снова сказались сортовые различия в восприятии одних и тех же доз облучения (табл. 48). В то время как у яровой пшеницы сорта Ремо (потенциально более продуктивный сорт — IV морфобиологический тип) содержание зеленых пигментов резко увеличилось уже на 4-й день после облучения на V этапе и сохранялось на 15-й день, у сорта Краснозерная (III морфобиологический тип) вначале никаких изменений в содержании хлорофилла не произошло и затем его количество даже уменьшалось. Эти же различия и тенденции к изменению в содержании хлорофилла, однако значительно менее выраженные, наблюдались и при облучении растений на VII—VIII этапах органогенеза.

Облучение на V этапе органогенеза, так же как и на VII—VIII этапах, в период формирования генеративных органов

Таблица 47

Влияние гамма-облучения растений яровой пшеницы сорта Краснозерная на разных этапах органогенеза на длину междоузлий стебля (по Мельцеру, 1967)

Вариант	Высота растений без колоса	Ярусы междоузлий (сверху вниз)			
		1	2	3	4
Контроль					
в см	71,0±0,54	37,0±0,37	17,9±0,21	9,75±0,2	6,1—0,2
в %	100	100	100	100	100
Облучение на V этапе, % к контролю .	92,1	79,2	87,7	120,0	127,9
Облучение на VII—VIII этапах, % к контролю	87,3	87,3	86,0	104,6	106,6

больше всего сказывается на снижении числа продуктивных, озерненных колосков и соответственно количества и веса зерен главного побега, причем снова значительно сильнее на облучение реагировал сорт Краснозерная (табл. 49).

Таблица 48

Влияние гамма-облучения растений на разных этапах органогенеза на содержание хлорофилла $a + b$ (в мг на 10 дм²) в верхних листьях пшеницы

Вариант	Сорт Ремо			Сорт Краснозерная		
	Ярус листьев					
	6-й	7-й	8-й	6-й	7-й	8-й
Контроль (без облучения) . . .	3,706	3,678	3,430	3,226	3,037	3,007
Облучение на V этапе	4,134	4,160	—	3,267	2,673	—
Облучение на VII—VIII этапах .	—	—	3,863	—	—	2,782

Следует отметить, что снижение продуктивности колоса происходит на V этапе органогенеза в основном за счет подавления роста растений в целом, в отличие от эффекта облучения на VII—VIII этапах органогенеза, когда сильнее снижается фертильность цветков (табл. 50).

На эффект облучения семян и растений большое влияние оказывает физиологическое состояние организмов, а также условия внешней среды. Так, семена с повышенным содержанием воды значительно сильнее реагируют на облучение; в бескислородной среде семена более устойчивы к облучению боль-

Таблица 49

Влияние гамма-облучения растений на V и VIII этапах органогенеза на некоторые элементы структуры урожая

Показатель продуктивности сорта	Сорт Ремо			Сорт Краснозерная		
	контроль (без облучения), $x \pm sx$	облучение на V этапе	облучение на VIII этапе	контроль (без облучения), $x \pm sx$	облучение на V этапе	облучение на VIII этапе
Число озерненных колосков	14,45±0,2	64,2	96,9	12,6±0,16	56,7	35,3
Число зерен главного побега	30,9 ±0,4	58,6	89,3	27,7±0,4	46,2	38,3
Вес зерен главного побега	1,55±0,02	48,4	61,3	1,12±0,02	33,6	23,2
Вес 1000 зерен, г	51,0 ±0,4	81,8	69,2	40,8±0,4	84,3	83,6
Высота растений, см	89,1 ±0,6	83,5	86,6	89,7±0,55	76,8	83,5
Длина колоса, см	9,27±0,06	87,9	100,5	8,8±0,05	73,9	96,6

Влияние гамма-облучения сухих (9—10%) семян и растений на разных этапах органогенеза на изменчивость признаков и фертильность (в %) в M_2 (по Мельцеру)

Вариант	Сорт Краснозерная		Сорт Ремо	
	изменения признаков	фертильность	изменения признаков	фертильность
Контроль	0	100	0	100
Облучение на V этапе (2 кр—22 р/час)	15,5	94,7	10,0	89,5
Облучение на VII—VIII этапах (2 кр—20 р/час)	22,6	80,4	44,2	70,3
Облученные семена (10 кр)	2,6	85,5	7,1	77,3

шими дозами; в среде, насыщенной кислородом или углекислым газом, чувствительность семян, количество морфологических изменений, так же как и активность метаболических процессов, резко возрастает.

Большое значение имеют также условия выращивания растений. Так, при выращивании в условиях дефицита в почве или водной культуре солей SO_4 , NO_3 , PO_4 , Ca, Mg чувствительность семян и растений значительно увеличивается: замочка семян в растворах солей тяжелых металлов значительно повышает радиочувствительность семян и растений; предшествующее и в особенности последующее воздействие на облученные семена или растения инфракрасным излучением увеличивает радиочувствительность, а ультрафиолетовыми и синими лучами — резко снижает частоту хромосомных перестроек; кроме того, уменьшается степень морфологических, анатомических и физиологических изменений в онтогенезе растений (Щербина, Шульгин, 1967).

Доказано, что семена пшеницы, хранящиеся более трех лет после уборки, дают значительно больше изменений после облучения по сравнению со свежесобранными. В то же время у пшеницы, по сообщению В. П. Лыскова (1968), наибольшая чувствительность к гамма-облучению отмечается в фазе молочной спелости, восковой и полной зрелости.

Учитывая различную чувствительность растений в онтогенезе, В. Н. Лысков предложил проводить гамма-облучение зрелой пыльцы и незрелых колосьев, в которых материнские клетки пыльцы находятся в состоянии перехода к мейозису. Для этого срезают колосья, облучают их и затем опыляют или вводят с помощью микропипетки в основание колоса радиоактивные P^{32} или S^{35} и затем уже, когда пыльца созреет, опыляют ею другие колосья. При этом часто уже при созревании опыленных радиоактивной пыльцой цветков наблюдаются изменения в строении цветковых чешуй, а также появление не-

обычной для той или иной разновидности антоциановой окраски в зерновках пшеницы, свидетельствующей о том, что радиоактивная пыльца вызывает при оплодотворении сдвиги в физиологических и биохимических процессах формирования семян.

ВЛИЯНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ПШЕНИЦЫ

В качестве стимуляторов роста широко изучается действие на семена янтарной кислоты, гидразида малеиновой кислоты (Благовещенский, 1965) и никотиновой кислоты (Богданова, 1967). Из работ К. А. Дагиса (1954), Р. Г. Бутенко (1964), С. О. Гребинского (1961), К. Е. Овчарова (1958, 1964), К. Л. Поволоцкой (1961), Е. Д. Богдановой (1962, 1965) и других исследователей известно, что под влиянием никотиновой кислоты интенсифицируются митозы, усиливается рост корней, увеличивается площадь листовой поверхности, изменяется ход многих биохимических и физиологических процессов и в результате повышается продуктивность растений.

Исследования Е. Д. Богдановой (1965, 1967) показали, что под влиянием никотиновой кислоты и ее производных происходят сдвиги в интенсивности дыхания. У растений из семян, обработанных никотиновой кислотой, максимум интенсивности дыхания наступает на 10—15 дней позже по сравнению с контролем. Под влиянием никотиновой кислоты усиливается синтез витамина С, а перед выколашиванием возрастает содержание хлорофилла.

Изменение содержания органического фосфора в урожае зерна под влиянием обработки семян никотиновой кислотой подтверждается данными цитохимического анализа содержания ДНК, РНК и белка в органах зародыша (Фурсов, Богданова, 1964).

Влияние никотиновой кислоты, по данным Е. Д. Богдановой (1967), проявляется с самого начала развития растений: повышается энергия всхожести, усиливается рост зародышевых корней и надземной части проростков, увеличиваются размеры колоса, озерненность и вес 1000 зерен. Автором отмечена также определенная зависимость между эффективностью воздействия никотиновой кислотой, сортовыми особенностями пшеницы и условиями среды. Так, например, при недостаточном увлажнении только засухоустойчивые сорта в результате обработки семян никотиновой кислотой превысили урожай в контроле на 20,4%, у остальных сортов различия по продуктивности контрольных и опытных растений были крайне незначительны.

Различия, присущие разным морфофизиологическим типам, проявились и в опытах Р. Мельцера (1967), проведенных в

лаборатории биологии развития растений МГУ на двух сортах яровой пшеницы — Краснозерная (III морфофизиологический тип) и Ремо (IV морфофизиологический тип). Как видно из табл. 51, никотиновая кислота дала достоверную прибавку по всем показателям элементов продуктивности растений лишь у пшеницы Краснозерная.

Повышение продуктивности растений под влиянием обработки семян объясняется интенсификацией физиологических процессов на самых ранних этапах органогенеза. По данным, приведенным в табл. 51, можно судить о различиях, обусловленных принадлежностью пшениц к разным морфофизиологическим типам. Возможно, что для сорта Ремо требуется более высокая доза никотиновой кислоты, чем для сорта Краснозерная.

Таблица 51
Влияние никотиновой кислоты на сорт Краснозерная
(по Мельцеру, 1967)

Показатель продуктивности сорта	Контроль	Воздействие никотиновой кислотой	Прибавка	P, %
Длина колоса, см	8,9	10,0	+ 1,1	0,999
Число зерен в колосе	32,2	37,8	+ 5,6	0,95
Озерненность колоска	2,24	2,47	+ 0,23	0,95
Число зерен на одно растение . .	53,5	64,2	+11,8	0,999
Вес зерен одного растения, г . . .	1,24	1,80	+ 0,56	0,999
Вес 1000 зерен, г	37,5	40,7	+ 3,20	0,999

Об интенсификации процессов поглощения фосфора растениями из семян, обработанных никотиновой кислотой, можно судить по данным табл. 52.

Следует отметить и здесь исключительную отзывчивость на обработку никотиновой кислотой семян сорта Краснозерная и отсутствие эффекта предпосевной обработки семян сорта Ремо.

В последние годы в связи с использованием химических веществ для получения мутаций начаты исследования по изучению их действия на физиологические, биохимические и формообразовательные процессы у растений.

Наряду с никотиновой кислотой, которая при обработке семян пшеницы может оказывать не только стимулирующее действие, но и вызывать появление мутаций (Богданова, 1967), в последние годы предложены для испытания новые мутагены сложного химического состава.

Как известно, все мутагенные вещества по характеру действия делят на две группы. Первая группа способствует увеличению кратного числа хромосом. Возникающие при этом

**Влияние предпосевной обработки семян никотиновой кислотой
на поглощение фосфора растениями разных сортов яровой пшеницы
на II этапе органогенеза**

Сорт	Время включения R^{25} , мин	Коэффициент пересчета, $мм/мин$	Включение R^{25} без воздействия никотиновой кислотой, $\bar{x} \pm \bar{s}_x$	Воздействие никотиновой кислотой на включение R^{25}		Статистические показатели		
				$\bar{x} \pm \bar{s}_x$	$d \pm sd$	в % к контролю	t	P, %
Краснозерная . . .	30	10	19,7 \pm 2,7	54,4 \pm 6,9	+34,7 \pm 7,4	276,1	4,7	0,24
Ремо . . .	30	10	51,5 \pm 3,5	49,7 \pm 2,5	-1,8 \pm 4,3	96,5	0,42	70,4
Краснозерная . . .	60	100	7,6 \pm 0,9	16,0 \pm 0,9	+8,4 \pm 1,3	210,5	6,4	0,1
Ремо . . .	60	100	16,1 \pm 2,2	18,3 \pm 2,5	+2,2 \pm 3,3	113,8	0,67	50,4

искусственные полиплоиды отличаются от исходных диплоидных форм чаще всего замедленным развитием, усиленным ростом всех органов (листьев, побегов, цветков, плодов) и несколько пониженной фертильностью цветков. К первой группе мутагенов, тормозящих развитие клеток и одновременно стимулирующих рост органов растений, относятся колхицин, аценафен, линдан, гексахлоран.

Вторая группа мутагенов резко снижает всхожесть семян, ингибирует рост растений, нарушает целость хромосомного аппарата, вызывает сложные перестройки хромосом и ведет к появлению так называемых точковых мутаций. К этой группе веществ, подавляющих ростовые процессы, нарушающих нормальный ход морфогенеза и приводящих к появлению большого числа тератов, относятся этиленимин, диэтилсульфат, метилметансульфонат, N-нитрозоэтилмочевина.

По характеру физиологического и биохимического действия на растительные клетки мутагены делят, как указывает В. Н. Лысков (1968), на пять групп: 1) алкилирующие соединения (этиленимин, диэтилсульфат), 2) окислители, восстановители и свободные радикалы (азотистая кислота), 3) акридиновые красители, 4) ингибиторы предшественников нуклеиновых кислот (6-меркаптоурин), 5) аналоги азотистых оснований (5-бромурацил). Действие алкилирующих веществ характеризуется тем, что их алкильные группы заменяют водород, присоединяясь через кислород, азот и серу к нуклеофильному центру многих компонентов клетки (белка, РНК и ДНК). Акридиновые красители, вступая в комплексные соединения с ДНК, мешают ее нормальной репликации. Мутагены, относящиеся к четвертой группе, как указывает В. Н. Лысков (1968), подавляют синтез предшественников и вызывают нарушение нормальной структуры ДНК.

Наиболее эффективными химическими мутагенными веществами могут быть те соединения, которые приводят к реакциям формальдегида и кетана с аминокруппами или этиленмина с карбоксильными группами некоторых белков.

Не входя в анализ генетического эффекта сильных химических мутагенов, применяемых И. А. Рапопортом, следует отметить лишь, что в литературе имеется очень мало данных о возможности получения стимуляционного эффекта. При использовании даже небольших доз этиленмина, давших наибольшее количество полезных мутаций, как указывает Н. Н. Зоз (1963), они не снижали энергии прорастания семян (в чашках Петри), однако слегка задерживали рост проростков, но на 15—20-й день после всходов почти не отличались от контрольных растений.

Мы не останавливаемся в этой главе на рассмотрении многих, ныне уже всесторонне исследованных химических средств управления ростом растений, таких, как ауксины, кинины, гиббереллины, а также на некоторых ингибиторах роста.

Большинство исследований как по стимуляции ростовых процессов, так и по ингибированию их проводилось на овощных, технических или декоративных культурах — томатах, горохе, подсолнечнике, хризантемах (Туркова, 1967).

В работах со злаками наряду с изучением ингибирующего влияния ССС на рост стебля (см. стр. 177) проводились исследования действия гиббереллина на рост стебля у озимых и яровых злаков (ржи, ячменя) и лишь в единичных опытах с гибберелловой кислотой в качестве объекта исследования использовали пшеницу.

Значительно шире, в связи с «химической» прополкой зерновых культур, а также борьбой с вредителями, исследовалось действие различных гербицидов, фунгицидов и инсектицидов на развитие и рост пшеницы (Богдарина, 1963).

В последние годы к проблеме развития, роста и органогенеза растений обращено внимание энтомологов и фитопатологов (Шапиро, 1962, 1968; Жуковский, 1962; Вилкова, Шапиро, 1968; Агафонова, 1961; Реутская, 1968; Бартошко, 1968; Шура-Бура, 1968; Иванова, 1964).

Исследуя пищевую специализацию насекомых и кинетику онтогенеза их кормовых растений, И. Д. Шапиро и сотрудники (1962, 1968) установили у насекомых наличие строгой приуроченности к использованию лишь определенных органов, находящихся на тех или иных этапах формирования. Так, например, нормальное развитие личинок шведской мухи возможно лишь при питании их на I—III этапах органогенеза пшеницы; развитие кострового комарика приурочено только к двум этапам органогенеза костра полевого — VI и X (Агафонова, 1962).

Р. И. Бартошко (1968) установлено, что повреждения, нанесенные черепашкой пшенице на IV—VI этапах орго-

генеза, в конечном итоге приводят к гибели поврежденные стебли на VII этапе. Белоколосость у пшеницы является следствием укулов черепашки на VII этапе органогенеза в верхнее междоузлие, несущее колос.

Использование морфофизиологического метода анализа растений позволило выявить некоторые различия в характере повреждений пшеницы черепашкой (Реутская, 1968). В соответствии с различиями в темпах прохождения этапов органогенеза у двух сортов пшеницы выявлена разная реакция растений на повреждение черепашки. В то время как при повреждении сорта Краснодарская 362, находившегося на VI этапе органогенеза, количество погибших растений до выколашивания достигало 40%, у растений сорта Мелянопус 7, находившихся уже на VII этапе, погибших, невыколосившихся растений, было в два раза меньше (18,7%).

Эти работы представляют большой интерес не только для исследования эволюции фитофагов, которая шла вслед за эволюцией растений, но имеют большое практическое значение для понимания многих закономерностей проявления иммунитета и разработки биологических методов защиты растений от вредителей и болезней.

* *
*

По вопросам физиологии развития, роста и онтогенеза пшеницы накопился огромный экспериментальный материал, который уже давно используется для практических целей в селекции, агротехнике, при защите растений от сельскохозяйственных вредителей и болезней. Этим определяется все нарастающий интерес к проблеме развития растений. Другой не менее существенной причиной пристального внимания исследователей к физиологии развития пшеницы является возможность (на опыте исследования этой культуры с ее огромным ареалом распространения) раскрыть наиболее общие закономерности развития и роста растительных организмов — задача, которая уже давно относится к числу краеугольных проблем биологической науки.

При изложении основных материалов по физиологии развития, роста и органогенеза пшеницы мы стремились дать не только анализ современного состояния физиологии развития пшеницы, но и проиллюстрировать некоторые общие закономерности развития, присущие однолетним растениям.

ЛИТЕРАТУРА

Абдуллаев А. М. Мат-лы по ген. и селекции с.-х. растений. Баку, 1964. Аболина Г. И. Селекция и семеноводство, 1948, 2. Абрамова З. В. Зап. Ленинградск. с.-х. ин-та, 1950, 6; 1962, 84. Рефераты

докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. Изд-во МГУ, 1968. Авакян А. А. Биология развития сельскохозяйственных растений. М., Гос. изд-во с.-х. литературы, 1966. Агаев М. Т. ДАН СССР, 1958, 118, 5. Агинян А. А. О природе яровизации и изменчивости растений. Ереван, 1958. Аладова Л. П. Сб. работ ВИР, 1958, 1. Александров В. Г., Александрова О. Г. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, сер. А, 1938, 2; «Бот. журн.», 1939, 24, 1. Александров В. Г., Добротворская А. В. «Бот. журн.», 1959, 44, 6; Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1960, Али-заде А. В. Тр. Ин-та ген. и селекции, 1965, 4, Баку. Алядина А. А. ДАН СССР, 1939, 35, 6. Андреев С. С. «Вестн. Моск. ун-та», 1956, 5; Биол. науки, 1967, 7. Андреев С. С., Жданова Л. А. «Вестн. Моск. ун-та», 1957, 2. Аникеев В. В. Уч. зап. ЛГПИ им. Герцена, 1963, 249. Асеева И. В. Об образовании нуклеиновых кислот в процессе прорастания семян пшеницы и гороха. Автореф. канд. дисс. М., 1954. Афендулов К. П. Наукові праці Чернігівск. дослідн. ст. 2, Киев, 1962; В сб.: «50 лет Черниговск. с.-х. опытн. станции». Госсельхозиздат УССР, Киев, 1963. Афендулов К. П., Сорокин А. Б., Брагинский В. Б. Вісн. с.-г. науки, 1959, 4. Ахундова В. А. Второе рое Моск. совещ. по филогенезу растений. Тезисы докл. Изд-во МГУ, 1964. Ахундова Н. И. Рефераты докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. МГУ, 1968. Ацци Д. Сельскохозяйственная экология. М., Сельхозгиз, 1932. Базилинская Н. В. Булл. Гл. бот. сада, 1967, 65. Бараникова З. Д. Зап. Ленинградск. с.-х. ин-та, Сельхозгиз, 1956, 11. Бартошко Р. И. Рефераты докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. Изд-во МГУ, 1968. Баршок Л. Хранение семян и их долговечность. М., «Колос», 1964. Бассарская М. А. Семеноводство, 1934, 3. Тр. Одесск. с.-х. ин-та 1959, 16. Батыгин Н. Ф. В сб.: «Морфогенез растений», 1, 2. Изд-во МГУ, 1961; Сб. по агроном. физике. 1962, 10; Рефераты Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. Изд-во МГУ, 1968. Использование ионизирующей радиации при управлении жизнедеятельностью растений. Автореф. докторск. дисс. Л., 1968. Батыгин Н. Ф., Савин В. Н. Использование ионизирующих излучений в растениеводстве. М., «Колос», 1966. Батыгин Н. Ф., Сидоров Ф. Ф. «Кукуруза», 1958, № 2. Батыгина Т. Б. ДАН СССР, 1961, 137, 1; В сб.: «Морфогенез растений», 2. Изд-во МГУ, 1961. Бах А. Н., Опарин А. И., Вернер Р. А. Тр. хим. ин-та им. Л. Я. Карпова, 1926, 5. Бах А. Н., Опарин А. И. Об использовании ферментов в прорастающих зернах. М., Изд-во АН СССР, 1937. Беляев А. А. Изв. Московск. с.-х. ин-та. М., 1912. Березина Н. М. Предпосевное облучение семян с.-х. растений. М., Атомиздат, 1964. Бережной П. П. В сб.: «Радиация и селекция растений». М., Атомиздат, 1965. Богданов А. Отношение прорастающих семян к почвенной влаге, Киев, 1889. Богданова Е. Д. Изв. АН Каз. ССР, сер. бот. и почв., 1962, 3; Физиология растений, 1965, 12, 1. Богданова Е. Д., Фурсов В. И. Изв. АН Каз. ССР, сер. биол. науки, 3, 1964. Бреславец Л. П. Растение и лучи Рентгена. М., Изд-во АН СССР, 1948. Бритиков Е. А. Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева, 1954, 8, 2; Физиология опыления и оплодотворения у растений. М., «Знание», 1957. Бурень В. М. Температурные условия прохождения третьей стадии развития у яровой пшеницы. Автореф. канд. дисс. ЛСХИ, 1965. Бутов И. Г. В сб.: «Морфогенез растений», 2. Изд-во МГУ, 1961. Бюнинг Э. Ритмы физиологических процессов. М., ИЛ, 1961. Вавилов Н. И. Тр. по прикл. бот. ген. и сел., 1923, 13, 2; Научные основы селекции пшеницы. М., Сельхозгиз, 1935; Избр. соч. М., «Колос», 1966. Вареница Е. Т. Селекция и семеноводство, 1948, 1. Василевская В. К. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад, Изд-во АН Туркм. ССР, 1954. Тр. Биол. ин-та ЛГУ, 1962, 19. Василевская В. К., Кондратьева-Мельвиль Е. А. В сб.: «Морфогенез растений», 2. Изд-во МГУ, 1961. Васильев И. М. Действие ионизирующих излучений на растения. М.,

Изд-во АН СССР, 1962. Веселовский В. А. Сверхслабая биолуминесценция проростков злаковых. Тезисы докл. симпозиума «Биолуминесценция», 3—6 июня 1963 г. МОИП, 1963. Вигров Л. И. ДАН СССР, нов. сер., 1954, 18, 3; ДАН СССР, 1956, 23, 6. Вилкова Н. А., Шапиро И. Д. Рефераты докл. Всесоюз. межвузовск. конф. по морфологии растений. Изд-во МГУ, 1968. Виноградова Е. И. Селекция и семеноводство, 1960, 2. Витковская В. В. Биохимические изменения в онтогенезе яровой пшеницы. Автореф. канд. дисс. ЛСХИ, 1956. Владимиров Н. С. Значение эндосперма семян для развития озимых форм хлебных злаков. Автореф. канд. дисс. ВИР, Л., 1954. Власюк П. А. В сб.: «Морфогенез растений», 1. Изд-во МГУ, 1961. Воеводин А. В., Батыгин Н. Ф. Бот. журн. 1961, 46. Воейков А. И. Избр. соч., 3, Сельскохозяйственная метеорология. М., Гидрометеиздат, 1957. Волков И. А. Вестн. агротехники, 1940, 2. Волюнкин А. А. Тр. Ин-та физиологии растений, 1954, 8, 2. Вопросы семеноводства, семеноведения и контрольно-семенного дела, 2, Киев, «Урожай», 1964. Воробьев С. О. Кушение яровой пшеницы. Самара, 1912. Гандилян П. А. Изв. АН Арм. ССР, 1955, 8, 7. Геворкян А. М. Физиология растений, 1967, 14, 4. Генкель П. А. Изв. Биол. ин-та при Пермск. ун-те, 1935, 9, 9—10; В сб.: «Вопросы ботаники», М., Изд-во АН СССР, 1954, Физиология растений 1960, 7, 2. Генкель П. А., Андреева И. Н., Ермакова К. Г., Цветкова И. В. Изв. АН СССР, сер. биол., 1957, 4. Генкель П. А., Баданова Л. В. Физиология растений, 1965, 12, 4. Генкель П. А., Бобрицкая М. А., Цветкова И. В. Физиология растений, 1955, 2, 1. Генкель П. А., Глумов Т. А. Изв. Биол. н.-и. ин-та Гос. ун-та, 1935, 7, 1—2. Генкель П. А., Живухина Г. М. ДАН СССР, 1959, 127, 1. Генкель П. А., Окнина Е. З. Диагностика морозоустойчивости растений по глубине покоя их тканей и клеток. М., Изд-во АН СССР, 1964. Генкель П. А., Цветкова И. В. ДАН СССР, 1955, 74, 6. Гирфанов В. К. Яровая пшеница в Башкирии, Уфа, Башкирское кн. изд-во, 1965. Главацкая Т. П. Зап. Свердловск. отд. ВБО, 1966, 4. Гладкий М. Ф., Лыхварь Д. Ф. Из отчета Полтавск. опытно. станции, Полтава, 1927. Гойко В. А. Селекция и семеноводство, 1937, 12. Головцев Л. А. Агробиология, 1947, 1. Горин А. П. Изв. ТСХА 1953, 1. Гребенников С. Д. Яровая пшеница в Сибири. Новосибирск, 1949. Гребенников П. Е., Халилова Г. М. В сб.: «Морфогенез растений», 1. Изд-во МГУ, 1961. Гребенников П. Е., Гребенников В. Г. Рефераты докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. Изд-во МГУ, 1968. Гребинский С. О. Основные закономерности индивидуального развития растений. Харьков, 1953; Рост растений, Львов, 1961. Гроссман Л. Г. Географическая изменчивость вегетационного периода и качество зерна сортов озимой пшеницы. Автореф. канд. дисс. М., 1966. Гуляев В. А. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. Сб. работ Пушкинских лабораторий, 1958, 33, 1. Гу Мин-гуан. Некоторые особенности структуры чешуй ржи и пшеницы и характеристика роста и развития апикальных меристем в культуре *in vitro*. Автореф. канд. дисс. М., 1964. Гурилева М. А. Тр. Ин-та ген. и сел. АН УССР, 1950, 1; 1951, 1; 1952, 3. Гупало П. И. Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве. Житомир, 1962; Современное состояние теории индивидуального развития растений. Житомир, 1968. Гуринович О. И. Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1966, 105, 3. Гусев Е. П. Научно-агрон. журн., 1926, 7—8, Гушин И. В. ДАН СССР, 1946, 51, 4. Дагис К. А. Изв. АН Латв. ССР, 1954, 7. Дадыкин В. П. Почвоведение, 1951, 9. Деваи М. Симпозиум по генетике и селекции пшеницы. Мартонвашар, 12—14 июня, 1962. Делоне Л. Н. Итоги науки. Биол. науки. М., Изд-во АН СССР, 3, 1960, 3. Демолон А. Рост и развитие культурных растений. М., Гос. изд-во с.-х. литературы, 1961. Доброхотов В. Н. Семеноведение и контрольно-семенное дело. М., Сельхозгиз, 1940. Добрунов Л. Г. Физиологические изменения в онтогенезе растений. Алма-Ата, Изд-во АН

Каз. ССР, 1960. Добрынин Г. М. Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1956, 2. Долгушин Д. А. Мировая коллекция пшеницы на фоне яровизации. М., Сельхозгиз, 1935; Научн. тр. Всесоюз. селекционно-генетическ. ин-та (1912—1962). Одесса, 1962. Доровская И. Ф. Физиология растений. 1962, 9, 5. Дорофеев В. А. Бот. журн. 1960, 45, 2. Дорошенко А. В. Тр. по прикл. бот. ген. и селекции, 1935, сер. III. Дроздов С. Н. Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1956, 11; Бот. журн., 1957, 42, 5. Дубровицкая Н. И. Регенерация и возрастная изменчивость растений. М., Изд-во АН СССР, 1961. Ермаков А. И., Нилова В. П. Пшеница в СССР. М., Гос. изд-во с.-х. литературы, 1957. Ерыгин П. С. В сб.: «Морфогенез растений», 1, Изд-во МГУ, 1961; Физиология сельскохозяйственных растений, 5. Изд-во МГУ, 1968. Жебрак А. Р. Полиплоидные виды пшениц. М., Изд-во АН СССР, 1957. Жеменц Г. П., Завгородняя М. Ф. Тезисы докл. конф. по селекции и семеноводству зерновых культур. Киев, 1965. Живухина Г. М. Морозоустойчивость и состояние покоя озимой пшеницы в условиях Московской обл. Автореф. канд. дисс. Моск. обл. пед. ин-т, 1961. Жидкова Т. Журнал опытной агрономии, 1914. Жуков А. И. Вестник с.-х. науки, 1962, 5; В сб.: «Селекция и семеноводство кормового люпина». М., «Колос», 1964. Жуков Я. М. О глубине заделки семян. Опыт Безенчукской опытной с.-х. станции. Свердловск, 1908. Жуковский П. М. Пшеница в СССР. Гос. изд. с.-х. литературы. М.—Л., 1957. Заблуда Г. В. ДАН СССР, 1940, 26, 9; ДАН СССР, 1941, 30, 6. Задонцев А. И., Бондаренко В. И. Вестн. с.-х. науки, 1962, 11, Задонцев А. И., Куперман Ф. М. Защита озимых от зимних повреждений. Харьков, 1934. Зайцева А. А. ДАН СССР, 1940, 27, 5. Зединг Г. Ростовые вещества растений. М., ИЛ, 1955. Зезюлинский В. М. и др. Семинар по применению ядерных излучений для повышения урожая с.-х. культур. М., Гос. изд. с.-х. литературы, 1963. Землянухин А. А. В сб.: «Регуляторы роста растений». Изд-во Воронежск. ун-та, 1964. Зотова Г. С. Уч. зап. Саратовск. ун-та, 1956, 51; Научн. ежегодн. Саратовск. ун-та, 1958, 4, 4. Зуев Л. А. В сб.: «Морфогенез растений», 1, Изд-во МГУ, 1961. Зусманович Т. Г. Тр. Казахск. н.-и. ин-та земледелия, 7. Алма-Ата, 1960. Иванов П. К. Соц. зерновое хоз-во, 1938, 6; Яровая пшеница. М., Сельхозгиз, 1954. Иванова М. М. Уточнение биологии гриба *Ustilago tritici* Jens и обоснование мер борьбы с ним. Автореф. канд. дисс. ВИЗР, Л., 1965. Ивановская Е. В. Научн. докл. высш. школы, 1964, 4. Ильинская-Центилович М. А. Тр. Харьковск. с.-х. ин-та, 1964, 35. Ильинская-Центилович М. А., Рождественский В. Д. ДАН СССР, 1955, 100, 4. Ильинская-Центилович М. А., Тетерятченко К. Г. Изв. АН СССР, сер. биол., 1963, 1. Иоффе М. Д. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. 7, 4. Казакевич Л. И. Экология корневой системы. Краткий отчет Саратовск. опытной станции за 1924 г. Калининский Я. Н. Культура пшеницы, 1885. Калужный А. И. Тр. 2-го совещ. по семеноводству, семеноведению и контрольно-семенному делу. Харьков, 1962. Катунский В. М. Изв. АН СССР, сер. биол., 1939, 1. Катунский В. М. «Сб. работ по физиологии растений, посвященный памяти К. А. Тимирязева». М., Изд-во АН СССР, 1941. Качинский Н. А. Тр. Московск. обл. с.-х. опытной станции, 1925, 7. Квасников Б. В. Докл. Всесоюз. совещ. по физиологии растений, 2, 1945. Кереев К. Н., Ханнев М. Х. Уч. зап. Каб.-Балк. ун-та, 1963, 18. Кизель А. А. Тр. Всесоюз. н.-и. ин-та зерна, 1934, 13. Кириченко Ф. Г. Агробиология, 1947, 2; Вестн. с.-х. науки, 1963, 4. Кириченко Ф. Г., Костенко А. Г., Кириченко А. П. Вестн. с.-х. науки, 1964, 12. Кириченко Ф. Г., Костенко А. И. Вестн. с.-х. науки, 1966, 8. Клебс Г. Произвольное изменение растительных форм. Материалы для будущей физиологии развития СПб., 1905. Клешнин А. Ф. Растение и свет. М., Изд-во АН СССР, 1954. Кныш А. И. Биологические особенности озимой твердой пшеницы в различных географических условиях произрастания.

Автореф. канд. дисс. Харьков, 1967. Княгиничев М. И. Биохимия пшеницы. М., Сельхозгиз, 1951. Коган Ф. Н. Метеорология и гидрология, 1, 1966. Кожевников А. Р., Попова Г. И. Яровая пшеница в Омской области. Омск, 1949. Козинец Т. Е. К анатомии зерновки пшеницы. М., Госторгиздат, 1938. Козлов В. Г. В сб.: «Вопросы генетики, селекции и семеноводства». Киев, Изд-во АН УССР, 1964. Козьмина Н. П. Зерноведение. М., Заготиздат, 1955. Козьмина Н. П. Зерно и продукты его переработки. М., Заготиздат, 1961. Колосов И. И. Сов. агрономия, 1939, 12; Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева, 1934, 8, 2. Колосов Н. И., Ухина С. Ф. ДАН СССР, 1953, 91, 2. Физиология растений, 1956, 3, 2; Поглощительная деятельность корневых систем растений. М., Изд-во АН СССР, 1962. Колошина М. М. Вопросы семеноводства, семеноведения и контрольно-семенного дела. М., «Урожай», 1964. Комар М. Жури. опытной агрономии, 1916, 20. Конарев В. Г. Биохимия. М., 1954, 19, 2; Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений. М., «Высшая школа», 1959. Кондратьева Е. А. Вести. Ленинградск. ун-та, сер. биол. 1, 1955. Кондратьева-Мельвилъ Е. А. Морфогенез растений, 2. Изд-во МГУ, 1961. Коновалов И. Н. ДАН СССР, 1937, 16, 7. Корнилов А. А. ДАН СССР, 1951, 78, 4. Коровин А. И. и др. Роль минеральных элементов в обмене веществ. М., «Наука», 1964. Корольков П. Т. Тез. докл. научн. конф. агрофака Воронежск. с.-х. ин-та, 1957. Корольская Г. А. Тр. Ин-та генетики и селекции АН УССР, 1955, 4. Докл. Акад. с.-х. наук, 1959, 1. Киев. Коссович Л. С. Зависимость глубины залегания узлов кущения от некоторых факторов роста. 1894. Кочергина Н. А. Развитие корневой системы и листового аппарата у сортов яровой пшеницы в зависимости от различных условий выращивания. Автореф. канд. дисс. ЛСХИ, 1959. Кравцов М. Н. Научно-агрономич. журн. 1928, 2. Кравцова Б. Е. ДАН СССР, 1957а, 15, 4; Докл. ВАСХНИЛ, 1957б, 6; Вести. с.-х. науки, 1957в, 4; Красовская И. В. Зап. Ленинградск. с.-х. ин-та, 1925; Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, сер. III, 1935, 8. Красовская И. В., Кроткина М. А. Тр. по прикл. ботан. ген. и сел., сер. III, 3, 1933. Красовская И. В. Уч. зап. Саратовск. гос. ун-та, 1952, 35. Крекуле Я. *Biologia plantarum*, 1964, 6 (4). Кренке Н. П. Фенотипическая изменчивость. М., 1935; Теория циклического старения и омоложения растений. М.—Л., Сельхозгиз, 1940. Кретович В. Л. Изв. АН СССР, сер. биол., 1965, 5. Кретович В. Л., Акимочкина Т. И. Биохимия, 1941, 6, 4—5. Кружилин А. С. Соц. зерн. хоз-во, 1935, 5. Корневая система пшеницы при орошении в Заволжье. М., Изд. ВАСХНИЛ. Биологические особенности орошаемых культур. М., Сельхозгиз, 1954. Круть В. М. Рост, развитие и продуктивность озимой пшеницы в зависимости от способов подготовки почвы в степи УССР, Автореф. канд. дисс. Харьков, 1964. Кузин А. М. В сб.: «Применение радиоактивных изотопов в промышленности, медицине и сельском хозяйстве». М., Изд-во АН СССР, 1955. Кузьмин В. П. Селекция и семеноводство, 1949, 11. Кулешов Н. Н. Зап. Харьковск. с.-х. ин-та, 1951, 7. Тр. Укр. ин-та растениеводства, селекции и генетики, 1960, 6; Вести. с.-х. науки, 1964, 5. Кулешов Ш. Б. Докл. Азерб. АН СССР, 1966, 22. Кулик М. С. Метеорология и гидрология, 1964а, 8; 1964б, 12; 1965, 8; Погода и минеральные удобрения. М., Гидрометеоиздат, 1966. Кульбий А. И. Селекция и семеноводство, 1959, 2. Куперман Ф. М. Яровизация, 1935, 2; Журн. укр. ин-та зернового хоз-ва, 1936, 6; Яровизация, 1939, 5—6; Тр. Алтайск. с.-х. ин-та, 1948, 1. Вести. МГУ, 1949, 2; Вести. МГУ, 1950а, 5; Селекция и семеноводство, 1950б, 5; Биологические основы культуры пшеницы. Биологические особенности развития пшеницы в начальные периоды жизни. 1950, 1; 1953, 2; 1956, 3. Изд-во МГУ. Булл. МОИП, 1952, 57, 6; Наука и передовой опыт в сельском хоз-ве, 1957, 2; Наука и передовой опыт в сельском хоз-ве, 1958, 10; Закономерности индивидуального развития растений в зависимости от условий внешней среды. (Свет и развитие растений). Изд-во МГУ, 1963; в сб.: «Биологические

основы орошаемого земледелия». М., Изд-во АН СССР, 1964в. В сб.: «Биологические основы повышения качества семян сельскохозяйственных растений». М., «Наука», 1966; Морфофизиология растений. М., «Высшая школа», 1968. Куперман Ф. М., Дворянкин Ф. А., Ржанова Е. И., Ростовцева З. П. Этапы формирования органов плодонхождения злаков, 1. Изд-во МГУ, 1955. Куперман Ф. М., Мельцер Р. Докл. ВАСХНИЛ, 1967, 9. Куперман Ф. М., Мординова М. Г., Баханова С. В. Докл. ВАСХНИЛ, 1967, 1. Куперман Ф. М., Пасов В. М., Баханова С. В. Вестн. Моск. ун-та, 1968, 12. Куперман Ф. М., Ржанова Е. И. Биология развития растений. М., «Высшая школа», 1963. Куперман Ф. М., Русу Ф. Биол. науки, 1966, 4. Куперман Ф. М., Шестунов И. И. Докл. ВАСХНИЛ, 1966, 4. Лапцевич Г. П. Тр. Укр. н.-и. ин-та растениеводства, селекции и генетики, 1960, 6. Леман Е., Айхеле Ф. Физиология прорастания семян злаков. М.—Л., Сельхозгиз, 1936. Лиенинг Г. Р. Особенности роста злаков при полегании. Автореф. канд. дисс. МГУ, 1953. Лобов М. Соц. зерновое хозяйство, Саратовск. книжн. изд-во, 1939, 4. Лодкина М. М. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. 7, 1957, 4. Лукьяненко П. П. Возделывание озимой пшеницы на Кубани. Краснодар, 1957. Львова И. Н. Селекция и семеноводство, 1949, 4; Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1960, 2. Лызлов Е. В. Методика селекции мягкой яровой пшеницы на повышенный урожай зерна с колоса. Автореф. канд. дисс. 1956. Лысенко Т. Д. Стадийное развитие растений. М., Сельхозгиз, 1952. Лысков В. Н. Рефераты докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. Изд-во МГУ, 1968. Лысков В. Н., Просира Б. Ф. Тр. Кишиневск. с.-х. ин-та, 1967, 46. Любименко В. Н. Избр. труды. Киев, Изд-во АН УССР, 1963. Ляубе Г. П. Хозяйство. 1912, 33. Макаровский А. Ф. Уточнение некоторых морфологических различий у пшениц. Новочеркасск. Рост. книжн. изд-во, 1937. Максимов И. Л. Тр. Московск. отд. ВИР, 1964, 1; докл. ТСХА, 1964, 98, 2. Максимов И. Л., Уколов А. А., Пухальский В. А. Докл. ТСХА, 1966, 108. Максимов Н. А. Краткий курс физиологии растений. М., Сельхозгиз, 1958. Мамбиш Н. Е. Тр. Всесоюз. н.-и. ин-та зерна, 1953, 25. Мамедов М. Г. Докл. АН Азерб. ССР, 1962, 18, 3. Мамонов Л. К. Вестн. АН Каз. ССР, 1965, 1. Малышев А. А. Тр. Тебердинск. госзаповедника, 5, Ставрополь, 1966. Марьяхина И. Я. ДАН СССР, 1956, 111, 2. Марджанишвили Ю. В. Основные биоэкологические факторы возделывания пшеницы в степной зоне Восточной Грузии. Тбилиси, «Мецниереба», 1966. Мединец В. Д. Селекция и семеноводство, 1961, 5; В сб.: «Фотосинтез и вопросы продуктивности растений», М., Изд-во АН СССР, 1963; Вестн. с.-х. науки, 1963, 1. Медведев П. Ф. Тр. Ставропольск. агр. станции, 1927. Медведева Г. Б. Биология оплодотворения растений. М., Изд-во АН СССР, 1956; Сельскохозяйственная биология, 1966, 1, 1. Мельниченко В. Ф. Вестн. с.-х. науки, 1958, 12. Мельцер Р. Ф. Морфофизиологическая характеристика высокопродуктивных сортов мягкой пшеницы. Канд. дисс. М., 1967. Меркис А. И. Испытание химических способов борьбы с полеганием злаков. Автореф. канд. дисс. МГУ, 1956. Минина Е. Г., Игрицкая Е. Д., Мацкевич П. П. ДАН СССР, 1941, 30, 1. Минина Е. Г., Игрицкая Е. Б., Мацкевич П. П., Грамматикати О. Г., Еремич Д. А. Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1945, 4, 2. Модестов А. П. Корневая система травянистых растений, 1, сообщ. 1—4, М., 1914. Модилевский Я. С., Оксюк П. Ф., Худяк М. И., Дзюбенко Л. К., Бейлис-Вырочая Р. А. Цитозембриология основных хлебных злаков. Киев, Изд-во АН УССР, 1958. Модилевский Я. С. Изв. АН СССР, сер. биол. 1950, 2. Модилевский Я. С., Бейлис Р. А. Журн. ин-та бот. АН УССР, 1938, 26—27. Молотковский Г. Х. Полярность развития растений. Изд-во Львовск. ун-та, 1961. Морозов П. В. ДАН СССР, 1961, 76, 2. Морфогенез растений, 1—2,

Изд-во МГУ, 1961. Мосолов В. П. Агротехника в борьбе с гибелью озимых культур. Казань, 1938. Мошков Б. С. Фотопериодизм растений. М., Сельхозгиз, 1961. Мустафаев И. Д. Изв. АН Азерб. ССР, 1963, 1. Мустафаева С. И. Докл. АН Азерб. ССР, 1963, 8. Мухин Н. Д. В сб.: «Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений в Белоруссии». Гос. изд. с.-х. литературы, 1961. Мынбаев Т. Изв. АН Каз. ССР, сер. биол., 1956, 11. Навашин М. В. Семеноводство. 1933, 7. Наливкин А. А. Тр. Саратовск. с.-х. ин-та, 1941, 13. Надирадзе М. А. Тр. Тбилисс. гос. ун-та, 1964, 82. Наумов И. Мукомольно-элеваторная промышленность, 1954, 2. Нестерова Е. И. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 1935, сер. 3, 8. Николаева В. И. Селекция и семеноводство. 1947, 7. Ничипорович А. А. Световое и углеродное питание растений (фотосинтез). М., Изд-во АН СССР, 1955; Физиология растений, 1956, 1, 2. Новацкий А. Возделывание хлебов. М.—Л., Сельхозгиз, 1930. Новиков В. А. Изв. АН СССР, 1953, 4. Новиков В. А. Зап. Ленинградск. с.-х. ин-та, 1956, 11. Новиков В. А., Бурень В. М., Зап. Ленинградск. с.-х. ин-та, 1965, 90. Новотельнов Н. В., Ежов И. С. Бот. журн., 1957, 42, 2. Носатовский А. И. Пшеница (биология). М., Гос. изд-во с.-х. литературы, 1950; «Колос», 1965. Овечкин С. К. Научн. зап. Укр. н.-и. ин-та соц. земледелия, 1940, 1, 2. Овчаров К. Е. Витамины растений. М., «Колос», 1964. Оксюк П. Ф., Худяк М. И. ДАН СССР, 1955, 105, 4; Морфогенез растений, 2, 1961, Изд-во МГУ, Олейникова Т. В. Докл. Всесоюз. совещ. по физиологии растений, 1, 1946; Совещ. по морфогенезу растений, ч. 1, Изд-во МГУ, 1959. Опарин А. И., Каден С. Д. Биохимия, 1944, 10, 1. Овчинников Н. Н. Селекция и семеноводство, 1948, 4. Овчинников Н. Н., Шиханова Н. М. Закономерности онтогенеза однолетних культурных злаков. М., «Наука», 1964. Павлов А. Н. Накопление белка в зерне пшеницы и кукурузы. М., «Наука», 1967. Пальмова Е. Ф. Посев 5170 образцов яровых пшениц. Ростов/Дон, 1925; Введение в экологию пшениц. М., Сельхозгиз, 1935. Паршин Н. Г. Изв. АН Каз. ССР, сер. биол., 1956, 11. Пасов В. М., Мординова М. Т. Биол. науки, 1967, 5. Пашаев В. Н. Вестн. с.-х. науки, 1964, 10. Перетурич Ф. Т. Из результатов вегетационных опытов и лабораторных работ, 7, 1913. Петин Н. С. Физиология орошаемой пшеницы. М., Изд-во АН СССР, 1959. Петин Н. С., Зак Г. А. ДАН СССР, 1938, 19, 6—7. Петин Н. С., Павлов А. Н. ДАН СССР, 1957, 117, 1. Петин Н. С., Шань-Луны. Изв. АН СССР, сер. биол., 1962, 3. Петер И. Сельское хозяйство за рубежом, 1963, 1. Петров Г. Г. Тр. Омск. с.-х. ин-та, 1938. Петров Е. Г., Минина Е. Г. Сов. агрономия, 1939, 4. Петров Е. Г., Грамматикати О. Г. Докл. ВАСХНИЛ, 1954, 2. Петрова Л. Р. Бот. журн. 1958, 13. Писарев В. Е. В сб. «Наследственность и изменчивость растений, животных, микроорганизмов», 2. М., Изд-во АН СССР, 1959. Писарев В. Е., Жилкина М. Д. Булл. научно-техн. информации НИИ земледелия центр. районов нечерноземной зоны, 1956, 1. Писарев В. Е., Шмук А. А., Виноградова Н. М. Докл. ВАСХНИЛ, 1947, 7. Плотников И. Г. Яровизация, 1939, 3. Поволоцкая К. Л. Изв. АН СССР, биол., 1961, 2. Погосян С. А. Яровизация, 1937, 5. Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., «Наука», 1964. Подгорная Л. Н. Изучение некоторых приемов повышения продуктивности озимой пшеницы. Автореф. канд. дисс. Харьков, 1956. Полимбетова Ф. А. Тр. межреспубл. научн. конф. физиол. и биохим. раст. Алма-Ата, Изд-во АН Каз. ССР, 1958; Тр. Ин-та бот. АН Каз. ССР, 1957, 5. Полтарев Е. М. ДАН СССР, 1956, 110, 5. Полухина И. Н. ДАН СССР, 1960, 130, 5. Пономарев Б. П. Морфогенез растений, 1. Изд-во МГУ, 1961. Попова Г. М. Зап. Ленинградск. с.-х. ин-та, 1964, 90, 6. Попова Г. М., Корчегина Н. Л. Зап. Ленинградск. с.-х. ин-та, 1964, 90, 6. Попов И. Ф., Тимофеев Л. И. Всесоюз. н.-и. ин-т зерна. М., Заготиздат, 1939, 2.

Поройская С. М. Биохимические и физиологические особенности некоторых сортов и гибридов твердой яровой пшеницы. Автореф. канд. дисс. Воронеж, 1958. Предтеченская А. А. Зап. по семеноведению. 1931, 8, 1. Приймак А. П. Рефераты докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. Изд-во МГУ, 1968. Прикладов Н. В. Бюлл. Сиб. бот. сада, 1957, 5. Прикладов Н. В. Селекция и семеноводство, 1958, 6. Пронин В. А. В сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961. Пруссакова Л. Д., Бокарева К. Ф., Капелюшникова Л. М., Чигова Ф. И. Физиология растений, 1967, 1. Прянишников Д. Н. Частное земледелие. М., 1929. Пухальский А. В. Яровизация, 1941, 1. Докл. ТСХА, 1961, 62. Пшеница в СССР. М.—Л., Сельхозиздат, 1951. Рабинович С. В., Хашес Ц. М. Докл. ВАСХНИЛ, 1964, 9. Рагулин А. А. В сб.: «Проблемы пшенично-пырейных гибридов». М., Сельхозгиз, 1937. Разумов В. И. Среда и особенности развития растений. М.—Л., Сельхозгиз, 1954; Среда и развитие растений. Изд-во с.-х. литературы, Л.—М., 1961. Радченко С. С. Температура и растение. Восточно-Сиб. изд-во, 1957. Райкине-Цицер Э. Симпозиум по ген. и селекции пшеницы, Мартовашар 1962. Ракитин Ю. В., Овчаров К. Е. ДАН СССР, 1948, 61, 5. Рахманинов А. Н. Материалы к изучению осенних повреждений гесенской мухой. Харьков, 1927. Ржанов Е. И., Ахундова В. А. Первая годичная научная конференция биолого-почвенного ф-та МГУ. Изд-во МГУ, 1964. Ржанова Е. И., Ахундова В. А., Дмитриева Г. А. Вестн. Моск. ун-та, 1967, 4. Рик Т. А., Батыгин Н. Ф., Мисюк Л. А., Лялин О. О. Бюлл. научно-техн. информ. по агрофизике, 1962, 10. Рислер Е. Пшеница. М., 1888. Розентрер Н. А. Селекция и семеноводство, 1950, 10. Ростовцева З. П. Верхушечная меристема высших растений. Изд-во МГУ, 1963. Ротмистров В. Одесское опытное поле, 1902; Сов. агрономия, 1939, 8. Рубин Б. А. Физиология растений. М., «Высшая школа», 1963. Рубин С. С., Ильченко В. А. Сельскохозяйственная биология, 1966, 2. Руденко А. В. Определение фаз развития сельскохозяйственных растений. Изд-во МГУ, 1950. Рустамбеков С. С. Биол. науки, 1963, 4. Савельев С. И. Агробиологические основы возделывания озимой пшеницы. Саратовск. книжн. изд-во, 1954. Савельева Н. А. Вестн. с.-х. науки, 1960, 6. Савин В. Н. В сб.: «Предпосевное облучение семян сельскохозяйственных культур». М., Изд-во АН СССР, 1963; В сб. «Вопросы семеноводства, семеноведения и контрольно-семенного дела». М., «Урожай», 1964. Савицкий М. С. Определение норм высева зерновых культур по оптимальному стеблестою. М., Сельхозгиз, 1956; Тезисы докл. Симпозиума по теории высоких урожаев на юбилейной сессии БСХА. Юбилейный сборн. Минск, «Ураджай», 1965; Самохвалов Г. К. Трофика и экология растений в связи с проблемой полегания. Изд-во Харьковск. ун-та, 1960. Сапегин А. А. ДАН СССР, 1938, 18, 6; 1939, 22, 4; 1941, 30, 8. Сибалеев А. И. Отчет Азото-черном. зернового ин-та. Ростов, 1931. Семенов О. Г. Рефераты научных сообщений. Изд-во МГУ, 1965; Рефераты докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. Изд-во МГУ, 1968. Сафин М. К. Материалы научно-исслед. работ аспирантов и молодых ученых. ВИР, Л., 1960. Селиванов Ф. Ф. Научно-агрон. журн., 1926, 7, 8. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., «Советская наука», 1952. Силады Д. Симпозиум по генетике и селекции пшеницы. Мартовашар, 1962. Синнот Э. Морфогенез растений. М., ИЛ, 1963. Сисакян Н. М. Биохимия обмена веществ. М., Изд-во АН СССР, 1954. Сказкин Ф. Д. ДАН СССР, 1938, 18, 45; в сб. «Биол. основы орошаемого земледелия». М., Изд-во АН СССР, 1967. Скрипчинский В. В. ДАН СССР, 1951, 80, 6. Слугин П. Т. Химизация соц. земледелия, 1938, 8—9. Соколова С. Селекция и семеноводство, 1952, 9. Сокольский Д. П., Ларионов Ю. С. Рефераты докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. Изд-во МГУ, 1968. Станков Н. З. Химизация соц. земледелия, 1938, 5. Стебут А. И.

Вестн. сельск. хоз-ва, 1916, 6. Строна И. Г. Общее семеноведение полевых культур. М., «Колос», 1966. Струцковская Е. С. Сб. трудов аспирантов и молодых научных сотрудников. ВИР. Л., Изд. с.-х. литературы, 1960. Суднов П. Е. Земледелие, 1958, 5. Сулима Д. Н. Биологические особенности эмбрионально молодых семян твердых пшениц и выращиваемых из них растений. Автореф. дисс. Ростов-на-Дону, 1967. Сулима Ю. Г., Буюкли П. И. Изв. АН МССР, сер. биол. и с.-х. наук, 1963, 6. Тань К-уй. Влияние органических кислот на проходные стадии яровизации озимых пшениц. Автореф. канд. дисс. Л., 1960. Тарановская М. Г. Методы изучения корневых систем. М., Сельхозгиз, 1957. Тарасенко Б. И. Тр. Кубанск. с.-х. ин-та, 1958, 4(32). Телчерова Л. *Biologia plantarum*, 1964, 6(4). Тетеряченко К. Г. Тезисы докл. научн. конф. 25—29, IV, Харьков, 1966. Тильгор Н. К. Материалы по вопросу о физиологическом значении фосфора для растений. Автореф. канд. дисс. МГУ, 1952. Топорков С. Сельское хоз-во и лесоводство, 1899. Трифонова М. Ф. Рефераты докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. Изд-во МГУ, 1968. Турбин Н. В., Володин В. Г. ДАН СССР, 1956, 107, 4. Туркова Н. С. Физиология сельскохозяйственных растений, 2. Изд-во МГУ, 1967. Удольская Н. Л. Яровизация, 1941, 3. Удольская Н. А. Селекция яровой пшеницы. М., Сельхозгиз, 1945. Федоров А. К. Особенности развития зимующих растений. М., Изд-во АН СССР, 1959. Фиалковская Е. А. Тр. Укр. ин-та защиты растений, 1934, 1. Фляксбергер К. А. Пшеница, 1. Культурная флора, Сельхозгиз, 1935. Фокеев П. М. Яровая пшеница Юго-Востока СССР, Саратовск. обл. изд-во, 1947. Фонштейн Л. М. Радиобиология, 1961, 1, 3. Фурсов В. Докл. Казахск. Акад. с.-х. наук, 1960, 2; В сб.: «Биология нуклеинового обмена у растений», М., «Наука», 1964. Фурсов В. Н. Цитохимия эмбриогенеза пшениц и пшенично-ржаных гибридов. Автореф. докт. дисс. Алма-Ата, 1965. Ханиев М. Х. Уч.-зап. Кабард.-Балк. ун-та сер. сельскохозяств. 15, Нальчик, 1962, Хашес Ц. М. Агробиология, 1963, 3. Холодный Н. Г. Фитогормоны. Изд-во АН УССР, 1939. Хрипунова Л. Г. Тр. Курганск. с.-х. ин-та, 1956, 3. Цыбулько В. С. Глубина залегания узла кушения озимой пшеницы в зависимости от сорта и условий произрастания. Автореф. дисс. Харьков. 1956. Цыбулько В. С., Манзюк В. Т. Вопросы биологии, экологии и агротехники полевых культур, 51, Киев, Изд-во АН УССР, 1966. Чазов С. А. Докл. и сообщ. Уральск. н.-и. ин-та сельского хоз-ва, 1959, 3; Тр. Уральск. н.-и. ин-та сельского хозяйства, 1962, 4. Чельцова Л. Н. Физиология растений, 1966, 13, 1. Сельскохозяйственная биология, 1967, 2, 4. Чельцова Л. П., Ткаленко Л. В. Рефераты докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. Изд-во МГУ, 1968. Черномаз П. А. Приемы агротехники озимой пшеницы на ранних этапах развития растений. Автореф. докт. дисс. ТСХА, 1956. Черный В. А. Биологические особенности яровой пшеницы и возделывание ее в условиях севера, М., Изд-во АН СССР, 1950. Чижов Б. А. Тр. Ин-та засухи, Саратовск. книжн. изд-во, 1931, 1, 2. Чириков Ф. В., Гусев Е. П. Зап. Воронежск. с.-х. ин-та, 1927, 7. Чудновский А. Ф. Журн. техн. физики, 1955, 25, 1. Чумаченко В. А. Вопросы семеноводства, семеноведения и контрольно-семенного дела. М., «Урожай», 1964. Шаин С. С., Богданов П. И., Кашманов А. А., Косарева Е. Г., Кособоков Г. И., Кузнецова Г. К., Мотова А. В., Трусова Н. Р., Тямин В. В. Свет и развитие растений. М., Сельхозиздат, 1963. Шапиро И. Д. Рефераты докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. Изд-во МГУ, 1968. Шатилов Ф. В., Трифонова М. Ф. Рефераты докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. Изд-во МГУ, 1968. Шинкович М. В сб.: «Морфогенез растений», 1. Изд-во МГУ, 1961. Шиханова Н. М. Научн. докл. Высш. школы, сер. биол. науки, 1958, 2; Научн. докл. высш. школы, сер. биол. науки, 1958, 4; Метамерная изменчивость свойств вегетативных и репродуктивных органов у пшеницы, ячменя и овса. Автореф.

канд. дисс. Фрунзе, 1965. Шмук А., Писарев В. и др. Докл. ВАСХНИЛ, 1944, 7. Шукуров М. Г. Сб. трудов аспирантов и молодых научных сотрудников ВИР, 1966, 7. Шульгин А. М. Температурный режим почвы. Л., Гидрометеиздат, 1957. Климат почвы и его регулирование. Л., Гидрометеиздат, 1967. Шульгин И. А. Физиология растений, 1965, 12, 2; Солнечная радиация и растение. Л., Гидрометеиздат, 1967. Шиголов А. А., Пономарев Б. П. Тр. центр. ин-та прогнозов, 1958, 72; Экспериментальный морфогенез. Изд-во МГУ, 1963. Юсупов А. А. О биологическом засорении твердых пшениц в связи с особенностями их цветения. Автореф. канд. дисс. Одесса, 1966. Яковлев М. С. ДАН СССР, 1938, 18, 3; Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, 1950, 7, 1; 1951, 2, 7; В сб.: «Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений». М.—Л., «Наука», 1965. Якубцинер М. М. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 1931, 53. Пшеница. Руководство по апробации с.-х. культур. М., Сельхозгиз, 1947; Материалы по истории земледелия СССР, 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956; В сб.: «Пшеница в СССР» М.—Л., Гос. изд-во с.-х. литературы, 1957. Якушкин И. В. Растениеводство. Изд-во с.-х. литературы, 1947. Яновчик Б. Земское опытное поле в Херсоне. 1906. Янушкевич С. И. В сб.: «Предпосевное облучение семян с.-х. культур». Изд-во АН СССР, 1963. Ясинский М. А. Озимая пшеница в Зауралье и Западной Сибири. ОГИЗ. Челяб. ГИЗ, 1941. Яхтенфельд К. А. Культура яровой пшеницы в Сибири. М., Сельхозиздат, 1961. Avery G. S. Bot. Gaz., 1930, 89. Benkova M., Repka J. Sbornik Vysokej školy polnohospodarsky v Nitre. Agronomická fakulta, 9. Nitra, 1964. Borojevic K. Rad na iduciranju mutacija kod pšenice Zbornika radova Instituta. Novi Sad, 1963. Borojevic S. Savremena poljoprivreda. Novi Sad., 1964, 12, Savremena poljoprivreda broj, 1961, 4; Zemljiste i biljka God., 1962, 11, 1—3; Savremena poljoprivreda, 1963, 9. Foltyn J. Sbornik vysoke školy zemedelske. Praha, Ročník, 1959; Symposium on genetics and wheat breeding. Martouvasar, Hungary, 1962; Genetika a slechteni. Praha, 1965. Fuchs A. Biol. Zentrblatt, 1968, 87, 3; Symposium on breeding and agrotechnics of maize. Sofia, 1967. Fujii I. Proc. Crop. Sci. Soc. Japan, 1958, 27, 2. Friend D. J. Physiol. Plant., 1964, 17, 4. Garg O. P., Chinoy J. J. Indian Journ. of Plant Physiol., 1964, 7, 1—2. Gunther G. Wissenschaft. Zeit. der Ernst-Moritz-Arndtuniversitat Greifswald, 1959/60, 9. Mathematisch-naturwissenschaft. Reine, 2/3. Guttenberg H., Lehle-Joerges E. Planta, 1947, 35. Harner W. W., Allard H. A. Journ. Agric. Res., 1920, 18. Humphries E. C. Ann. Bot. N. S., 1958, 22, 86. Jevtić J., Drezgić P. Poseban otisak iz časopisa «Savremena poljoprivreda», Novi Sad, 1963, 7—8. Кирыков К. П. Годичник на Пловдивския университет. «Наука и искусство», Пловдив, 1950, 4. Коеджиков Х. К изучению вопроса о положении узла кушения у пшеницы. Докт. дисс. София, 1949; Висш. селскостопански ин-т. Научные труды, Земиздат, София, 1959, 7; Корневая система на твердата пшеница. Изд. на българската академия на науките. София, 1966. (отдел. оттиск). Коеджиков Х., Божидаревич А. Селскостоп. мисъл, 1958, 3, 10. Коеджиков Х., Паков И. Изв. на ин-та по гидротехника и мелиорации, раздел В. Агротех. на селскостоп. култури при поливни условия, 1963, 5. Костић М. Исхрана пшенице азотом под условима ниских температура. Београд. 1963. Krekule J., Teltscherova L. Biol. Plant. (Praha), 1963, 5 (4); Naturwissenschaften, N. 3, 67, 1964. Kuperman F. M. Aktuelle Probleme der Morphophysiologie der Pflanzen. Leipzig, 1967. Loomis W. E. Proc. Am. Soc. Hort. Sci., 1938, 35.

Martin I. N., Hershey A. L. Iowa State Coll. I. Sci., 1935, 9, 3.
Mathon C. C., Stroun M. Lumiere at floraison. Paris, 1960.
McCall M. A. J. Agric. Res. 1934, 48, 4. Mirzinska J., Pavličić J.
Rono prognoziranje prinosa ozime pšenice. Poseban otisak časopisa «Savremena poljoprivreda». 1964, 12. Misic T. Savremena poljoprivredna, posebna isdanja, 2, Novi Sad, 1965. Moore F. R. Amer. J. Bot., 1949, 36, 2.
Muschik M. Planta, 1960, 55, 3. Nanda K. K., Sirohi G. S., Sawhney K. L., Chinoy J. J. Indian Journ. of Plant Physiol., 1959, 11.
Nihlsson-Ehle N. Zsch. Pfl. Ern. und Zücht, 1914, 2. Overbeck J. van. Ann. Rev. Plant. Physiol., 1956, 7. Opatrna S., Seidlova F., Beněs K. Biol. Plant., 1964, 6 (3). Pálfi G., Dézsi L. Növénytermelés, 1960, 9, 1. Pavličić J. Proučavanje faza razvoja vaznilih domaćih i stranin sorta ozime pšenice. Beograd, 1964. Plavšić N., Gazi V. Agronomski glasnik, 1960, 1. Pavlov P. Докл. Болг. Акад. наук, 1964, 17, 2.
Pencić M., Jelenić D. Arhiva za poljoprivredne nauke. God., 1963, 16, 52. Persival J. The Wheat plant. London, 1921. Peter. J. Sbornik vysoke školy zemedelske v Praze. Praha, 1964. Peter J., Rytina J. Rostlina vyroba, 13 (XL), Praha, 1967. Popović L., Kostić M. Istaživanja i iskustva sa mineralnom ishranom pšenice u Jugoslaviju. Rad. sa petogjugoslavenskog simpozuma radu na pšenici. Beograd 1966. Rajki S. Növénytermelés, 1960, 9, 2. Martonvasar. Rajkine L., Cicer E. Növénytermelés, 1961, 10, 4. Martonvasar. Rajkine L., Cicer E. Növénytermelés, 1962, 11, 1. Repka J., Benkova M. Biologicka kontrola vegetačného racholu oblinin. Bratislava, 1963. Ropp R. S. Ann. Bot., Neue Ser., 1946, 10, 40.
Rösler P. Planta, 1928, 5, Seidlova-Blumova F. Biol. Plant. (Praha), 1961, 3 (3). Seidlova F. Biol. Plant. (Praha), 1963, 5 (3). Seidlova F., Petrů E. Naturwissenschaft, 1964, 6. Shade C., Cuttenberg H. Planta, 1951, 40. Schmalz H. Z. für Pflanzenzucht, 1958, 39, 3; Der Züchter, 1960, 30, 2; 1962, 32, 3. Sharman B. S. Phytion., 1947, 46.
Sarić M. R. Arhiva za poljoprivredne nauke. Beograd, 1956, 9, 23; Savremena Poljoprivreda, Novi Sad, 1959, 4. Sarić M., Hadžijev D., Cupina T. Savremena Poljoprivreda, Novi Sad, 1959, 9. Sarić M., Curić R. Zemljische i biljka, Beograd, 1962, 11, 1—3. Casopisa Poljoprivrednog fakulteta u Novomi Sadu, 1964, 8. Spaldon E. Savremena poljoprivreda, 1966, 11—12.
Spaldon E., Andrašćik M., Sbornik vysokej školy poľnohospodarskej v Nitre. Agronomica faculta, Bratislava, 1961, 5. Spaldon E., Andrašćik M., Adamowsky F., Huska J. Experimentálne rozpracovanie agrotechniky vysokých (Ozimina pšenica). Inform. Sparava. Nitra, 1964, 1. Stojković L., Sarić R. J. For scientific Agricult. res., 1962, 15, 50. Tavcar A. Arh. za poljoprivredne nauke. Beograd, 1963, 15, 50.
Tavcar A., Kendjelic V. Arh. za poljoprivredne nauke, 1966, 19, 66. Teltscherova L. Rozpravy českolovenske akad., 1962. Teltscherova L., Krekule J. Naturwissenschaft, 1962, 20. Teltscherova L., Dvorak M. Biol. Plant. (Praha), 1963, 5 (1). Teltscherova L., Krekule J., Seidlova F., Peter. J. Nové poznatky o vyvoji kulturnich rostlin. Veda na pomoc vyrobe. Praha, 1964. Vogt I. Planta, 1951, 40.
Voss H. Planta, 1940, 30. Weihing R. M. J. Amer. Soc. Agron., 1935, 27, 7. Went F. W. Res. Trav. Bot. Neer., 1928, 15, 1. Williams R. D. Nature, 1959, 183, 4658.

ЗНАЧЕНИЕ ВОДЫ В ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ И НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФИЗИОЛОГИИ ВОДООБМЕНА

Для нормальной жизнедеятельности растительных организмов их клетки и ткани должны быть насыщены водой. Содержание ее в разных органах в зависимости от состояния растения и условий, в которых осуществляется развитие, колеблется от 70 до 95%. В запасающих тканях семян и в клетках механических тканей количество воды варьирует в пределах 5—15%.

Вода в протоплазме и ее свойства определяют существенные черты организации растительных организмов и накладывают глубокий отпечаток на всю структуру, на морфологический облик и анатомическое строение растений.

Высоким содержанием воды в тканях обеспечивается их тургор, что является важнейшим условием как для нормального осуществления всех биохимических и физиологических процессов, так и для сохранения формы травянистых растений и их органов, лишенных скелетных образований (стебли, листья, корни).

Вода служит внутренней средой для передвижения продуктов обмена из одних тканей и органов в другие. Вода в протоплазме поддерживает определенную интенсивность процессов обмена. Обеспечивая возможность осуществления в клетках растений различных ферментативных процессов, вода играет решающую роль в направленности процессов обмена.

Вода — основной растворитель минеральных веществ, поступающих из почвы в растение, она служит не только средой для тех или иных процессов обмена веществ, но, вступая в связь со всеми элементами клеток и тканей, образует неотделимую часть структуры растительного организма.

По выражению А. Сент-Дьерди (1960), организм растения является как бы системой из воды и органического вещества. Б. А. Рубин (1954) характеризует роль воды как одно из звеньев, связывающих растение со средой его обитания.

В грандиозном круговороте воды на Земле первостепенная роль принадлежит растительному покрову.

Многообразные функции воды в организме в значительной степени определяются присущими ей физическими особенностями. Вода обладает высокой удельной теплоемкостью и служит существенным фактором, в известной мере стабилизирующим температуру растения. Этому же служит ее способность испаряться при любой температуре.

Высокое поверхностное натяжение воды в жидком состоянии имеет большое значение для различных адсорбционных процессов и передвижения воды по тканям растений.

Растворенные в воде электролиты легко диссоциируют на ионы. Ионные реакции в жизни растений играют существенную роль. Усвоение минеральных элементов — важнейший процесс жизнедеятельности — проходит в водной среде.

Вода играет также ведущую роль в энергетических преобразованиях растений, в процессах переноса электронов на разные ступени энергетически возбужденных систем. Особенно велика их роль в процессах, связанных с аккумуляцией солнечной энергии в виде энергии химических соединений, образующихся при фотосинтезе.

Весьма важны для фотосинтетических и морфогенетических процессов особенности оптических свойств воды, ее способность пропускать лучи видимой части спектра и близкой к ней ультрафиолетовой области и задерживать определенную часть инфракрасной радиации.

На общую химическую активность процессов, протекающих в тканях растений, большое влияние оказывает диэлектрическая постоянная воды, а также свойства полярности и структурная упорядоченность молекул, обуславливающих явление гидратации. Все эти свойства воды свидетельствуют о том, что удовлетворение потребностей растения в определенных количествах воды является важнейшим условием его нормальной жизнедеятельности.

Физиология водообмена, общие закономерности широко изложены во многих работах (Алексеев, 1941, 1948; Рубин, 1954, 1961; Петин, 1959; Алексеев, Гусев, 1935, 1957; Сент-Дьерди, 1960; Андреев, 1967; Гусев, 1967). Поэтому мы ограничимся лишь некоторыми данными, характеризующими состояние воды в растениях.

Вода в клетках растений находится в жидком состоянии в оболочках, протоплазме и клеточном соке и в парообразном состоянии в межклетниках. При этом около 30% общего количества воды в клетке находится в вакуоле, а остальная часть — в протоплазме и оболочке (Алексеев, 1948).

Молекулы воды могут быть в двух состояниях: в виде «решетки», образуемой водородными связями между молекулами, и водой, заполняющей полости этой «решетки» (Самойлов,

1957). К. С. Тринчер (1964) также полагает, что вся внутриклеточная вода имеет упорядоченную структуру, существование которой связано с постоянным расходом энергии. Сент-Дьерди (1960), возражая против представлений о воде в клетке растений как о нейтральной среде, заполняющей все пространство между структурными элементами, указывает, что она органически входит в них, и называет воду «матрицей жизни». Извлечение воды из живых клеток очень сложно и связано с нарушением ее структуры, преодолением электростатических сил притяжения и разрывом многочисленных водородных связей. При отнятии воды из живых клеток растений наблюдается определенное сопротивление, так называемая «водоудерживающая сила».

В связи со степенью «водоудерживающей силы» в физиологической литературе утвердилось разделение воды в клетках растений на две фракции — свободную и связанную. Н. А. Максимова (1944) предлагала считать связанной формой воды ту, которая не может быть отнята замораживанием клеток при определенной температуре для каждого вида растений. Некоторые авторы считают, что вся вода в клетках является в разной степени «связанной» водой. Н. А. Гусев (1967) относит воду в растениях к трем фракциям: 1) прочно связанная — вода, удерживаемая при хемогидратации ионов и молекул низко- и высокополимерных соединений; 2) вода диффузных слоев гидратационных сфер, а также структурно связанная и осмотически поглощенная; 3) капиллярно всосанная вода оболочек и осмотически поглощенная вода клеточного сока, не входящая в состав гидратационных сфер вокруг ионов и молекул.

А. Ф. Клешнин, И. А. Шульгин, М. М. Боковая (1959) на основе определения удельной теплоемкости тканей отметили наличие трех фракций: свободной, рыхлосвязанной и плотносвязанной воды. Многие авторы считают, что это разделение условно, так как количество отнятой воды зависит от величины водоотнимающих сил.

Различные свойства свободной и связанной воды в значительной степени определяют и их значение в жизни растений. В соответствии с широко распространенными представлениями содержание свободной воды определяет интенсивность физиологических процессов, а содержание связанной воды — устойчивость растений к неблагоприятным условиям среды. Осмотически и коллоидно связанная вода не может быть растворителем, она не замерзает и достаточно прочно удерживается электростатическими силами притяжения. Свободная вода замерзает при 0°. Эти представления основаны на большом числе экспериментальных данных (Максимова, 1929; Алексеев, 1948; Генкель, 1949, 1956, 1967; Петин, 1954, 1959; Петин, Прусакова, 1956; Васильев, 1955). Однако известно много

данных об участии связанной воды в некоторых метаболических процессах, а также в таком процессе, как например, фотосинтез.

Таким образом, по современным представлениям, интенсивность процессов фотосинтеза, дыхания или транспирации нельзя связывать лишь с относительным содержанием воды (в процентах от сырого или сухого веса), а следует учитывать так называемую активность, характеризуемую той частью молекул воды, которая принимает участие в данной реакции.

Различные фракции воды можно рассматривать как динамическую систему. В то же время в исследованиях, посвященных водообмену, а особенно физиологии устойчивости растений, следует отдельно учитывать связанную и свободную воду.

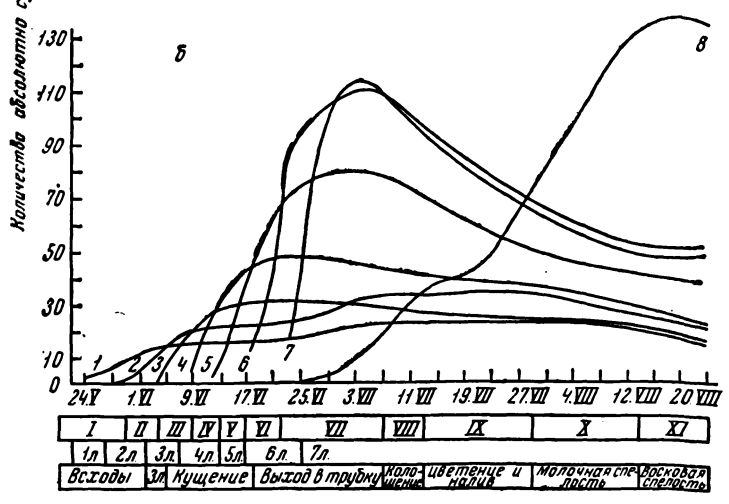
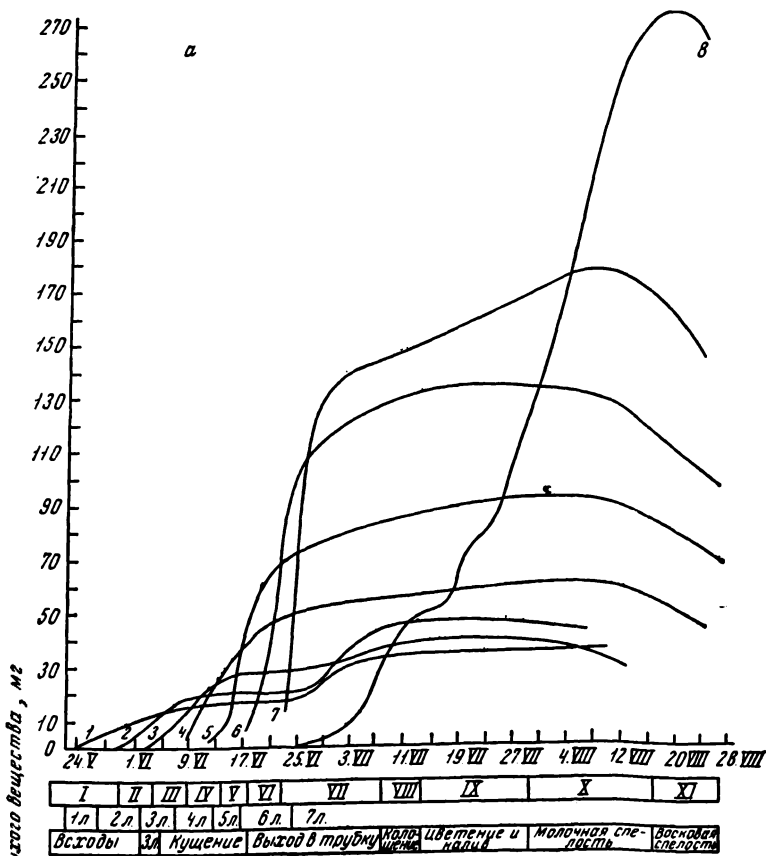
Роль связанной воды, методы ее определения и значение при засухе освещены в разделе, посвященном устойчивости пшеницы к неблагоприятным условиям среды. В настоящем разделе в основном изложены данные о физиологии водообмена пшениц в условиях нормальной жизнедеятельности растений.

СОДЕРЖАНИЕ ВОДЫ И ПОТРЕБЛЕНИЕ ЕЕ РАСТЕНИЯМИ В РАЗНЫЕ ПЕРИОДЫ РАЗВИТИЯ И РОСТА

Содержание воды в пшенице в фазу кущения достигает 85—90%. На динамику содержания свободной воды в растениях пшеницы оказывает влияние возраст и состояние развития растения в целом, ярусность органов (ярус листьев и междоузлий), условия водоснабжения и транспирации.

О распределении воды в органах растений пшеницы в онтогенезе можно судить по данным, полученным в самых различных географических районах. Ярусная изменчивость в содержании сухого вещества на разных этапах органогенеза и различия по ряду показателей водного режима растений яровой пшеницы в некоторые из фаз развития при различной влажности почвы показаны на рис. 56 и 57.

Нами неоднократно определялось содержание воды в листьях пшеницы в разных районах СССР—на Украине (Харьков, Синельниково), в Кабардино-Балкарской АССР (Нальчик, Верхний Боксан), в Алтайском крае (Барнаул), в Московской области (Звенигород). Данные, полученные в разные годы, были удивительно схожими и варьировали очень незначительно. Так, на IV этапе органогенеза листья растений яровой пшеницы Лютесценс 62 характеризовались следующим содержанием воды: в Нальчике — 86%, в Барнауле — 84%, в Звенигороде — 84%. На V этапе содержание воды в листьях несколько снижалось и выражалось соответственно следую-



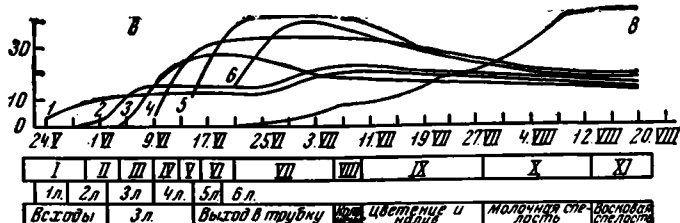


Рис. 56. Изменение количества абсолютно сухого вещества в листьях разных ярусов (1—7) и в колосе (8) яровой пшеницы Лютеценс 62 при густоте посева в питомниках на 1 пог. м: а — 10 зерен; б — 50 зерен; в — 150 зерен (по Кравцовой, 1957)

щими данными: для Нальчика — 82%, Барнаула — 81%, Звенигорода — 80%. Синельниково — 79%; а на VI—VII этапах содержание воды колебалось от 63 до 74%. И наконец, в верхних листьях по мере перехода к молочной спелости, количество воды составляло, в зависимости от относительной влажности воздуха, от 45 до 56%. Аналогичные результаты получены А. Демолоном во Франции (табл. 53).

Таблица 53
Содержание воды в разных органах пшеницы

Орган растения	1/VI	20/VI	11/VII	25/VII
Корни	82,16	88,66	65,85	73,00
Стебли	88,14	83,0	72,20	68,70
Листья	84,07	72,34	64,84	46,70
Колосья	—	—	68,00	64,00

Как видно из табл. 53, содержание воды в листьях пшеницы по мере их старения падает; в корневой системе сохраняется стабильным и лишь незначительно снижается, а также постепенно уменьшается в стеблях и колосе по мере перехода растений к восковой спелости.

Б. Е. Кравцова (1957) исследовала динамику содержания воды в конусах нарастания и колосе при разной густоте стояния двух сортов пшеницы, относящихся к разным морфофизиологическим типам (табл. 54).

Из табл. 54 видно, что содержание воды в конусе нарастания и развивающемся колосе сохраняется сравнительно высоким (73—83%) и снижается, начиная с VIII этапа органогенеза. С переходом к X—XI этапу органогенеза в колосковых

Содержание воды в конусе нарастания пшеницы на разных этапах органогенеза

Сорт	Число зерен на 1 пог. ж	21/VI	27/VI	12/VII	24/VII
Лютен- сенс 62 (третий морфо- физиологи- ческий тип)	50 150	Этапы органогенеза			
		VI	VII	VIII	IX
		81,6±1,5 81,4±0,5	83,1±0,1 81,5±1,2	78,2±0,3 73,2±0,5	62,7±0,1 61,4±1,4
		Этапы органогенеза			
Гарнет (пер- вый морфо- физиологи- ческий тип)	50 150	VI	VII	IX	X (начало)
		76,4±1,07 79,0±7,1	89,8±0,4 82,2±0,5	69,2±0,5 63,5±0,6	60,6±0,3 56,1±0,2

Таблица 55

Содержание воды (в %) в колосковых чешуях и зерновках пшеницы в зависимости от числа зерен на 1 пог. ж (по Кравцовой, 1957)

Сорт	Число зерен на 1 пог. ж	1/VIII	9/VIII	13/VIII	17/VIII	21/VIII	23/VIII
Лю- тен- сенс 62	50 150	в чешуях					
		46,9 45,4	30,1 25,6	22,4 21,2	16,0 12,0	10,8 4,8	10,6 —
	50 150	в зерновках					
		62,2 60,3	50,3 48,6	46,3 44,4	39,4 40,1	21,6 25,4	19,0 14,5
Гар- нет	50 150	в чешуях					
		44,8 42,8	14,9 12,9	14,5 12,9	13,0 8,0	7,2 7,0	— —
	50 150	в зерновках					
		57,0 53,8	46,7 43,5	42,6 35,7	21,7 20,0	18,5 16,5	15,0 12,0

чешуях и формирующихся зерновках содержание воды закономерно уменьшается (табл. 55).

При достаточной влажности почвы у растений пшеницы наблюдается оптимальное соотношение свободной и связан-

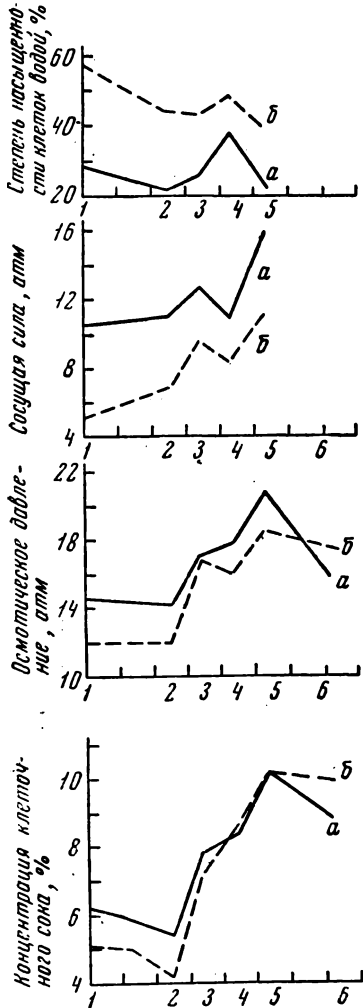


Рис. 57. Влияние влажности почвы на водный режим яровой пшеницы (по Петинуву, 1962)
 Влажность почвы от полной полевой влагоемкости: а — 35%; б — 70%; 1 — кущение; 2 — трубкование; 3 — колошение; 4 — наливание зерна; 5 — молочная спелость; 6 — восковая спелость

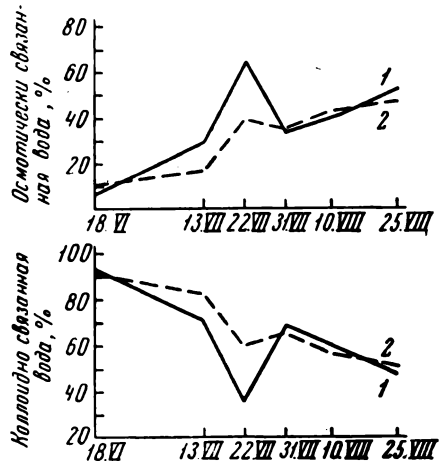


Рис. 58. Распределение форм воды в растениях яровой пшеницы в зависимости от влажности почвы (по Петинуву, Шань Лунь, 1962)
 Влажность почвы от полной полевой влагоемкости: 1 — 35%; 2 — 70%

ной воды (рис. 58) (Алексеев, 1950; Алексеев, Гусев, 1957; Петинув, 1955; Васильева, 1955, 1957). Об этом свидетельствуют также данные Н. Г. Васильевой и З. А. Синициной, полученные в 1953 г. на Энгельсовской опытно-мелиоративной станции (табл. 56) (цит. по Петинуву, 1959).

Как отмечают авторы, в начальный период развития пшеницы, когда влажность почвы во всех вариантах опыта была достаточно высокой, заметной разницы в количестве свободной и связанной воды не было. Эта разница ощущалась лишь по мере нарастания почвенно-воздушной засухи. В контроле

у неполивной пшеницы резко уменьшалось количество свободной воды; в варианте 3 (влагозарядковый полив + два вегетационных полива) сохранялось еще достаточное количество свободной воды. Это свидетельствует, как отмечает Н. С. Петин (1959, 1957), что в засушливых районах Юго-Востока при одном лишь влагозарядковом поливе не может сохраняться высокая физиологическая активность растения и что в этих условиях необходимо сочетание влагозарядкового полива с вегетационными.

Таблица 56

Распределение воды (в %) в листьях яровой пшеницы сорта Черноколоска

Вариант опыта *	Дата определения	Расчет воды на 100 г сырого веса			Расчет воды на 100 г сухого веса		
		общей	свободной	связанной	общей	свободной	связанной
1	25/V	82,2	38,0	44,2	469	221	248
2		84,8	41,8	43,0	563	271	292
1		1/VI	79,0	35,6	43,4	374	167
2	79,0		30,4	48,6	370	127	243
3	80,7		60,7	20,0	418	314	104
1	8/VI	66,4	10,0	56,4	198	30	168
2		70,0	15,5	54,5	234	51	183
3		74,3	15,9	58,4	291	60	231
1	18/VI	60,4	0	60,4	148	0	148
2		64,3	2,5	61,8	180	2	178
3		72,3	34,9	37,4	261	126	135
1	23/VI	63,0	0	63,0	130	0	130
2		64,5	0	64,5	142	0	142
3		71,0	21,8	49,2	253	80	173

* 1—контроль; 2—влагозарядковый полив; 3—влагозарядковый полив + два вегетационных полива.

Различия в распределении свободной и связанной воды в зависимости от условий водоснабжения учитывались Н. Г. Васильевой (1955) в вегетационных опытах (табл. 57).

А. М. Алексеев (1950) и Н. С. Петин (1959) установили, что увеличение относительного содержания в коллоидах клетки связанной воды и соответственно уменьшение содержания свободной снижают ее активность. Перераспределение форм воды в связи с изменением влажности почвы происходит в основном за счет свободной воды при участии коллоидов плазмы. При этом обеспечиваются наиболее благоприятные соотношения форм воды и создаются оптимальные условия для прохождения основных физиологических процессов. Исходя из того, что соотношение свободной и связанной воды можно считать показателем физиологической активности воды в ра-

стениях, Н. Г. Васильева и З. С. Буркина (1960) приводят не только суммарные данные по связанной воде, но и раздельное содержание осмотически связанной и коллоидно-связанной воды, а также данные, характеризующие степень гидратации коллоидов протоплазмы, т. е. количество коллоидно-связан-

Таблица 57

Распределение свободной и связанной воды (в %) в листьях яровой пшеницы Мелянопус 69 при различной влажности почвы (Васильева, 1955)

Вода	Влажность почвы, %	25/VI	1/VII	7/VII	16/VII
Общая	70	74	76	75	78
	40	74	75	54	74
Свободная	70	32	54	29	16
	40	34	38	0	6
Связанная	70	42	22	46	58
	40	40	37	54	72

ной воды на 1 г сухого веса коллоида. Таким образом, наблюдающееся при снижении влажности почвы увеличение количества связанной воды объясняется, в основном, повышением содержания у пшеницы осмотически связанной воды (табл. 58).

Таблица 58

Распределение различных форм воды в листьях яровой пшеницы Мелянопус 69

Влажность почвы, %	Дата наблюдений	Расчет воды на 100 г сырого веса					Число коллоидов на 100 г сухого веса	Число гидратации	Осмотическое давление, атм
		общая	свободная	связанная	осмотически связанная	коллоидно-связанная			
70	18/V	82	63	19	9	10	3,0	1,4	7,46
40		77	42	35	24	11	1,1	1,2	11,08
70	20/VI	89	51	38	18	20	3,5	5,7	14,80
40		82	40	42	37	5	2,55	17,6	28,80
70	4/VII	72	66	6	5	1	11,6	1,2	17,56
40		70	60	10	8	1,5	10,9	6,8	26,31

В последние годы исследовано влияние условий питания пшеницы и повышение коэффициента полезного действия удобрений (Алексеев, 1948, 1950; Алексеев, Гусев, 1957; Гусев, 1959, 1967).

Значение условий питания для состояния воды в растении сводится прежде всего к вопросу о влиянии ионов на связывание воды коллоидами (макромолекулами высокополимерных соединений) протоплазмы. Существенное воздействие оказы-

вают ионы на состав синтезируемых растением органических веществ. Химические реакции, которые могут изменять число полярных групп, в соответствии с исследованиями А. М. Алексеева, влияют на степень гидратации макромолекул. Зависимость степени гидратации коллоидов протоплазмы изучали А. М. Алексеев и Н. А. Гусев (1957, 1967). Оказалось, что уменьшение содержания органических соединений фосфора и белков в листьях растений сопровождается понижением степени гидратации коллоидов протоплазмы (табл. 59), особенно при повышении температуры воздуха.

Таблица 59

Влияние повышенной температуры на содержание белкового азота, органического фосфора и степень гидратации коллоидов проростков и листьев пшеницы Лютеценс 62 (по Гусеву, 1959)

Год проведения опытов	Фаза развития растений	Температура воздуха, °С	Число гидратации коллоидно-связанной воды на 1 г коллоидов	Количество белкового азота	Количество органического фосфора
				в % от веса сухого вещества	
1949	Проростки	18—20	4,02	4,77	—
		34—38	1,49	2,68	—
1950	Трубкование	27—29	2,35	—	0,58
		32—35	1,37	—	0,44
1951	Трубкование	23—27	1,27	—	0,46
		31—33 (сухоей)	0,86	—	0,23
1953	Цветение	23—30	1,23	3,71	0,77
		31—38	0,68	2,93	0,47
		34—40 (сухоей)	0,69	3,04	0,42

Исследования содержания воды в связи с минеральным питанием ведутся одновременно физиологами и растениеводами. По данным Н. Л. Удольской (1936), И. Н. Кукса (1939) и Н. Е. Рогалева (1949), внесение минеральных удобрений повышает степень гидратации, водоудерживающую способность коллоидов и, следовательно, количество связанной воды.

Детальные исследования проведены А. М. Алексеевым и Н. А. Гусевым (1957) по изучению действия катионов на водный режим яровой пшеницы Лютеценс 62 в разные фазы развития (табл. 60) и на сопряженность степени гидратации коллоидов с содержанием фосфора и азота в листьях пшеницы. Авторами установлено, что инъекция не только фосфатов, но и нитратов в начальные фазы развития растений приводит к снижению содержания свободной воды и повышению количества связанной воды. Аналогичные данные получены и в фазе трубкования, колошения и цветения.

Значение достаточной влагообеспеченности растений для получения полноценного эффекта от действия удобрений уже давно доказано. Сейчас не оставляет сомнения необходимость внесения удобрений в первую очередь на орошаемых землях, где коэффициент полезного действия каждого килограмма удобрений в повышении урожайности значительно выше по сравнению с богарными условиями.

Менее изучен вопрос о влиянии удобрений на эффективность поливов и на коэффициент полезного действия поливной воды при внесении разных доз удобрений. Исследования, проведенные в последние десятилетия физиологами, растениеводами и мелиораторами, дают основание утверждать о существовании высокой степени корреляции между содержанием питательных веществ в почве (или количеством внесенных удобрений) и использованием воды растениями. Чем выше фон плодородия почвы, тем выше эффективность орошения. При этом большое значение имеет создание оптимального режима питания и влагообеспеченности в те периоды развития, когда детерминируются элементы высокой продуктивности растений; для пшеницы, в частности, на III—IV, VI и X—XI этапах органогенеза.

Таблица 60

Изменение водного режима листьев пшеницы (в г) под влиянием инъекции растворов солей (по Алексееву, Гусеву, 1957)

Вариант опыта	Количество воды					Сухой вес навески
	общее	свободной	связанной (общее количество)	осмотически связанной	коллоидно-связанной	
Фаза кущения						
Инъекция раствора						
NaH_2PO_4	6,60	2,25	4,35	1,58	2,77	1,40
$\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$	6,25	1,42	4,83	1,23	3,59	1,75
KNO_3	6,64	2,63	4,01	1,49	2,53	1,36
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	6,36	1,37	4,99	1,30	3,69	1,64
Инъекция воды (контроль)	6,75	4,19	2,56	1,08	1,48	1,25
Фаза колошения						
Инъекция раствора						
NaH_2PO_4	5,63	2,80	2,83	1,58	1,25	2,37
$\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$	5,22	2,32	2,90	1,22	1,67	2,78
KNO_3	5,80	3,30	2,50	1,30	1,20	2,20
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	5,45	2,00	3,45	1,14	2,33	2,55
Инъекция воды (контроль)	5,90	3,70	2,20	0,97	1,22	2,10

Как известно, дефицит влаги на IV этапе органогенеза резко снижает число колосков в зачаточном колосе пшеницы. Чем выше температура при дефиците влаги, тем быстрее идет процесс редукции зачаточных колосков и недоразвития колоса. Однако отрицательное влияние дефицита влаги может быть в значительной степени уменьшено путем внесения удобрений (подкормок) в конце III—начале IV этапа органогенеза.

В вегетационных опытах, проводившихся в условиях оптимального увлажнения почвы (70%) и дефицита влаги (40%) от общей влагоемкости при различных режимах температур в камерах лаборатории искусственного климата, растения озимой пшеницы получали подкормку азотом, фосфором и калием в различных сочетаниях. Как видно из табл. 61, у растений, которые выращивались без удобрений при дефиците влаги и высокой температуре (25—27°), число колосков в колоске едва достигало 6. В этих условиях даже внесение подкормки оказывало незначительный эффект. Однако при внесении подкормки число колосков увеличилось в 1,5 раза (до 9—10).

Внесение удобрений резко снижало отрицательное влияние дефицита влаги у растений в тех вариантах опыта, где температурный режим приближался к оптимуму, необходимому для нормальной дифференциации зачаточного колоса на IV этапе органогенеза. При температуре 12—17° число колосков варьи-

Таблица 61
Влияние удобрений на число колосков в колосе

Вариант опыта	Средняя температура во время IV этапа органогенеза											
	9—10°		12—14°		15—17°		18—19°		23—25°		25—27°	
	Оптимальная влажность	Дефицит влаги	Оптимальная влажность	Дефицит влаги	Оптимальная влажность	Дефицит влаги	Оптимальная влажность	Дефицит влаги	Оптимальная влажность	Дефицит влаги	Оптимальная влажность	Дефицит влаги
Контроль	14	10	15	12	18	12	16	11	16	9	19	6
Осенняя подкормка азотом	15	10	16	13	19	12	19	12	17	10	13	7
фосфором	15	10	15	12	19	12	19	12	17	9	14	6
калием	13	9	15	10	17	10	18	11	16	8	12	6
азотом и фосфором	16	12	17	12	20	12	20	12	17	10	13	7
Весенняя подкормка азотом и калием	15	12	17	12	19	11	19	12	17	9	12	6
фосфором и калием	17	12	17	12	20	10	19	11	17	9	13	7
фосфором и азотом	17	13	17	15	22	14	20	13	18	10	14	8
азотом и калием	18	14	28	18	30	18	26	14	20	11	16	9

ровало уже от 12 до 18, в зависимости от дозы и сочетания азота, фосфора и калия. Максимальное количество колосков (28—30) развивалось при внесении в начале IV этапа полного удобрения NPK.

При поливе сосудов одним и тем же количеством воды и доведении влажности почвы до оптимальной величины больше всего зачаточных колосков закладывалось и развивалось в варианте, где температура в этот период не превышала 15—17°. При этом, если растения в сосудах, где не была дана подкормка на IV этапе, положительно реагировали на полив, и среднее число колосков в зачаточном колосе достигало 18, то внесение NP и NPK повысило число колосков до 24—30 при одной и той же оптимальной влажности почвы. В частности, это положение можно подтвердить данными Н. С. Петинова (1959) об изменении содержания воды в листьях пшеницы при нарастающих дозах водообеспеченности растений и увеличении доз удобрений (табл. 62).

Таблица 62

Содержание воды в листьях яровой пшеницы
Горденформе 10 (в мг на 100 мг сухого вещества)

Вариант опыта	1/V	1/V	27/V	8/VI	16/VI	30/VI	5/VII	15/VII
Контроль (без полива и без удобрений)	536	553	315	176	217	138	131	104
Один полив ↗ удобрение.	—	—	—	215	234	179	165	150
Два полива ↗ удобрение.	591	595	413	262	283	230	207	206
Два полива ↗ удвоенная доза удобрений	671	685	346	267	234	213	207	209

Как отмечает Н. С. Петин (1959), наряду с тем, что по мере улучшения водоснабжения увеличивается содержание воды в листьях пшеницы, очень четко проявляются также различия содержания воды в листьях пшеницы в зависимости от количества удобрений. При этом, когда в начале опыта влажность почвы была сравнительно высокой, содержание воды в листьях с применением удвоенной дозы удобрений было значительно выше по сравнению с вариантом, где была дана одинарная доза удобрений. Изменение влажности почвы и таких свойств, как сосущая сила, осмотическое давление, концентрация клеточного сока, показано на рис. 59.

Суммарным показателем положительного действия минеральных удобрений для использования воды при сочетании влагозарядкового и вегетационных поливов могут служить данные по урожайности озимой пшеницы на Кабардино-Бал-

карской опытной станции (Львов, 1962), где за 9 лет эффективность одних и тех же норм орошения была в 1,5 раза выше при внесении удобрений (табл. 63).

Орошение в сочетании с удобрением дает значительную прибавку урожая и у яровых пшениц (табл. 64). В условиях

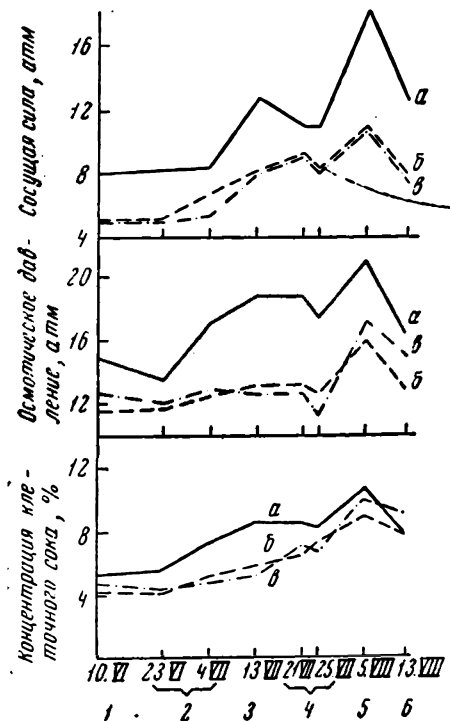


Рис. 59. Влияние влажности почвы и удобрений на водный режим яровой пшеницы (по Петлинову, Шань Лунь, 1962)

a — при 35%-ной влажности почвы от полной полевой влагоемкости и одной дозе удобрений; *б* — при 70%-ной влажности и одной дозе удобрений; *в* — при 70%-ной влажности и двойной дозе удобрений; 1 — кушение; 2 — трубкование; 3 — колошение; 4 — налив зерна; 5 — молочная спелость; 6 — восковая спелость

1961; Kopetz, 1957; Kocitih, 1963), особую роль в повышении эффективности использования растений воды играют азотистые удобрения, стимулирующие интенсивность ростовых процессов и несколько замедляющие скорость развития при про-

Краснодарского научно-исследовательского института сельского хозяйства в течение двух лет высевался сорт Безостая 1 по одному и тому же предшественнику без орошения на двух участках — без удобрений и с применением удобрений. На неудобренном участке на создание 1 т зерна растениями затрачивалось 12,8 т воды и средний урожай не превышал 30,7 ц/га, а на участке, где были внесены удобрения, расход воды на 1 т зерна был всего лишь 60,4 т, средний урожай — 53,8 ц/га (Лукьяненко, 1968).

Таким образом, не только эффективность минеральных удобрений зависит от влагообеспеченности растений, но наблюдается обратная зависимость — с повышением степени плодородия почвы, с улучшением питательного режима растений возрастает коэффициент полезного действия внесенных удобрений.

При этом, как показывают данные многих исследований (Авдонин, 1939; Куперман, 1958; Гребенников, Халилова, 1961; Зуев, 1961; Arland, 1953; Coic, 1959, 1960; Dionigi, 1957; Dragehetti, 1959; Drezgšić, Jevtiš,

хождении «критических» периодов в онтогенезе пшеницы — начало дифференциации зачаточного колоса — III—IV этапы органогенеза (по Ф. М. Куперман), мейозис генеративных клеток — VI—VII этапы органогенеза, формирование и налив зерновки.

Таблица 63

Влияние удобрений на орошаемых участках на урожай озимой пшеницы (в ц/га)

Сорт	Орошение		Прибавка урожая
	без удобрения	с удобрением	
Лютесценс 270	25,4	40,7	15,3
Мироновская 808	31,8	50,4	18,6
Безостая 1	37,8	55,6	17,8

Таблица 64

Влияние удобрений на орошаемых участках на урожай яровой пшеницы (в ц/га) (по Петиницу, 1959)

Пункт	Орошение		Прибавка урожая
	при удобрении	без удобрения	
Ершовский опорный пункт Института сельского хозяйства Юго-Востока . . .	47,6	27,4	20,2
Безенчукская опытная станция	49,9	31,0	13,4
Кинельская опытная станция	51,7	27,2	24,5

Этим объясняется высокая эффективность вегетационных поливов в сочетании с внесением удобрений в фазу выхода в трубку (III—IV этапы органогенеза), перед колошением (VI—VII этапы) и в период налива, в начале молочной спелости.

Как известно, некоторые научно-исследовательские учреждения рекомендуют устанавливать сроки поливов и внесения удобрений с помощью биологического контроля за наступлением определенных этапов органогенеза (Späldon, Andraščík, 1961).

ПОСТУПЛЕНИЕ И ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ВОДЫ В КОРНЕВОЙ СИСТЕМЕ

В исследованиях физиологии водообмена пшеницы уже давно пристальное внимание уделяется изучению функций корневой системы. Исследованиями И. В. Мичурина (1948),

Д. Н. Прянишникова (1951), Д. А. Сабинина (1949, 1955), С. С. Андреевко (1956, 1957, 1967), Н. Г. Потапова (1955, 1967), И. И. Колосова (1956, 1962), Н. С. Петина (1954, 1959, 1962), В. И. Ратнера (1958), О. Ф. Туевой (1957) установлена полифункциональность корневых систем не только как органов поглощения, но и как органа многочисленных сложных синтезов аминокислот, липоидов, нуклеопротендов, фосфорорганических соединений, ферментов, витаминов и других органических веществ. Поглощение корнями воды и питательных веществ из почвы и листьями из атмосферы неразрывно связано с их передвижением по растению.

Возможности воздействий на развитие, рост и продуктивность путем обеспечения растения водой и минеральным питанием теснейшим образом связали работы физиологов, агрохимиков и растениеводов.

Корневая система пшеницы как орган поглощения исследована морфологами, анатомами и физиологами. Изучена протяженность поглощающей поверхности, интенсивность поглощения в зависимости от водного и питательного режима в условиях орошения и полива, глубина проникновения корней пшеницы и другие признаки строения и функции корневых систем пшеницы.

В СССР первые исследования корневой системы в условиях полива принадлежат Н. В. Орловскому и А. Л. Афанасьевой (1929). В 1933—1936 гг. корневую систему пшеницы при орошении исследовал А. С. Кружилин (1954). Им было отмечено, что если зародышевые корни в условиях неполовливного участка достигают 1 м, то узловые корни проникают в почву тем глубже, чем лучше промачивание нижних слоев. Глубина проникновения корней пшеницы в почву варьирует от 1 до 1,5 м в зависимости от числа и дозы поливов.

Детальные исследования роста корневой системы и ее распределения в условиях поливных участков принадлежат Н. С. Петину и его сотрудникам (1959, 1962). Авторы приводят интересные данные. В 1953 засушливом году на Энгельсской опытно-мелиоративной станции были проведены опыты на участках: 1) без полива, 2) с влагозарядковым поливом 1000 м³/га и 3) с влагозарядковым поливом и тремя вегетационными поливами с общей нормой 2635 м³/га. Уже в фазе кущения общая поглощающая поверхность корневой системы растений при влагозарядковом поливе была в 1,5 раза больше (1,65 м²) по сравнению с растениями на участке без полива (1,05 м). Активно поглощающая поверхность на одно растение в слое 0—60 см соответственно была равна 0,53 и 0,31 м². К фазе цветения дефицит почвенной влаги наблюдался не только в контроле, но и на участке, где был лишь один влагозарядковый полив. Корневая система начала отмирать. В результате в фазу цветения различий в размерах активно погло-

щающей поверхности не было. В варианте, где растения дополнительно получали вегетационные поливы, корневая система продолжала увеличиваться. Н. С. Петин (1962) отмечает, что активно поглощающая поверхность корней в пахотном горизонте (0—20 см) увеличилась в 25 раз по сравнению с неполиваемыми растениями (с 0,09 до 2,3 м²), в подпахотном горизонте (20—40 см) в 13,5 раз (с 0,11 до 1,5 м²), а во всем слое (0—60 см) более чем в 9 раз (с 0,49 до 4,6 м²). Аналогичные данные получены Н. С. Петин (1962) на яровой пшенице Лютеценс 758.

Главная часть активно-поглощающей поверхности корневой системы расположена в верхнем пахотном (0—20 см) и подпахотном (30—40 см) слоях почвы. Однако в периоды уменьшения влажности в поверхностных слоях почвы очень важно поддерживать высокую влажность и глубже 40 см, так как в этом случае растение продолжает расти и развиваться за счет влаги более глубоких горизонтов почвы.

Одновременно следует отметить, что глубина проникновения деятельной корневой системы пшеницы и ее размеры зависят от многих факторов (температура, длина дня, микробиологическая деятельность почвенных бактерий и многих других).

В сельскохозяйственной практике действие комплекса этих факторов отражается на выборе оптимальных сроков сева пшеницы, определении глубины заделки семян, площади питания и других агротехнических приемах возделывания пшеницы. О том, как влияют сроки сева на развитие корневой системы озимой пшеницы, свидетельствуют данные, полученные М. И. Повзик (1966; табл. 65).

Таблица 65

Глубина проникновения и вес корней озимой пшеницы в период появления второго листа (посев по пару, сорт Одесская 3)

Срок посева	Дата появления полных всходов	Продолжительность периода посев—всходы, дни	Максимальная глубина проникновения корней в почву, см	Вес абсолютно-сухих корней (в г) 100 растений в слое почвы 0—40 см	Вес абсолютно-сухой надземной части 100 растений, г	Отношение веса корней к весу надземной части, %
15/VIII	21/VIII	7	28,5	0,29	1,04	27,5
1/IX	8/IX	8	26,3	0,30	1,07	28,0
15/IX	25/IX	10	24,5	0,32	1,04	31,0
6/X	19/X	13	24,0	0,35	1,07	32,9

Запаздывание с посевом, которое осенью сопровождается снижением температуры и удлинением периода посев—всходы, вначале увеличивает корнеобеспеченность растений, т. е. отношение веса корней к весу надземной массы.

Однако в последующем благодаря более интенсивному кущению отношение веса корней к весу надземных органов изменяется в пользу растений ранних сроков сева: корневая система растений раннего и оптимального сроков посева достигала в длину к моменту прекращения осенней вегетации 154 и 138 см, а при позднем посеве — только 63 см. При этом корнеобеспеченность их была соответственно 45,3, 37,5 и 31,2%.

Адсорбирующая поверхность корневой системы зависит от влагообеспеченности пахотного слоя. Так, по данным Н. С. Петина (1962), общая адсорбирующая поверхность корневой системы у озимой пшеницы в одном из опытов на неполивном участке была равна 4,86 м², а у растений на участке, где перед посевом был проведен полив, — 6,09 м², соответственно активно поглощающая поверхность корней была 1,47 и 2,25 м², т. е. лучшая влагообеспеченность увеличила активность деятельности корневой системы.

Активной деятельностью корневой системы зависит и от аэрации. Известно, что при избыточной влажности почвы и недостатке доступа воздуха к корням растения выглядят угнетенными, а при заболачивании почвы страдают и гибнут. В водных культурах при недостаточной аэрации в результате подавления деятельности корневой системы снижается поступление воды в растения.

Если при невысоком содержании углекислоты в почве она может в той или иной степени усваиваться корнями, то высокие концентрации углекислоты резко подавляют процесс поглощения воды корнями. М. Б. Рассел (1955) указывает, что при недостаточной аэрации в питательном растворе накапливаются токсические продукты анаэробного дыхания, которые уменьшают проницаемость клеток корня для воды. Д. А. Сабинин (1949) неоднократно указывал, что для поддержания различного уровня обмена веществ и передвижения их в корнях необходимым условием является высокая энергия дыхания и, следовательно, высокая аэрация корневой системы. Различие в уровнях обмена веществ, по Д. А. Сабинину (1949), лежит в основе возникновения и поддержания корневого давления. Поглощение воды корнями зависит также от состояния воды в почве (Лебедев, 1936; Роде, 1952; Долгов, 1957).

С. И. Долгов различает три формы воды в почве: 1) связанная, или адсорбированная, вода, удерживаемая у поверхности почвенных частиц силами адсорбции; 2) свободная, неадсорбированная, вода, которая в зависимости от степени порозности почвы передвигается в почве по капиллярам или под действием силы тяжести и 3) парообразная вода, которая передвигается в почве вместе с током воздуха.

Как известно, лишь часть воды, находящейся в почве, доступна растениям. Это свободная вода, которая передвигается в почве под действием силы тяжести (гравитационная) и глав-

ным образом капиллярная. Адсорбционная (пленочная) вода, обволакивающая минеральные частицы, и имбибиционная вода, входящая в состав коллоидов, растениям почти недоступна. Еще в прошлом столетии С. Богданов (1889) установил, что минимальное количество воды, доступное для прорастания семян, равно приблизительно двойной наибольшей гигроскопичности почвы. Бриггс и Шанц (Briggs, Shantz, 1912) предложили понятие «коэффициент завядания», который соответствует влажности почвы, наблюдаемой к началу устойчивого завядания листьев растений.

Количество гигроскопически связанной воды (недоступной растениям) сильно варьирует в зависимости от почвенных разностей и их механического состава. Так, например, количество гигроскопически связанной воды на песчаных почвах колеблется от 1 до 4%, на суглинистых почвах — от 3 до 10%, на глинистых — от 8 до 20% и на торфяных — до 20% и выше.

Для поглощения воды из почвы имеет значение, с одной стороны, степень подвижности капиллярной и гравитационной влаги, с другой, — величина корневой системы, площадь соприкосновения почвенных частиц с корневыми волосками. По подсчетам В. А. Ротмистрова (1907), И. В. Красовской (1935), А. С. Кружилина (1954), Дитмера (Dittmer, 1937), число корешков и корневых волосков у одного растения пшеницы, ржи, овса достигает десятков миллионов, что позволяет им густо пронизывать капилляры пахотного и подпахотного горизонтов почвы и тесно соприкасаться с почвенными частицами.

После того как у растений пшеницы развернутся два-три листа, поглощение воды растением зависит в значительной степени от величины сосущей силы. Сосущая сила листьев, определяющая в большой мере величину так называемого верхнего конечного двигателя, у пшеницы развивается постепенно, по мере роста и разветвления листьев. Как известно, в результате транспирации и потери воды в испаряющих клетках листьев возникает сосущая сила, которая вызывает поступление в них воды из водопроводящих элементов ксилемы. Образующийся в результате этого градиент рассеивания воды распространяется на ткани и клетки корня, и затем на корневые волоски и на соприкасающуюся с ними воду в почве. В результате наблюдается почти автоматическая регуляция процессов поступления воды в корни растений: чем больше воды испаряется растением, тем больше сосущая сила.

На величину сосущей силы наибольшее влияние оказывает влажность почвы (Петинов, 1954, 1959, 1962). Между влажностью почвы и величиной сосущей силы существует обратная зависимость. Большое влияние оказывает также влажность воздуха. При нарастании влажности воздуха сосущая сила уменьшается и, наоборот, при снижении относительной влажности воздуха — увеличивается. Особенно это сказывается при

понижении влажности почвы: чем суше почва, тем резче на величине сосущей силы сказывается сухость воздуха.

Н. С. Петин отмечает, что по мере старения растений и снижения общего запаса воды в организме повышается величина сосущей силы; причем наиболее интенсивно на неполиваемом участке без удобрений. Наряду с сосущей силой большое значение в поглощении воды клетками растений, как известно, имеет концентрация и осмотическое давление клеточного сока. Физиологические и биохимические процессы могут нормально осуществляться, когда концентрация клеточного сока и осмотическое давление не превосходят определенного предела. Осмотическое давление так же, как и сосущая сила, в первую очередь зависит от влажности почвы. Чем ниже влажность почвы, тем соответственно выше в корневой системе и в листьях осмотическое давление (Благовещенский, 1928; Гальченко, 1936, 1937; Алексеев, 1948; Генкель, 1967; Slavik, 1955; Slatyer, 1957).

Следует отметить, что, согласно исследованиям авторов (Кокин, 1928; Mothes, 1928; Васильев, 1931; Кокина, 1925; Трубецкова, 1938; Walter, 1955), повышение величины осмотического давления может происходить не только из-за прямой потери воды, но и косвенного действия, а именно, перехода сложных полисахаридов, сахара и белков в растворимые азотистые соединения, а также поступления минеральных веществ из наружного раствора.

Таблица 66

Изменение осмотического давления (в атм) клеточного сока листьев яровой пшеницы Лютеценс 62 при орошении и удобрении в различные периоды вегетации растений (по Петинику, 1959)

Вариант опыта	Дата взятия проб								Урожай зерна, ц/га	
	21/V	26/V	31/V	8/VI	11/VI	18/VI	2/VII	8/VII		15/VII
	начало кущения	кущение	начало трубкавания	трубкавание	колосение—цветение	налив зерна	молочная спелость			
Без полива и удобрения	12, 69	14, 31	14, 31	15, 99	17, 77	15, 99	17, 77	19, 61	—	16, 2
Полив без удобрения	12, 69	8, 3	11, 11	9, 51	11, 11	11, 11	12, 69	14, 31	17, 77	22, 4
Полив + удобрение N ₉₀ P ₄₀ K ₆₀ + N ₃₀ P ₂₀	14, 31	12, 69	14, 31	12, 69	12, 69	12, 69	14, 31	15, 99	19, 61	26, 5

Примечание. Первый полив дождеванием проведен 23 мая в начале кущения нормой 360 м³/га; второй—7 июня в фазе трубкавания нормой 450 м³/га. Оросительная норма, таким образом, составляла 810 м³/га. Удобрения вносили в два срока: N₉₀P₄₀K₆₀ до посева перед культивацией; N₃₀P₂₀—перед первым поливом.

По данным Н. С. Петина (1959), под влиянием разных удобрений осмотическое давление в листьях яровой пшеницы может изменяться. А. М. Алексеевым и Н. А. Гусевым (1957) отмечены случаи резкого повышения осмотического давления в листьях яровой пшеницы после подкормки азотом в фазу кушения, но оно носило временный характер. Орошение яровой пшеницы в сочетании с усиленной азотно-фосфорно-калийной подкормкой значительно снижает осмотическое давление, особенно это заметно в условиях засушливых и жарких лет в дневные часы суток (табл. 66).

Исследованиями И. М. Васильева (1935), В. А. Фролова (1939), П. А. Генкеля (1946), О. Г. Грамматикати (1952), Н. С. Петина (1956) были установлены интересные закономерности и в изменении осмотического давления в условиях неполивных участков и при орошении. Авторами показано наличие некоторого суточного ритма и последовательных изменений величины осмотического давления в разные периоды развития и роста растений.

О РАСХОДОВАНИИ ВОДЫ РАСТЕНИЯМИ ПШЕНИЦЫ

Растения пшеницы, как и многие степные светолюбивые растения, в процессе транспирации расходуют очень много воды. В течение суток по усредненным данным растение пшеницы расходует примерно в 1,3—1,5 больше воды по сравнению с весом надземной массы, т. е. на 1 г надземной массы 1,3 г воды, причем 90—95% поглощенной воды — путем транспирации.

Интенсивность транспирации зависит от многих условий — температуры, силы ветра и особенно от интенсивности солнечной радиации, определяющей ход всех метеорологических факторов, а также непосредственно влияющей на фотоактивное открывание устьиц.

Д. А. Сабинин (1955) отмечает, что коэффициент корреляции, характеризующий зависимость интенсивности транспирации от интенсивности солнечной радиации, варьирует от +0,82 до +0,93. Автор также придает большое значение дефициту насыщения атмосферы водяным паром.

Увеличение содержания свободной воды, усиливающее активность ее в растении, повышает интенсивность транспирации. Эта зависимость транспирации от количества свободной воды подтверждается коэффициентом корреляции: +0,95 для яровой пшеницы Лютеценс 62 (Гусев, 1967).

Интенсивность транспирации изменяется в течение дня. Многочисленные исследования вскрыли интересные закономерности в ходе транспирации в течение суток (Максимов, 1952; Васильев, 1925; Петин, 1959; Генкель, Андреева, Ермакова,

Цветкова, 1957). Еще значительнее различия в ходе транспирации в зависимости от фазы развития и активных влагозапасов почвы (рис. 57).

В опытах Н. С. Петина отмечена четкая зависимость в ходе транспирации яровой пшеницы Гордеиформе 189 от изменения влажности почвы (табл. 67).

Таблица 67

Зависимость транспирации у яровой пшеницы Гордеиформе 189 от влажности почвы (в 2 на один сосуд)

Фаза развития	Дата наблюдений	Контроль (без полива)				Полив			
		Часы наблюдений							
		7—10	10—13	13—16	16—19	7—10	10—13	13—16	16—1

В абсолютных величинах

Начало стеблевания	28/V	1,0	13,0	18,0	1,6	3,0	17,0	20,4	10,0
Конец стеблевания	3/VI	2,0	5,0	7,0	2,0	9,0	14,0	21,8	8,0
Трубкавание	9/VI	2,0	5,0	3,0	0,2	8,0	19,0	27,6	10,0
Начало колошения	19/VI	3,0	4,0	4,0	3,6	8,0	12,0	20,0	8,8
Колошение	22/VI	9,0	17,0	12,0	6,0	10,0	20,0	19,0	8,0
Цветение	27/VI	4,0	7,2	7,0	4,0	14,8	20,0	23,0	12,0

В относительных величинах*

Начало стеблевания	28/V	5	72	100	9	15	83	100	49
Конец стеблевания	3/VI	29	71	100	29	41	64	100	37
Трубкавание	9/VI	67	17	100	7	29	65	100	36
Начало колошения	19/VI	75	100	100	9	40	40	100	44
Колошение	22/VI	75	14	100	50	68	105	100	42
Цветение	27/VI	57	103	100	57	63	87	100	52

* За 100 принято количество воды, испаряемой растениями в полуденные часы (13—16 час). Все цифры отнесены к этой величине.

Особенно заметные различия между вариантами наблюдались в полуденные часы в момент наивысшей напряженности температуры и влажности воздуха.

Определения интенсивности транспирации листьев пшеницы Лютесценс 758, проведенные П. А. Генкелем с сотрудниками (1957) в Курганской области (в 9, 12, 15 и 18 час), показали, что ход транспирации пшеницы в течение дня и вегетационного периода имеет неодинаковый характер и максимум транспирации приходится на утренние часы. К концу вегетации интенсивность транспирации в связи с возрастными изменениями и уменьшением содержания воды в растении постепенно падает. Исследования водообмена у пшениц, проведенные П. А. Генкелем, отражают сложную зависимость этого процесса от окружающих растения условий.

Исследуя влияние различных приемов обработки почвы на ход транспирации пшеницы, П. А. Генкель отмечает, что в течение двух вегетационных периодов пшеница по так называемому глубокому пару имела большую интенсивность транспирации, чем по обычному пару. В условиях же посева по дискованной почве интенсивность транспирации была ниже и растение экономнее использовали воду. Определения дневного водного дефицита пшеницы Лютесценс 748 в разные по количеству осадков годы (1955 и 1956) показали, что в оба года у пшеницы по глубокому пару, вспаханному по системе Т. С. Мальцева, наблюдался меньший водный дефицит (определяемый по методу Л. С. Литвинова), чем у пшеницы по обычному пару, а пшеница по дискованию имела меньший водный дефицит, чем пшеница по зяблевой вспашке. Следовательно, на водообмен большое влияние оказывает не только абсолютная влажность, но и ее распределение по горизонтали, которое зависит от способов обработки почвы.

Исследования транспирации растений в условиях орошения, внесения удобрений и разных способов обработки почвы представляют не только теоретический интерес для изучения физиологии водообмена, но и непосредственно для практики. Особое значение такого рода исследования имеют для орошаемых земель.

Как видно из данных, приведенных Н. С. Петинным (табл. 68), транспирация растений в условиях полива выше, чем у контрольных растений (без полива, удобрений). При сравнении влияния различных способов орошения на транспирацию растений пшеницы отчетливо видно, что она выше при дождевании (табл. 68).

Сортовые различия по интенсивности транспирации наблюдались И. М. Васильевым (1927, 1931). У сортов пшеницы первого морфофизиологического типа (канадские сорта и сорт Ноэ) обнаружена меньшая приспособляемость к снижению влаги в почве по сравнению с сортами пшеницы Юго-Востока и Средней Азии (третьим и шестым морфофизиологическими типами).

Детальные многолетние исследования процессов транспирации, а также анализ данных других работ позволили Н. С. Петинному (1959) сделать обобщения, снимающие внешние противоречивые представления о ходе транспирации у пшеницы. Так, Н. С. Петиннов (1959, 1962) отмечает, что динамика дневного хода транспирации, по-видимому, может быть сведена к трем закономерным типам.

1. Растения находятся в неблагоприятных условиях (недостаток влаги и питательных веществ, т. е. без орошения и удобрений при низкой влажности почвы). Транспирация в этом случае приурочена к утренним часам; в течение дневных и вечерних часов она сводится до минимума. Следовательно,

Зависимость транспирации яровой пшеницы Эритроспермум 841 в разные периоды вегетации от способов орошения и применения удобрений (в 1 час на 100 г сырого веса)

Вариант опыта	Часы наблюдений	12/VI	27/VI	9/VII	24/VII
Без полива и без удобрения (контроль)	5	29,10	21,10	9,40	9,95
	8	27,42	31,15	20,0	12,0
	11	29,90	38,45	13,30	13,90
	14	22,65	39,50	21,35	13,75
	17	25,15	20,0	19,20	8,25
Полив поверхностный + удобрение (P ₉₀ N ₅₀ +N ₃₀)	5	27,80	26,95	13,60	12,00
	8	29,05	33,90	22,85	18,15
	11	32,40	42,50	39,0	19,10
	14	23,90	45,0	31,50	21,65
	17	24,90	31,0	23,25	14,0
Полив дождеванием + удобрение (P ₉₀ N ₂₀ +N ₂₀)	5	25,85	23,60	13,50	8,55
	8	31,90	35,40	30,70	10,0
	11	33,0	46,10	34,0	15,8
	14	20,05	46,0	31,90	18,05
	17	22,85	37,0	28,55	10,10

Примечание. Первый полив обоими способами проведен 10/VI, 11/VI в фазу трубкования; второй полив (поверхностный) в фазу колошения—28/VI и дождеванием 28/VI, 29/VI и 30/VI. Удобрения вносили перед посевом P₉₀N₅₀ и в виде подкормки перед вторым поливом N₃₀ действующего вещества на 1 га.

дневной ход транспирации выражается одновершинной, резко ниспадающей кривой.

2. Растения находятся в оптимальных условиях (орошаемые, удобренные). Интенсивность транспирации обусловливается метеорологическими факторами: инсоляцией, температурой и относительной влажностью воздуха; дневная динамика транспирации выражается одновершинной кривой с максимумом в полуденные часы.

3. Орошаемые, но неудобренные растения интенсивно транспирируют в утренние и послеполуденные часы и слабо—в полуденные, когда, казалось бы, испарение должно идти наиболее энергично; дневная динамика транспирации в этом случае характеризуется двuverшинной кривой с первым максимумом около 10 час и вторым—около 16 час.

Падение интенсивности транспирации в полуденные часы, когда напряженность атмосферных факторов возрастает, И. М. Толмачев (1928) и В. А. Новиков (1931) связывают с накоплением в листе ассимилятов. Уменьшение транспирации И. М. Толмачев рассматривает не только как последствие процесса закрывания устьиц, но и как влияние ассимилятов,

которые за счет изменения коллоидов поверхности протопластов меньше отдают воды.

Более обстоятельно физиологическая сущность изменения транспирации растений, поставленных в различные условия среды, вскрыта в исследованиях А. М. Алексеева и Н. А. Гусева (1955, 1957). Как уже ранее упоминалось, интенсивность транспирации растений находится в прямой зависимости от количества свободной воды в листьях и в обратной зависимости от степени гидратации коллоидов протоплазмы и, следовательно, от общего количества коллоидно-связанной воды в листьях.

Попытка охарактеризовать свойства растений с помощью одного лишь транспирационного коэффициента оказалась малоудачной. Тесная взаимосвязь различных процессов в организме и их зависимость от степени удовлетворения потребностей растений всеми факторами приводит к колебаниям эффекта действия каждого из факторов (Куперман, 1958, 1962).

При повышенной, так же как и при пониженной влажности, транспирационный коэффициент резко возрастает. Указанная закономерность подтверждается данными, полученными в условиях орошения (Зайцев и др., 1938; табл. 69).

Таблица 69

Коэффициент расхода воды яровой пшеницы в полевых условиях
(по Зайцеву и др., 1938)

Число поливов	Влажность почвы, % от полевой влагоемкости	Расход воды, м ³ /га				Урожай, ц/га		Коэффициент расхода воды*	
		почвенного запаса	осадков	орошения	всего	общей массы	зерна	по общему урожаю	по урожаю зерна
Контроль	40	829	1116	—	1945	29,3	10,8	660	1801
2	50	775	1116	1540	3431	61,1	25,5	561	1345
3	70	693	1116	2070	3789	68,2	28,2	556	1344
4	80	391	1160	3200	4751	82,6	32,6	575	1427

* Коэффициентом расхода воды, или коэффициентом водопотребления культуры, называется то количество воды (в м³), которое расходуется для образования 1 т урожая (зерна, сена) на транспирацию растением и на испарение почвой в посевах.

Транспирацию принято рассчитывать также на листовую поверхность одного растения или на 1 дм² листовой поверхности. А. М. Алпатьев (1954) и М. С. Миллер (1955) считают более правильным в этих случаях рассчитывать транспирацию на листовую поверхность, приходящуюся на 1 м² площади поля.

О значительном влиянии удобрений на продуктивность транспирации свидетельствует большое число опытов и дан-

ных, полученных в орошаемом земледелии. Н. А. Максимовым (1952) установлено, что внесение удобрений значительно повышает продуктивность транспирации. Еще ранее К. А. Тимирязев отмечал, что растения, получающие удобрения, особенно азотистые, испаряют в расчете на каждую единицу синтезируемого органического вещества меньше, чем растущие в тех же условиях, но без удобрения. При этом в абсолютном выражении растения более мощные в условиях удобренного фона испаряют больше, но зато расходуют они потребляемую воду с большим коэффициентом полезного действия по сравнению с растениями неудобренными.

Что касается транспирационного коэффициента, то на удобренном фоне он ниже. Так, например, по данным К. Н. Зайцева (1940), в условиях Юго-Востока транспирационный коэффициент яровой твердой пшеницы на неудобренном участке был равен 550, а на удобренном — 360, следовательно, расход воды на удобренном участке был почти в 1,5 раза продуктивнее, чем на неудобренном. Та же закономерность, как указывает Н. С. Петин (1959), отмечена Летером (Leather, 1910—1911) в Индии. Транспирационный коэффициент у пшеницы на неудобренной почве достигал 800, при удобрении азотом повышался до 917, при удобрении азотом и фосфором снижался до 545, а при полном удобрении (NPK) — до 480. Очень большой научный и практический интерес представляют работы А. Арланда и его школы по изучению водного режима и, в частности, транспирации (Arland, 1931, 1933, 1953, 1956; Zwicker, 1954, 1955, 1956; Röhlig, 1956). Ими исследована взаимосвязь водопотребления растений с внешними условиями, а также сортовыми особенностями. Для этого был разработан оригинальный «метод завядания», детально описанный в работах Арланда (Arland, 1953, 1956; см. также монографию Н. С. Петина, 1959, стр. 291—295). Этот метод нашел широкое применение, так как он позволяет оценивать степень плодородия почвы, состояние растений при различной влажности почвы, необходимость применения орошения, а также связь минерального питания с водным режимом растений при различных температурах. Этот метод используется также селекционерами как вспомогательный при испытании сортов пшеницы (Zwicker, 1954, 1955; Röhlig, 1956). В последних работах авторы обращают внимание на связь между водным режимом, транспирацией и прохождением растениями этапов органогенеза (Arland, Zwicker, 1967).

Метод завядания, разработанный Арландом, был применен Э. Михаэлис (1965), которая исследовала особенности транспирации растений на разных стадиях развития. При этом особое внимание было уделено роли основных элементов минерального питания — азота, фосфора и калия. В водных культурах на смеси Кюпа выращивали растения яровой пшеницы

сорта Диамант. Контрольные растения получали полную смесь Кюпа. В отдельных вариантах опыта исключали тот или иной элемент в разные стадии развития (Новиков, 1956). Границы стадий определяли по дифференциации конуса нарастания. Транспирацию учитывали в каждую стадию развития по методу Арланда (потеря воды за 30 мин в процентах к сырому весу растений). Одновременно Э. Михаэлис проводила определение содержания свободной и связанной воды рефрактометрическим методом (Гусев, 1960).

Результаты опытов Э. Михаэлис, проведенные по Арланду, подтверждают возможность использования этого метода для предварительной оценки потребностей растений на разных этапах органогенеза и одновременно показывают неоднозначность влияния минеральных элементов на процессы транспирации в разные стадии развития растений. Исследования транспирационного коэффициента и продуктивности транспирации показывают, что потребление воды на единицу урожая при определенных климатических условиях зависит от многих факторов. Чем выше плодородие почвы, лучше структура урожая и потенциально урожайнее сорта пшеницы, тем меньше потребляется воды на единицу урожая. Поэтому одноразовое определение транспирационного коэффициента дает лишь ориентировочное представление об истинной потребности растений как за весь период его вегетации, так и в разные фазы развития и роста.

Транспирацию воды разностадийными растениями озимой пшеницы изучал С. К. Овечкин (1940). Опыты проводили с двумя сортами озимой пшеницы. Испытывали яровизованные и неяровизованные молодые растения. Установлено, что при полном насыщении песка влагой испарение у яровизованных и неяровизованных растений практически было почти одинаковым; при снижении влажности песка со 100 до 40% от полной влагоемкости проявлялись различия в испарении воды растениями, а именно: испарение у яровизованных растений сорта Украинка составляло 83,2%, а у сорта Кооператорка 42,1% от испарения воды неяровизованными растениями.

На интенсивность транспирации влияет также строение листа. В основном испарение воды клетками листа идет сначала в межклеточные пространства, откуда водяной пар выходит в атмосферу через устьичные щели (устьичная транспирация). Частично испарение происходит непосредственно с поверхности эпидермиса (кутикулярная транспирация). Работами А. А. Рихтера и Е. И. Дворецкой (1930), О. Вальтера, В. Бровцовой и Е. Лебединцевой (1934) показано, что в период почвенной засухи устьичный аппарат у твердых яровых пшениц закрыт, а при систематическом поливе большая часть устьиц у поливаемых пшениц широко открыта. Эти данные подтверждены опытами В. А. Новикова (1931) в условиях Юго-Востока

и в последующем другими исследователями (Васина, 1937; Кружилин, 1954; Якушкина, 1953).

Н. Г. Васильева (1957) изучала степень раскрытия устьиц у разных сортов яровых пшениц. Выявлены те же закономерности; у более засухоустойчивых сортов степень открытия устьиц меньше, чем у сортов северной селекции, менее приспособленных к условиям засухи. По данным Н. Г. Васильевой (1956), предельные величины ширины устьичных отверстий, при которых ощущается недостаток воды в тканях: для Лютеценс 62 — от 0,8 до 1,0, для Гордеиформе 10 — от 1,0 до 1,2 делений окуляр-микрометра.

Следовательно, расходование воды растениями пшеницы, процесс транспирации зависят от фазы развития и роста растений, содержания свободной воды в тканях листьев и степени обеспеченности растений элементами минерального питания, особенно азотом.

Процессы транспирации определяются также и рядом морфологических и анатомических особенностей строения пшеничного растения. При этом многие признаки, такие, как, например, опушенность листьев, наличие воскового налета, число устьиц и степень их открытия в разные часы суток, форма и размеры листовых пластинок, направление и величина угла отклонения листовой пластинки от стебля, склонность листьев к свертыванию в условиях высоких температур характеризуют сорта, относящиеся к определенным морфофизиологическим типам. Селекционеры в зависимости от условий влагообеспеченности района, для которого выводятся новые сорта или гибриды, стремятся усилить приспособительные признаки растений и тем самым повысить урожайность. Не меньшее значение для урожая имеют агротехнические приемы подготовки почвы и ухода за посевами, направленные на накопление влаги, сохранение и экономное ее расходование растениями.

Расходование воды, процессы транспирации, как видно из приведенных данных, а также работ агрометеорологов (Шашко, 1966) и почвоведов (Роде, 1952), теснейшим образом зависят от хода метеорологических условий — температуры, почвы, воздуха, состояния тканей растений, влажности почвы, ее физических свойств, интенсивности солнечной радиации, силы и направления ветра.

Во многих районах возделывания пшеницы с каждым годом все более ведущую роль в получении высоких устойчивых урожаев будет играть орошение (Алексеев, Гусев, 1955, 1957; Алпатьев, 1954; Аскоченский, 1957; Бровцына, 1952; Власюк, 1957; Грамматикати, 1952, 1964; Гусев, 1959, 1967; Демолон, 1961; Кружилин, 1954; Петин, 1954, 1959, 1962, 1966; Петин, Бровцына, Прусакова, 1952; Роде, 1952; Сказкин, 1961; Шашко, 1957; Arland, 1953, 1956, 1960).

Использование высокоурожайных, устойчивых к полеганию

сортов пшеницы, таких, как, например, Безостая 1, Юбилейная 50, Мироновская 808, в условиях орошения и внесения больших доз удобрений уже сейчас обеспечивает получение урожая порядка 50—70 ц/га и более. С расширением орошаемых площадей перед физиологами, агрохимиками и растениеводами все большее значение приобретают такие вопросы, как разработка физиологических методов установления наиболее рационального поливного режима растений, изучение физиологических особенностей развития и роста пшеницы при оптимальном водоснабжении на разных этапах органогенеза, исследование потенциальной продуктивности разных сортов пшеницы и возможности ее реализации в условиях полива и внесения высоких доз удобрений, а также исследование морфофизиологической изменчивости сортовых признаков растения пшеницы в условиях поливной культуры.

ПРИЕМЫ УСТАНОВЛЕНИЯ ПОТРЕБНОСТИ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ В ПОЛИВАХ (СРОКИ, НОРМЫ, СПОСОБЫ ПОЛИВА)

Создание оптимальных условий для водообмена растений требует в первую очередь знания границ интервала доступной растениям влаги в почве, так как и недостаток и избыток влаги могут снизить урожай.

Знание оптимального уровня содержания влаги на каждом этапе органогенеза особенно важно для орошаемого земледелия, так как несвоевременный даже обильный полив часто не может восполнить тех потерь, которые приносит даже временный дефицит влажности, особенно если он наблюдается в период закладки колосков (на IV этапе органогенеза) или в «критический» период формирования пыльцы (на VI—VII этапах), или же, наконец, во время формирования и налива зерновок (X—XI этапы).

Крайне важно определить оптимальные сроки поливов, периоды, когда идут наиболее важные органообразовательные процессы, обеспечивающие реализацию потенциальной продуктивности сорта. Эти периоды обозначаются как «критические» по отношению к содержанию воды в почве.

Не менее важно определить, какова степень потребности растений в воде в эти периоды, для чего необходимо знать, сколько доступной воды имеется в это время в почве и сколько растения расходуют ее для формирования подземных органов и корневой системы. Следовательно, необходимо определить, каковы должны быть оптимальные нормы полива в конкретных условиях того или иного участка.

Наконец, очень важно определить, каким способом обеспечить растения водой, так чтобы она могла быть наиболее ра-

ционально использована растениями: напуском воды по каналам или дождеванием, так как известно, что хотя растения используют воду главным образом корнями, но какую-то часть воды они могут усваивать и через листья. К тому же дождевание повышает относительную влажность воздуха, снижает температуру листьев и улучшает водообмен растений. Но в то же время дождевание иногда может способствовать развитию грибных заболеваний листьев, уменьшать интенсивность процессов фотосинтеза, а в период налива зерна вызвать нежелательные явления «стекания» зерна.

Как видно даже из этого краткого перечня, орошаемое земледелие требует пристального внимания к выбору способов полива не только ирригаторами, но и физиологами растений.

Если к тому же учесть, что поливы могут и должны сочетаться с рациональным, дифференцированным на разных этапах органогенеза, внесением минеральных удобрений (подкормок), а также стимуляторов роста, а в некоторых случаях ретардантов, повышающих устойчивость растений к полеганию, то должно быть ясно, сколь многочисленны задачи, решение которых крайне необходимо для возделывания пшеницы в условиях орошаемого земледелия.

Режим орошения нужно рассчитывать с учетом требований растений так, чтобы поливная вода была полностью использована для формирования урожая. При этом затраты воды на единицу урожая зерна должны быть минимальны (Алпатьев и др., 1950; Костяков, 1951; Петин, 1957, 1959, 1962; Аскоценский, 1957; Льгов, 1960).

Однако важно выяснить, по каким признакам с наибольшей точностью устанавливать необходимость очередного полива растений и его величину. Ведь если проводить поливы слишком часто, то кроме нерационального использования воды произойдет еще и заплывание почвы, а в отдельных случаях даже заболачивание. В результате чрезмерных поливов резко ухудшается аэрация почвы, что отрицательно сказывается не только на росте корневой системы, но и развитии надземных органов (Израэльсон, 1956). При неупорядоченных поливах происходит процесс засоления почвы.

В то же время слишком редкие и недостаточные нормы полива часто приводят к завяданию растений, обезвоживание органов, ради урожая которых они возделываются.

Так как же определять наиболее оптимальные сроки, нормы и способы полива пшеницы? Исследователи по-разному подходили к решению этих задач. Одни определяли только влажность почвы, другие состояние растений и некоторые морфологические признаки, свидетельствующие о том, что растения испытывают дефицит влаги. Однако по этим внешним признакам не всегда удается установить состояние зачаточного колоса, колосков, цветков, пыльцы и потребность растений

в воде. За последние десятилетия было предложено еще несколько методов определения потребности растений в поливе, как, например, по влажности листьев, степени открытия устьиц, транспирационному коэффициенту, суммарному расходу воды на транспирацию, отнесенному к заданному урожаю с 1 га, по коэффициенту водопотребления, сосущей силе клеток и концентрации клеточного сока.

Наиболее надежными признаками потребности растений пшеницы в поливе еще до начала дефицита водообеспеченности тканей, а также отражающими наступление периодов формирования основных элементов структуры урожая оказались сосущая сила клеток, концентрация клеточного сока и определение этапов органогенеза. Все методы, основанные на определении этих показателей, отличаются простотой и доступностью. Определение сосущей силы и концентрации клеточного сока с помощью рефрактометра уже нашло широкое применение в орошаемом земледелии при установлении сроков полива (Петин, 1959).

Биологический метод контроля за прохождением этапов органогенеза в целях диагностирования сроков наступления критических этапов органогенеза пока еще разрабатывается применительно к сорту и конкретным условиям орошаемого земледелия. В зависимости от того, за счет каких элементов формируется структура урожая того или иного сорта, решается вопрос о сроках полива, обеспечивающих оптимальную влагообеспеченность растений. Так, например, если урожайность сорта зависит главным образом от степени продуктивной кустистости, то один из поливов должен быть в начале II этапа органогенеза (если предварительно не был дан влагозарядковый полив). Полив на II этапе органогенеза бывает необходим для озимой пшеницы ранней весной, если зимой повреждены конусы нарастания у осенних побегов и нужно вызвать раннее весеннее кущение, с тем чтобы побеги, появившиеся весной, успели завершить яровизацию.

Во всех случаях, когда урожайность данного сорта зависит от степени развития и числа колосков в колосе, очень важно приурочить один из поливов и подкормку к началу IV этапа органогенеза. Если продуктивность растений зависит от числа цветков и зерен, развивающихся в каждом колоске, крайне важно, чтобы был достаточный запас почвенной влаги на V—VI этапах органогенеза. И, наконец, когда сорт характеризуется высоким абсолютным весом семян, важно дать полив на X—XI этапах органогенеза.

Таким образом, на решающих этапах органогенеза растения должны быть обязательно обеспечены водой и питанием. Решить же вопрос о том, в какой степени они обеспечены водой, помогает определение сосущей силы и концентрации клеточного сока, которые являются универсальными физиологиче-

скими показателями состояния водного режима растений (Генкель, 1946, 1967; Гусев, 1967; Петин, 1955, 1959, 1962, 1966; Гарин, 1957; Льгов, 1960).

Использование физиологических показателей потребности растений в поливе в сочетании с морфофизиологическим анализом этапов органогенеза открывает широкие возможности для установления сроков полива и создания оптимального водного режима.

Регулирование водного режима заключается, как уже отмечалось, наряду с определением оптимальных сроков полива в выборе оптимальных норм полива (количества кубических метров воды на единицу площади в один полив) и оросительной нормы (общего расхода воды на гектар за весь поливной период).

Поливная норма ирригаторами определяется обычно по формуле А. Н. Костякова (1951). При этом необходимо иметь сведения о полевой влагоемкости почвы на данном участке, допустимом нижнем пределе, влажности почвы перед поливом и глубине увлажняемого слоя. Поливная норма определяется как разность запасов влаги между полевой влагоемкостью и фактической влажностью почвы (Петин, 1962).

Количество воды в кубических метрах, которое должно быть дано на гектар посевов за весь вегетационный период, или величина оросительной нормы M определяется уравнением А. Н. Костякова (1951) $M = E - P_0 - \Delta W + E_0$, где P_0 — количество осадков, поступающих в почву в течение вегетационного периода; E — общее водопотребление, определяемое по суммарной транспирации, E_0 — испарение с поверхности почвы за вегетационный период; ΔW — запасы влаги в почве, используемые растениями за весь вегетационный период; при этом $\Delta W = W_0 - W + k$, где W_0 — запас влаги в активном слое к началу вегетации растений, W — запас влаги в этом же слое к концу вегетационного периода и k — количество капиллярной влаги, поступающей в активный слой почвы от грунтовых вод.

Обычно поливная норма определяется по более простой формуле А. Н. Костякова (1960): $M = 100 H (A - r)$, где H — толщина активного слоя почво-грунта, в котором должен содержаться запас воды, доступный для растений и недоступный для питания грунтовых вод (в m^3), A — предельная влагоемкость (в %), r — содержание воды до полива.

Уменьшить потребность в воде, т. е. оросительную норму, можно, как это было показано нами раньше, путем повышения плодородия почвы, применением прогрессивных методов орошения (дождеванием) и агротехнических приемов, направленных на максимальное использование естественных ресурсов влаги, в том числе снегозадержанием, правильным выбором сроков сева, посевом засухоустойчивых сортов, наконец, при-

менением приемов, снижающих испарение почвы и растений (основная и предпосевная обработка почвы).

В заключение следует отметить, что мы не случайно ограничились сравнительно кратким изложением материалов, освещающих особенности водообмена у пшеницы. Нецелесообразно детально останавливаться на общих теоретических вопросах водообмена у растений, учитывая, что в томе III «Физиология сельскохозяйственных растений» опубликована обстоятельная статья Н. А. Гусева. Столь же неоправданным было бы стремление излагать подробно результаты многочисленных экспериментальных работ по физиологии орошаемой пшеницы, так как в последние годы вышли в свет монографии Н. С. Петинова (1959, 1962), Н. А. Гусева (1959), Т. Г. Льгова (1960), а также два сборника — «Биологические основы орошаемого земледелия» (1957 и 1966) и «Водный режим растений в засушливых районах СССР» (1960), в которых вопросам водообмена у пшеницы уделено значительное место. Нашей задачей было привлечь внимание физиологов и растениеводов к наиболее актуальным вопросам физиологии водообмена у пшеницы, а также оказать помощь в этой области специалистам сельского хозяйства, учитывая большие задачи, которые встают в связи с значительным расширением орошаемых посевных площадей.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев А. М. Уч. зап. Казанск. ун-та, 1941, 101, 1; Водный режим растений и влияние на него засухи. Казань, Татгосиздат, 1948; Проблемы ботаники, 1950, 1. Алексеев А. М., Гусев Н. А. Уч. зап. Казанск. ун-та, 1935, 95, 7; Физиология растений, 1955, 2, 3; Влияние минерального питания на водный режим растений. М., Изд-во АН СССР, 1957. Алпатьев А. М. Влагооборот культурных растений. Л., Гидрометеиздат, 1954. Алпатьев М., Орлов Н. А., Павленко В. А., Попов В. М., Рудич С. И., Спирина В. М., Яковлев С. А. Орошение сельскохозяйственных культур. Сельхозгиз, 1950. Андреенко С. С. Вестн. Моск. ун-та, сер. физ.-мат. и естеств. наук, 1956, 5, вып. 3; Биол. науки, 1967, 7. Андреенко С. С., Жданова Л. А. Вестн. Моск. ун-та, 1957, 2. Аникеев В. В. Уч. зап. ЛГПИ им. Герцена, 1959, 178; 1963, 249. Арланд А. Физиология растений, 1960, 7, 2. Аскоченский А. Н. В сб.: «Биологические основы орошаемого земледелия». М., Изд-во АН СССР, 1957. Благовещенский А. В. Дневник Всесоюзн. съезда ботаников в Ленинграде, Л., 1928. Богданов С. Изв. Киевск. ун-та, 1889. Бровцына В. Л. В сб.: «Орошение сельскохозяйственных культур в Центрально-Черноземной полосе РСФСР», М., Изд-во АН СССР, 1952. Вальтер О. А., Бровцына В. Л., Лебединцева Е. В. Тр. Лаборатории физиологии и биохимии растений АН СССР, 1934, 1. Васильев И. М. Изв. по опытному делу Дона и Сев. Кавказа, 1925, 7; Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1931, 27, 5; Соц. зерн. хоз-во, 1933, 1—2. Васильева Н. Г. Физиология растений, 1955, 2, 3; В сб.: «Биологические основы орошаемого земледелия». М., Изд-во АН СССР, 1957. Васильева Н. Г., Буркина З. С. Физиология растений, 1960, 7. Васина А. И. Тр. Всес. ин-та зернового хоз-ва, 1937, 7. Власюк П. А. В сб. «Биологические основы орошаемого земледелия». М., Изд-во АН СССР, 1957. Волков И. А. В сб. «Орошение сельскохозяйственных культур в Центрально-Черноземной полосе РСФСР». М.,

Изд-во АН СССР, 1952. Гальченко И. Н. Тр. Всесоюз. ин-та зернового хоз-ва, 1937, 7; Соц. зерн. хоз-во, 1937, 5. Гарин К. С. В сб. «Биологические основы орошаемого земледелия». М., Изд-во АН СССР, 1957. Генкель П. А. Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева, 1946, 5, 1; Бот. журн. 1949, 34, 5. Диагностика засухоустойчивости культурных растений и способы ее повышения (Методические указания). М., Изд-во АН СССР, 1956; Физиология сельскохозяйственных растений, 3, Изд-во МГУ, 1967. Генкель П. А., Андреева И. Н., Ермакова К. Г., Цветкова И. В. Изв. АН СССР, 1957, 4. Генкель П. А., Цветкова И. В. ДАН СССР, 1955, 74, 6. Грамматикати О. Г. В сб.: «Орошение сельскохозяйственных культур в Центрально-Черноземной полосе РСФСР». М., Изд-во АН СССР, 1952; Влагозарядковое орошение в степной зоне. Автореф. докт. дисс., 1964. Гребенников П. Е., Халилова Г. М. В сб.: «Морфогенез растений», Изд-во МГУ, 1961. Гусев Н. А. Некоторые закономерности водного режима растений. М., Изд-во АН СССР, 1959; Тезисы докл. на выездной сессии ОБН АН СССР. Казань, 1960; Физиология сельскохозяйственных растений, 3, Изд-во МГУ, 1967. Демалон А. Рост и развитие культурных растений. М., Гос. изд-во с.-х. литературы, 1961. Дмитренко В. П., Кекух А. М., Чекина Т. А. Вопросы агроклиматологии, 65. Л., Гидрометеиздат, 1967. Долгов С. И. В сб.: «Биологические основы орошаемого земледелия». М., Изд-во АН СССР, 1957. Зайцев К. Н. Докл. ВАСХНИЛ, 1940, 19. Зайцева М. Т. Физиология растений, 1961, 8, 3. Здрилько А. Ф. Развитие сортов яровой пшеницы в условиях орошения на юге СССР. Автореф. канд. дисс. Харьков, 1955. Зуев Л. А. В сб.: «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961. Израэльсон О. У. Теория и практика ирригации. М., ИЛ, 1956. Клешнин А. Ф., Шульгин И. А., Боковая М. М. Тезисы докл. конф. по физиологии устойчивости растений. М., Изд-во АН СССР, 1959. Кокин А. Я. Изв. Гл. бот. сада СССР, 1928, 27, 4. Кокина С. И. В сб. «Проблемы растениеводческого освоения пустынь», 1925, 4. Колосов И. И. Физиология растений, 1956, 3, 2; Поглощительная деятельность корневых систем растений. М., Изд-во АН СССР, 1962. Константинов А. Р. В сб. «Биологические основы орошаемого земледелия». М., «Наука», 1966. Конторщиков А. С., Еремина К. А. Тр. ЦИП. М., Гидрометеиздат, 1963, 131. Костяков А. Н. Основы мелиорации. М., Сельхозгиз, 1951. Кравцова Б. Е. Вестн. с.-х. науки, 1957, 4; Докл. ВАСХНИЛ, 1957, 6. Красовская И. В. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, сер. 3, 1935. Кружилин А. С. Биологические особенности орошаемых культур. М., Сельхозгиз, 1954. Кукса И. Н. Сов. агрономия, 1939, 8. Куперман Ф. М. Наука и передовой опыт в сельском хозяйстве. 1958, 10; Закономерности индивидуального развития растений в зависимости от условий внешней среды. Изд-во МГУ, 1962. Лебедев А. Ф. Почвенные и грунтовые воды. М.—Л., 1936. Львов Г. К. Орошение сельскохозяйственных культур в предгорьях центральной части Сев. Кавказа. Нальчик, 1960. Максимов Н. А. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 1929, 22, 1; Максимов Н. А. Тимирязевские чтения, 4, М., Изд-во АН СССР, 1944; Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, т. 1; Водный режим и засухоустойчивость растений. Изд-во АН СССР, 1952. Миллер М. С. Уч. зап. ЛГПИ, 1955, 109. Михаэлис Э. Транспирация яровой пшеницы в связи с минеральным питанием в разные стадии развития. Автореф. канд. дисс. 1964. Мичурин И. В. Избр. соч. М., Сельхозгиз, 1948. Новиков В. А. Журн. опытно-агрономии Юго-Востока, 1931, 9, 2; Уч. зап. Ленинградск. с.-х. ин-та, 1956, 11. Овечкин С. К. Научн. зап. Украинск. н.-и. ин-та соц. земледелия, 1950, 1, 2; ДАН, СССР, 1951, 80, 6. Орловский Н. В., Афанасьева А. Л. Корневые системы культурных и диких растений в каштановой зоне (в связи с влиянием орошения). Уральск. с.-х. опытно-станция, 2. 1929. Петербургский А. В. Корневое питание растений. М., Сельхозгиз, 1957. Петитов Н. С. Физиология растений, 1954, 1, 1; Научн. тр. отд. с.-х. наук АН УССР, Киев, 1955; Физиология

орошаемой пшеницы. М., Изд-во АН СССР, 1959; Тимирязевские чтения, 14. М., Изд-во АН СССР, 1962; в сб. «Биологические основы орошаемого земледелия». М., Изд-во АН СССР, 1966. Петин Н. С., Прусакова Л. Д. В сб. «Орошение сельскохозяйственных культур в Центрально-Черноземной полосе РСФСР», 2. М., Изд-во АН СССР, 1956. Петин Н. С., Бровцына В. Л., Прусакова Л. Д. В сб. «Орошение сельскохозяйственных культур в Центрально-Черноземной полосе РСФСР», 1. М., Изд-во АН СССР, 1952. Петин Н. С., Самиев Х. Физиология растений, 1958, 5, 6. Повзик М. И. Влагообеспеченность и продуктивность озимой пшеницы в связи со сроками посева в условиях Днепропетровской области. Харьков, 1966. Пономарев Б. П. Тр. ЦИП, 1963, 131. Потапов Н. Г. ДАН СССР, 1955, 105, 3. Физиология сельскохозяйственных растений, 2, Изд-во МГУ, 1967. Пронин М. Е. Земледелие, 1961, 2. Прянишников Д. Н. Избр. соч., 1. М., Изд-во АН СССР, 1951. Рассел М. Б. Почвенные условия и рост растений, М., ИЛ., 1955. Ратнер И. И. Тимирязевские чтения, 16. М., Изд-во АН СССР, 1958. Рихтер А. А., Дворецкая Е. И. Журн. опыты агрономии Юго-Востока, 1930, 8. Роде А. А. Почвенная влага. М., Изд-во АН СССР, 1952. Ромистров В. А. Журн. опыты агрономии, 1907, 8, 5. Рубин Б. А. Физиология растений, М., «Советская наука», 1954; Физиология растений, М., «Высшая школа», 1961. Сабинин Д. А. Тимирязевские чтения, 9. М., Изд-во АН СССР, 1949; Физиологические основы питания растений, М., Изд-во АН СССР, 1955. Самойлов О. Я. Структура водных растворов электролитов и гидратация ионов. М., Изд-во АН СССР, 1957. Сент-Дьерди А. Биоэнергетика. М., Физматгиз, 1960. Семенов О. Г. В сб. «Экспериментальный морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1963. Сказкин Ф. Д. Тимирязевские чтения, 21. М., Изд-во АН СССР, 1961. Толмачев И. М. Дневн. Всеросс. съезда ботаников в Ленинграде. 1928. Тринчер К. С. Биология и информация. Элементы биологической термодинамики. М., «Наука», 1964. Трубецкова О. М. Булл. МОИП, отд. биол., 1938, 47, 2. Туева О. Ф. Делег. съезд Всесоюз. бот. об-ва. Тезисы докл., 2. Секция физиологии растений, 1957. Удольская Н. Л. Засухоустойчивость сортов яровой пшеницы. Омгиз, 1936. Уланова Е. С., Рымар А. Л. Тр. Центр. ин-та прогнозов. Л., Гидрометеонздат, 1963, 131. Фролов В. А. Сб. н.-и. работ Челябинской обл. с.-х. опыты. станции, 1939, 1, 1, 2. Шако Д. И. В сб. «Биологические основы орошаемого земледелия» М., Изд-во АН СССР, 1957. Якушкин И. В. Растениеводство. М., Сельхозгиз, 1953. Argland A. Archiv für Landwirtschaft (Abt. A. Pflanzenbau), 1929, 1; Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1929, 47. Archiv für Landwirtschaft (Abt. A. Pflanzenbau), 1931, 7; Zeitschrift für Pflanzenernahrung, Dungung und Bodenkunde, 1933, 28; Fiebernde Pflanzenmehr Brot? Berlin Akad. Verlag, 1953; Ein Beitrag zur Anwelkmethode Zeitungsber. Dtsch. Akad. Landwirtschaft., 1956. Coic V. Ann. de Physiol. veget., Paris, 1959, 4; Progressive wheat production. Geneva, 1960. Dittmer M. J. Amer. J. Bot., 1937, 24. Dionigi. Atti del Conveyno sulla concimazione azotata. Bari, 1957. Draghetti A. L'Italia agricola, 1959, 9. Drezgić P., Jevtić C. Савремена пољопривреда, Novu Cadi, 1960, 10. Kopetz L. M. Die Kultur des Weizens Progr. Geneva, 1960. Костић М. Исхрана пшенице азотом под условима ниских температура. 1963. Leather J. W. Mem. Dep. Agric. India, 1910—1911, 1, 8, 10. Mothes K. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1928, 46, 1. Rohlig. Untersuchungen zur Transpirationsintensität der Weizenpflanze unter besonderer Berücksichtigung der Sortenfrage. Diss. Univ. Leipzig, 1956. Slavik B. K dynamice vodniho deficitu roslin, Preslia, 1955, 27, 2. Slatyer R. O. Austral. J. Biol. Sci., 1957, 10, 3. Spaldon E., Andrašćik Agronomica faculta, 1961, 5. Bratislava. Walter H. Ann. Rev. Plant Physiol., 1955, 6. Zwickler R. Wiss. Zschr. dem. Karl-Marx-Universität. Leipzig — Reihe, 1954, 6; Ein Beitrag zu den physiologischen Grundlagen der «Anwelkmethode». Berlin, 1955; Zschr. Acker und Pflanzenbau, 1956, 101, 4; Wissensch. Zeitschrift der K. Marx Univ., 1964, 4.

Растение — аутоτροφный организм, оно строит свое тело из неорганических веществ — CO_2 , O_2 , H_2O и минеральных солей, процесс поглощения, превращения и усвоения которых обычно и называют минеральным питанием растений. Некоторые ученые применяют термин «корневое питание» вместо термина «минеральное питание». После того как стало известно, что минеральные элементы — непосредственные участники процессов дыхания и фотосинтеза и, кроме того, являются структурными элементами ферментных систем и их кофакторами, становится ясной и условность выделения минерального питания в особый раздел. Однако деление физиологии растений на разделы — фотосинтез, дыхание, рост и развитие, водный обмен и минеральное питание — так сильно укоренилось, что мы не сочли возможным ставить вопрос о пересмотре самого понятия «минеральное питание».

Сущность питания растений, в том числе и пшеницы, была выяснена еще в прошлом столетии такими крупными учеными, как Ж. Буссенго, Ю. Либих, К. А. Тимирязев. В противовес господствующей в то время гумусовой теории питания была выдвинута и обоснована теория аутоτροφного, или минерального, питания растений.

Во многих странах мира в водных, а затем в стерильных культурах было показано, что при полном отсутствии в питательной среде органического вещества и микроорганизмов растение способно строить свое тело из углекислоты, воды и минеральных солей. Результаты этих исследований — веские аргументы аутоτροφности питания растений. Однако в опытах со стерильными культурами было установлено, что наряду с минеральными солями корневая система растений может использовать в качестве источников питания органические соединения фосфора, азота и даже такие сложные образования, как растворимые белки. Данные этих опытов свидетельствовали о возможности гетеротрофного питания растений, кото-

рое, казалось, противоречило общепринятому представлению об аутотрофном характере питания. Длительное время использование органических соединений внешней среды растением объясняли расщеплением их ферментами, выделяемыми корнями. Лишь в последние годы показано, что в корни могут проникать сложные органические молекулы, даже такие, как рибонуклеаза. Кроме того, установлено, что изолированные корни могут существовать десятки лет, используя для новообразования протоплазмы новых клеток органическое вещество и минеральные элементы внешней среды. Следовательно, пока нельзя делать однозначного заключения о типе питания пшеницы в полевых условиях. Корень — гетеротрофный орган; необходимая для его деятельности энергия освобождается из органического вещества, притекающего из листьев или поглощаемого из внешней среды.

Несомненно, что в эволюции растительного организма гетеротрофный тип питания заменился более совершенным — аутотрофным. Однако при этом все растительные клетки сохранили способность к гетеротрофному типу питания.

Следовательно, корневая система пшеницы способна поглощать и усваивать все неядовитые органические и неорганические соединения микро- и макроэлементов. В полевых условиях пшеница питается главным образом минеральными элементами. Это не исключает возможности поглощения корнями каких-либо органических молекул.

В определенных условиях при недостатке минеральных элементов и избытке органических соединений вполне возможно преобладание гетеротрофного типа питания.

Большое количество видов пшеницы, вовлеченных в культуру, обусловило создание исключительно большого разнообразия сортов, используемых в сельскохозяйственном производстве. Культивируемые пшеницы различаются по морфолого-анатомическим признакам, длительности жизни, требованиям к световому, температурному, водному и питательному режиму. Поэтому можно и нужно говорить о минеральном питании определенного сорта пшеницы. Однако сортовые различия минерального питания не исключают наличия общих черт, свойственных как мягким, так и твердым, яровым и озимым пшеницам.

В данном обзоре мы сосредоточим внимание на освещении общих закономерностей минерального питания пшеницы. Всеобщий интерес к данной культуре обусловил публикацию огромного материала о минеральном питании пшеницы, обобщение и изложение которого — трудно выполнимая задача. Поэтому в обзоре использована в основном отечественная литература, а зарубежная привлекалась лишь в подтверждение универсальности высказанного положения.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ПШЕНИЦЫ

Несмотря на то, что пшеница возделывается на самых различных почвах — это наиболее требовательная культура к почвенному плодородию из всех злаков. Пшеница хорошо растет на черноземах, каштановых и темно-каштановых почвах без применения удобрений. На подзолистых почвах с благоприятным водным режимом хороший урожай зерна можно получить при соответствующих мероприятиях, в частности применении удобрений. Многие исследователи чисто умозрительно или на основании наблюдений пытались ответить на вопрос: чем питаются растения, из каких веществ они строят свое тело? Мы не будем останавливаться на всех этапах развития представлений о питании растений. Укажем лишь, что почти до середины прошлого века в агрономической науке господствовало твердое убеждение, что растения питаются органическим веществом почвы — гумусом.

Успехи химии XIX в. открыли возможность решения этого вопроса экспериментальным путем. Либих (1940) четко и ясно сформулировал, что растение является аутоτροφным организмом. На основании химического анализа растений он установил, какие элементы и в каком количестве использует растение. Однако этот путь решения важного принципиального вопроса оказался порочным. В любом растении, в том числе и в пшенице, можно обнаружить все элементы, находящиеся в среде, окружающей корневую систему. Физиологами уже давно было установлено, что далеко не все содержащиеся в растении элементы необходимы для роста. В первой половине XIX в. было показано, что из всех элементов, обнаруженных в растении, необходимы всего лишь десять: С, О, Н, N, P, S, K, Ca, Mg и Fe. Значительно позднее было выяснено, что кроме того абсолютно необходимыми являются элементы Mn, B, Cu, Zn, Co, Mo, требующиеся растениям в ничтожных количествах и поэтому названные микроэлементами. В отношении потребности в необходимых элементах пшеница ничем не отличается от других растений. Для ее нормального роста и развития требуются те же макро- и микроэлементы, из них лишь углерод и часть кислорода она получает через листья в виде CO_2 , остальные элементы — через корневую систему. Следовательно, под корневым питанием следует понимать поглощение, превращение и транспорт воды и минеральных элементов. Однако несмотря на общность и взаимозависимость поглощения и превращения воды и минеральных элементов, водный режим рассматривается самостоятельно. Поэтому в обзоре будут обобщены данные по поглощению, превращению и накоплению минеральных элементов в пшенице.

Вопрос о количестве минеральных элементов, необходимых

для роста, развития и формирования урожая пшеницы, представляет исключительный интерес. Имеется много данных, полученных при помощи вегетационного метода в водных и песчаных культурах. Исследователи располагают возможностью точного учета суммарного количества веществ, поглощенных пшеницей, и распределения их по отдельным органам растений. Однако при выращивании пшеницы в вегетационном сосуде корневая система каждого растения занимает незначительный объем по сравнению с полевой культурой. При этом питание пшеницы осуществляется из растворов большей концентрации, чем почвенный. Естественно, что в полевых условиях соотношение в развитии надземных органов и корневой системы иное, чем у растений, выращенных в вегетационных сосудах. Поэтому для изучения некоторых вопросов минерального питания пшеницы можно пользоваться только результатами полевых опытов. В то же время выяснение некоторых очень важных вопросов питания пшеницы возможно только в водных культурах.

ВЫНОС МИНЕРАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ПШЕНИЦЕЙ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ

Степень выноса отдельных минеральных веществ пшеницей коррелирует с потребностью в них растений и содержанием минеральных элементов в различных почвах. Многие необходимые растениям элементы во всех почвах содержатся в большом количестве. Даже при очень длительной культуре растения не ощущают недостатка в этих элементах, а внесение их в качестве удобрений не дает никакого эффекта. Однако почти на всех почвах получение высокого урожая пшеницы лимитируется недостатком азота и довольно часто фосфора и калия. Угнетенное состояние растений от недостатка других элементов в почвах обнаружено лишь для определенных культур в специфических почвенно-климатических условиях. На торфянистых почвах остро ощущается недостаток меди, свекла сильно страдает от недостатка бора, бобовые — молибдена, тунг — цинка и т. д.

В литературе по минеральному питанию пшеницы преобладают работы, посвященные изучению азотного, фосфорного и калийного питания. Пшеница очень требовательна к плодородию почвы, за вегетационный период при хорошем урожае она использует из почвы приблизительно 125 кг N, 76 кг P₂O₅, 150 кг K₂O и 61 кг CaO. Высокие требования пшеницы к плодородию почвы определяются не только имеющимися в ней запасами питательных веществ, но и своеобразием ее структуры, свойств и климатическими условиями.

ОБ УРОВНЕ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Пшеница не предъявляет специфических требований к составу питательной среды по сравнению с другими культурными растениями. В опытах Т. Т. Демиденко (1940) установлено, что самая благоприятная концентрация азота для роста и урожая пшеницы в водной культуре — 21 мг на 1 л раствора в виде соли $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ или NaNO_3 . Дальнейшее повышение концентрации ухудшает рост и снижает урожай зерна. При увеличении концентрации в 10 раз урожай общей массы и зерна уменьшается приблизительно в два раза. На подзолистых почвах урожай пшеницы повышается с увеличением дозы азота от 0,1 до 0,3 г на 1 кг почвы. Более высокие дозы азота снижают прирост органической массы и урожай зерна. В то же время значительное повышение концентрации фосфатов в питательном растворе не оказывает депрессивного действия на рост пшеницы. Т. Н. Грушевская (1964) в вегетационном опыте вносила в сосуды с 3 кг дерново-подзолистой почвы 1,4, 16, 32 и 64 г P_2O_5 . В первый год лишь последние две дозы фосфора резко снизили урожай пшеницы. Однако на третий год самый высокий урожай зерна пшеницы был получен при дозировке фосфора, в сотни раз превышающей рекомендуемые, а тем более концентрацию фосфатов даже в самых плодородных почвах. При значительном повышении концентрации калия в стандартных питательных растворах, по данным Ф. К. Воробьева и Н. В. Мосолова (1934), белковость зерна падает. Т. Т. Демиденко и В. П. Попов (1937) считают, что отсутствие калия на первых этапах жизни пшеницы не отражается на урожае зерна. Следовательно, высокие требования пшеницы к плодородию почвы не определяются исходной концентрацией азота, фосфора и калия во внешней среде.

Нелегким оказался вопрос о количестве затрачиваемых пшеницей минеральных элементов на создание определенного урожая. В полевых опытах обычно учитывают урожай соломы и зерна. Определенную часть создаваемого растением органического вещества — засыхающие и опадающие в процессе вегетации листья, корневая система — обычно не принимают во внимание. Основная причина — технические трудности учета веса и размеров корневой системы. Исключительная трудоемкость методов учета корневой системы в полевых условиях привела к тому, что при исследовании затраты питательных веществ на создание урожая ограничиваются учетом веса надземных органов и содержания минеральных веществ в них. Экспериментальные данные по выносу минеральных элементов надземными органами пшеницы свидетельствуют лишь о количестве отчуждаемых с поля веществ. Располагая данными о корневой системе пшеницы в различных

почвенно-климатических условиях и ее химическом составе, можно получить более точные сведения о затрате минеральных веществ пшеницей.

С признанием минеральной теории питания растений Либиха вынос питательных веществ растением широко использовался для разработки системы удобрений, расчета доз удобрений. Однако теория обязательного возврата всех отчуждаемых с поля с урожаем минеральных элементов как средства повышения и поддержания плодородия почвы оказалась несостоятельной. Многие исследователи отмечали, что величина выноса минеральных элементов надземными органами пшеницы значительно колеблется под влиянием почвенных, погодных условий и агротехники. П. Г. Найдин (1963) считает, что если бы и можно было выяснить действительную величину расхода питательных веществ на создание урожая зерна пшеницы, то это не позволит надежно и обоснованно рассчитать формы и нормы удобрений.

Несмотря на все сказанное, во многих странах мира довольно обстоятельно изучается вынос питательных веществ пшеницей яровой и озимой, разными сортами при различных условиях агротехники. Полученные данные обобщаются, приводятся в учебниках для характеристики минерального питания пшеницы и обоснования системы удобрений.

Приведенные в табл. 70 данные о выносе минеральных веществ пшеницей получены в различных почвенно-климатических условиях для разных сортов пшеницы. Как уже отмечалось, нет прямой зависимости между выносом минеральных веществ и урожаем зерна. Поэтому естественны большие различия в затрате минеральных элементов на образование 1 ц зерна. Тем не менее П. Г. Найдин (1963) считал возможным обобщить литературный материал и сделать заключение, что при урожае озимой пшеницы 25 ц/га надземные органы содержат 90 кг N, 30 кг P₂O₅ и 60—75 кг K₂O, или в пересчете на 1 ц зерна — 3,6 кг N, 1,2 кг P₂O₅ и 2—3 кг K₂O. Большой интерес представляют показатели выноса минеральных веществ в различных почвенных условиях при одинаковом урожае зерна (табл. 71).

Приведенные в табл. 71 данные свидетельствуют о том, что в различных почвенно-климатических условиях пшеница тратит на создание 1 ц зерна одинаковое количество азота, величина которого точно соответствует рассчитанной П. Г. Найдиным; в то же время в количестве затраченного фосфора и калия на 1 ц зерна заметна большая разница. В использовании азота выявляется определенная закономерность: чем выше урожай зерна, тем рациональней трата поглощенного азота. При урожае зерна яровой пшеницы 3,8 ц/га на 1 ц зерна расходуется 8,3 кг азота, а при урожае 40 ц/га лишь 3,5 кг. Процентное содержание азота, фосфора и

Вынос питательных веществ надземными органами пшеницы за вегетационный период

Пшеница	Урожай зерна, ц/га	Вынос веществ, кг/га			Затраты на 1 ц зерна			Литературный источник
		N	P ₂ O ₅	K ₂ O	N	P ₂ O ₅	K ₂ O	
Зерновые хлеба . . .	25—30	85—100	30—40	60—90	3,4—3,3	1,2—1,3	2,4—3,0	Прянишников, 1945
Озимая	32	125	70	150	3,9	2,2	4,7	Максимов, 1948
Яровая	32	138	64	195	4,4	2,0	6,1	
Озимая	25,9	99	36	62	3,8	1,4	2,4	Найдин, 1963
Яровая	35,1	110	31	83	3,1	0,9	2,4	
Озимая	35,1	86	36	82	2,4	1,0	2,2	Музычкин, 1960
Яровая	27,0	149	40	114	5,5	1,5	4,2	
Озимая	32,0	177	37	113	5,5	1,2	3,5	Кияк, 1957
Яровая	18	65	28	54	3,6	1,6	3,0	
Яровая	14,6	71	20	33	4,8	1,1	2,3	Вогау, Малышев, 1935
Озимая	25,0	116	38	68	4,6	1,5	2,7	Пейве, Петербургский, 1964
Озимая	28,8	88	18	90	3,0	0,6	3,1	Морозова, 1966
Озимая	29,4	137	79	157	4,7	2,7	5,3	Vincent, 1930

Таблица 71

Вынос питательных веществ яровой пшеницей, выращенной на различных почвах при урожае зерна 40 ц/га (по Найдину, 1963)

Почва	Вынос, кг/га			Затраты на 1 ц зерна		
	N	P ₂ O ₅	K ₂ O	N	P ₂ O ₅	K ₂ O
Выщелочный чернозем	142,0	40,7	105,1	3,6	1,0	2,6
Дерново-подзолистый суглинок . .	140,3	68,6	77,0	3,5	1,7	1,9

калия в зерне не так сильно меняется, как вынос питательных веществ (в килограммах на 1 га посева). Различия в выносе питательных веществ довольно часто связаны с изменением отношения соломы к зерну, которое в благоприятных условиях выражается величиной от 1,5 до 2. При низком урожае эта величина может достигнуть 10, и затрата питательных веществ на 1 ц зерна сильно возрастает.

Весь приведенный материал свидетельствует о том, что больше всего пшеница потребляет азота, затем калия и меньше всего фосфора. Различия в потребности веществ были бы еще ярче и наглядней, если бы содержание и вынос веществ были выражены в одной форме. На самом деле, содержание азота в растении, почве и удобрении, в какой бы он форме ни находился, пересчитывают на молекулярный азот N. В то время как данные по содержанию фосфора приводят в виде P₂O₅, соединения которого нет ни в растениях, ни в почве, а калий рассчитывают в виде окисла K₂O, хотя поступает он в растение в виде иона K. Неизвестно, почему при анализе растений, почвы, учете действующего начала в удобрении расчеты ведут на N, P₂O₅ и K₂O. По нашему мнению, правильной было бы рассчитывать на N, P и K. Но в мировой литературе приняты эти единицы расчета, поэтому в обзоре мы оставили их неизменными.

ПЕРИОДИЧНОСТЬ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

На основании многочисленных вегетационных и полевых опытов, химического анализа растений многие исследователи приходили к заключению о существовании периодичности в питании пшеницы. Высказывались предположения, что каждому этапу в развитии пшеницы соответствуют строго определенные требования к минеральному питанию. Вопрос о потребности растений в различные периоды жизни вначале пытались решить на основании данных по выносу минеральных элементов в различные периоды жизни. Другой путь для выяснения периодичности питания заключался в том, что

растения получали или полностью лишались какого-либо минерального элемента в определенный период жизни. Критерием потребности пшеницы в изучаемом элементе была величина урожая. Для оценки периодичности питания весь цикл жизни пшеницы делили на фазы или этапы. При этом исследователи пользовались различными критериями. Самое раннее и сохранившееся до сих пор деление на фенологические фазы развития основано на внешних, легко учитываемых морфологических изменениях, связанных с возникновением новых органов. Огромный экспериментальный материал по динамике накопления минеральных веществ, особенно в полевых опытах, обычно приводится для следующих фаз развития пшеницы: проростков, кушения, стеблевания, колошения, цветения, молочной и полной, или восковой, спелости. С 30-х годов многие исследователи периодичность минерального питания рассматривали в свете теории стадийного развития (Кукса, 1937; Аболина, 1949; Гребенников, 1948). Ф. М. Курперман с сотрудниками (1956) весь цикл жизни семенных растений, в частности и пшеницы, рассматривает на протяжении основных 12 этапов органогенеза, положив в основу этого деления этапы формирования органов. Первые два этапа относятся к периоду формирования стебля, листьев и корней; следующие шесть этапов характеризуют формирование генеративных органов, последние три этапа относятся к органогенезу зерновки пшеницы.

Таблица 72

Вынос питательных веществ в различные фазы развития пшеницы
(в кг/га) (по Найдину, 1963)

Фазы развития	Без удобрения			Урожай массы, ц/га	Внесено удобрение			Урожай массы, ц/га
	N	P ₂ O ₅	K ₂ O		N	P ₂ O ₅	K ₂ O	
Озимая пшеница								
Кушение	14,7	12,1	12,8	12,9	16,3	16,7	16,1	15,6
Трубкавание	39,4	21,6	32,2	26,7	45,4	27,6	33,6	28,2
Цветение	76,7	44,6	63,4	40,1	76,9	51,9	84,2	48,4
Молочная спелость	94,8	45,2	79,5	53,6	102,8	48,6	84,4	66,4
Полная спелость .	93,1	38,8	75,5	39,8 ± 22,1 (соло- (зер- ма) но)	98,2	47,4	82,8	52,4 ± 23,8 (соло- (зер- ма) но)
Яровая пшеница								
Кушение	10,0	2,0	11,5	—	110,0	4,0	13,0	—
Колошение	52,0	11,8	40,4	—	56,0	16,0	115,0	—
Молочная спелость	53,2	12,9	41,3	—	74,0	24,2	111,0	—
Полная спелость .	66,6	20,4	57,0	—	88,8	31,5	72,0	—

Длительное время о периодичности питания судили по динамике выноса минеральных веществ надземными органами. Накоплен огромный экспериментальный материал по выносу питательных веществ пшеницы в разные сроки развития (табл. 72).

Данные по выносу минеральных элементов свидетельствуют о том, что озимая пшеница накапливает минеральные элементы до фазы молочной спелости, при этом особенно интенсивно они поглощаются в период от кушения до молочной спелости (табл. 73).

Таблица 73

Прирост сухого вещества, золы и азота (в % от максимального количества) у яровой пшеницы на разных фазах развития

Прирост	Кушение	Стеблевание	Выход в трубку	Цветение	Спелость		
					молочная	восковая	полная
Сухого вещества	6	21	48	77	100	97	94
Золы	16	46	80	98	92	100	89
Азота	15	47	85	98	100	93	80

Из приведенных данных хорошо видна разница в характере накопления органического вещества и минеральных элементов. В связи с этим процентное содержание зольных элементов и азота резко падает по мере старения растений.

Б. А. Чижов (1939) рассчитал расход питательных веществ (в мг) на образование 1 г органического вещества яровой пшеницы в разные фазы развития.

	N	P ₂ O ₅	K ₂ O
Кушение	47	9	54
Трубкавание	39	8	42
Молочная спелость . . .	17	6	16
Восковая спелость . . .	14	6	12

Эти данные полностью согласуются с приведенными выше результатами динамики процентного содержания золы и азота в надземных органах.

Однако из всего имеющегося материала по выносу питательных веществ по фазам роста пшеницы невозможно выяснить значение каждого элемента на разных этапах жизни. Поэтому для выяснения основных вопросов периодичности питания пшеницы решающее значение имели вегетационные опыты, главным образом водные культуры.

Стимулом к широкой постановке опытов по периодичности питания пшеницы послужили работы Герике (Gericke, 1925), в которых автор установил, что при выращивании пше-

ницы на полной питательной смеси в течение 6 недель исключение фосфора, калия, магния и серы не отражается на конечном урожае, в то время как без азота, кальция и железа прирост органического вещества резко падает. Из работы следовало, что некоторые элементы требуются растению лишь на самом раннем этапе развития. Эти данные совершенно не согласовались с результатами динамики выноса питательных веществ пшеницей. Поэтому исследователи начинают изучать периодичность питания в водных культурах у злаков (Домонтович, 1928), ячменя (Туева, 1929), овса (Евсеев, 1935), пшеницы (Стрельникова, 1937; Демиденко, Попов, 1937). Вегетационными опытами в почвенной и водной культуре с яровой пшеницей установлено, что она нуждается в фосфорном питании до колошения, в калии — до цветения и в азоте — до молочной спелости.

С. К. Овечкин (1940), исключая из питательного раствора через определенные периоды времени фосфор или азот, проводил тщательные наблюдения за реакцией растений, изменением структуры урожая. С. К. Овечкин (1940) полностью подтверждает сделанные раньше выводы (Brenchley, 1929; Эйдельман, 1937; Евсева, 1935; Стрельникова, 1937; Демиденко, 1938; Ермолаева, 1938) о потребности пшеницы и других злаков в фосфоре только в первые 4—5 недель после всходов. Несколько позднее это положение было подтверждено Т. Т. Демиденко и Н. М. Рухляковой (1944), Б. А. Чижевским (1946), В. М. Клечковским и Д. Богаевым (1949). Нарушение азотного питания с начала развития до последней декады дает отрицательные результаты. С. К. Овечкин делает заключение о большой отзывчивости и потребности пшеницы в трех основных элементах минерального питания на световой стадии развития пшеницы. К такому же заключению приходит Н. К. Березницкая (1941) и С. М. Канцельсон (1940).

Результаты опытов в водных культурах с исключением из питательной смеси отдельных минеральных элементов довольно часто оказывались в противоречии с данными полевых опытов по накоплению и выносу питательных веществ по фазам развития пшеницы. Поэтому не случайно А. В. Соколов (1939) пишет о необходимости осторожного использования результатов опытов в водных культурах для выводов о потребности растений в фосфоре в онтогенезе.

Высокая потребность пшеницы на первых этапах роста в фосфоре сейчас уже не вызывает сомнения. На этой основе разработан прием внесения гранулированного суперфосфата вместе с семенами или же в непосредственной близости к ним. Получено много данных, свидетельствующих о положительном действии фосфора, внесенного после колошения пшеницы. Н. С. Авдонин (1939) сообщил, что исключение фосфора из питательной смеси после колошения снижает урожай

зерна до 67,3% по сравнению с контролем. Следовательно, накопление и использование азота, фосфора и калия надземными органами растений происходит у пшеницы до фазы молочной спелости. В опытах исследователей, которые переносили растения через 4—6 недель после начала прорастания на раствор без фосфора и не получали снижения урожая, формирование структур урожая осуществлялось за счет того фосфора, который был накоплен в корневой системе. Еще М. К. Домонтович (1928) показал, что при исключении фосфора из питательной среды его содержание в пасоке поддерживается на прежнем уровне. Снабжение надземных органов растения фосфором, а возможно и некоторыми другими элементами, зависит не только от возрастного состояния организма, но и от условий предшествующего питания (Гуева, 1966). Пшеница, выращенная при низком содержании фосфора во внешней среде, не сможет запасти его в корневой системе в достаточном количестве, и при исключении фосфора из среды неизбежно снижение урожая зерна. Возможно, что при исключении элементов из питательной среды или их внесении на определенном этапе развития возникает довольно сложная реакция растений. Для понимания периодичности питания пшеницы необходимо исследовать влияние минеральных элементов на корневую систему и ее функции, коэффициент общего и продуктивного кущения, на количество листьев на главном побеге и побегах кущения, на структуру колоса (число колосков, цветков и зерен, вес зерна), его качество, на темп роста и развития.

О СТРУКТУРЕ УРОЖАЯ ПШЕНИЦЫ

Длительное время при исследовании действия на пшеницу минеральных элементов ограничивались лишь учетом конечного урожая зерна и соломы. Однако уже давно установлено, что при одинаковом урожае структура его может быть различной. В полевых условиях решающая величина, которая определяет урожай,— количество растений на единицу площади. Вторая определяющая величина — количество продуктивных колосьев (коэффициент продуктивного кущения). Большое значение в создании урожая имеет число колосков в колосе, зерен в нем и, наконец, абсолютный вес одного зерна. При расчете биологического урожая используют только эти показатели:

$$\frac{a \cdot b \cdot c \cdot d}{100\ 000\ 000} = x,$$

где a — количество растений на гектар; b — коэффициент продуктивного кущения; c — количество зерен в колосе; d — вес

одного зерна (обычно пользуются весом 1000 зерен в г);
 x — урожай в ц/га.

На 1 га обычно высевают (в зависимости от климатических условий) от 4 до 6 млн. зерен. Следовательно, 5 млн. всходов на 1 га — это реальная величина. Площадь питания для одного растения при этом также вполне приемлема — 20 см². Коэффициент кущения озимой пшеницы можно принять равный двум. Количество зерен в колосе озимой пшеницы разных сортов колеблется в пределах от 15 до 35; примем его равным 25. Вес 1 тыс. зерен пшеницы сильно варьирует (от 20 до 45 г), возьмем среднюю величину — 30 г. При использовании этих реальных показателей теоретически рассчитанный урожай должен быть равен

$$\frac{a \cdot b \cdot c \cdot d}{100\ 000\ 000} = \frac{5\ 000\ 000 \cdot 2 \cdot 25 \cdot 30}{100\ 000\ 000} = 75 \text{ ц/га.}$$

Таким образом, урожай озимой пшеницы при средних совершенно реальных показателях элементов структуры урожая должен быть не менее 75 ц/га. Однако такие урожаи пока еще редки. Обычно при самых благоприятных условиях и высоком уровне агротехники урожай пшеницы в широкой производственной практике втрое и вчетверо меньше рассчитанного.

Решающее значение имеет густота стояния растений. В большинстве районов страны (за исключением сильно засушливых) на поля высевается количество семян, которое должно обеспечить приблизительно 5 млн. всходов на 1 га. В производственных условиях густота стояния растений, как правило, вдвое меньше (Носатовский, 1965; Иванов, 1948; Поталов, 1937). Таким образом, количество растений — самый нестойкий показатель структуры урожая. Однако всхожесть пшеницы, создание определенной густоты стояния совершенно не зависит от условий питания. Пшеница прекрасно прорастает во влажной атмосфере на дистиллированной воде. Полевая всхожесть зависит в основном от качества семян, влажности среды и техники посева. Концентрированные очаги суперфосфата и особенно некоторых азотных удобрений могут отрицательно сказаться на всхожести пшеницы (Копвар, Bhumbra, 1959; Read, Beaton, 1963), но уровень минерального питания имеет большое значение в сохранении взошедших растений. Известно, что значительное количество всходов как яровой, так и озимой пшеницы не доходит до созревания, погибает в течение вегетационного периода. Конечно, причины гибели яровой и озимой пшеницы различны, однако зависимость их от условий питания несомненна. В то же время количество продуктивных колосьев, колосков, цветков и зерен в колосе, вес и качество зерен находятся в непосредственной зависимости от минерального питания.

Все приемы агротехники направлены на повышение урожая зерна; этим показателем и пользуются для оценки эффективности удобрений. Однако урожай зерна определяется взаимодействием органов растений, многообразием морфологических и биохимических изменений, происходящих в них. Поэтому один и тот же эффект от действия удобрений может быть следствием различных изменений.

Урожай зерна может быть повышен за счет продуктивного кущения. При этом структура колоса и качество зерна могут остаться неизменными или улучшиться. Довольно часто увеличение зерен в колосе является причиной повышения урожая. При улучшении качества зерна, его веса урожай возрастает. Поэтому для оценки эффективности удобрений было предложено учитывать не только урожай зерна, но и его структуру (Petrie, 1937; Сабинин, 1937, 1940).

ФОРМЫ АЗОТА В МИНЕРАЛЬНОМ ПИТАНИИ

Длительное время вопрос о формах азота, используемого пшеницей, пытались решить эмпирическим путем, непосредственно в полевых условиях. Поэтому довольно часто исследователи и практики сельского хозяйства приходили к диаметрально противоположным выводам. Представление Либиха о питании растений связанным азотом воздуха оказалось несостоятельным. К этому времени было установлено, что свободный азот воздуха недоступен растению, оно получает его в связанном виде из почвы в окисленной или восстановленной форме. Во всех почвах связанный азот представлен в основном тремя формами, аммонийным, нитратным и органическим (белком, пептидами, аминокислотами). С признанием аутоτροφного типа питания растений весь вопрос о форме азота сводился к тому, какую минеральную форму использует растение — аммонийную или нитратную. Уже в то время решение этого вопроса наряду с большой теоретической значимостью имело непосредственное отношение к практике (применение естественных залежей азотных удобрений, организация производства азотных удобрений из воздуха). В полевых опытах как аммонийные, так и нитратные удобрения, как правило, улучшали плодородие почвы, повышали урожай всех культурных растений, в том числе и злаков. Результаты полевых опытов не позволяли сделать заключение о преимуществе восстановленной или окисленной формы для азотного питания растений. К этому времени достигла большого совершенства методика водных, песчаных и почвенных культур, или так называемый вегетационный метод. Он открывал возможность более глубокого и всестороннего исследования значения в питании растений различных форм азота. При сопоставлении в

водных культурах NH_4Cl , $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, KNO_3 , NaNO_3 и $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ выявилось преимущество нитратной формы азота. В полевых условиях на кислых почвах, применение аммонийного удобрения не давало ожидаемого эффекта, а довольно часто снижало урожай.

Несмотря на огромный размах работы по изучению форм азота в полевых условиях и использование вегетационного метода, ученые не могли получить ясный ответ о преимуществах той или иной формы азота в питании растений, в том числе и пшеницы. Этот сложный и чрезвычайно важный для теории и практики вопрос удалось решить Д. Н. Прянишникову. На основании глубокого и всестороннего изучения азотного обмена растений Д. Н. Прянишников пришел к исключительно важному заключению, что аммиак является альфой и омегой азотного обмена растений. Отправляясь от этого положения, Д. Н. Прянишников предсказал, что аммонийные соли должны быть не худшими, чем нитраты, но равноценными и даже лучшими формами азота. Все основные общие выводы о значении форм азота в азотном питании растений, полученные Д. Н. Прянишниковым и его учениками, могут быть приняты для пшеницы. Коротко они сводятся к следующему.

1. При одновременном присутствии во внешнем растворе нитратной и аммонийной формы последняя потлощается и потребляется быстрее, чем нитратная.

2. Оптимальные условия как внешние, так и внутренние для питания растений аммиаком и нитратами различны.

3. При сравнении нитратов и аммония в оптимальных для каждого условиях они физиологически равноценны. При сравнении их в строго одинаковых условиях перевес может быть то на стороне одного, то другого источника азота.

4. Преимущество нитратной или аммонийной формы зависит от реакций внешней среды, соотношения катионов, особенно Са и К, и содержания запасных углеводов в семени и проростках.

По Д. Н. Прянишникову, физиологическая и агрономическая значимости форм азота могут сильно расходиться в зависимости от сочетания почвенно-климатических условий. При этом решающее значение имеет реакция почвы, ее буферные свойства, уровень окультуренности. Поэтому исключительный интерес представляет сравнение различных форм азота в длительных полевых опытах. На Ротамстедской опытной станции в Англии есть опыты по исследованию форм азота, заложенные более ста лет тому назад, в 1855 г. (Rihm, 1965). С первых лет закладки опыта азотные удобрения давали довольно высокую прибавку урожая, особенно резко повышался урожай пшеницы при внесении азотного удобрения совместно с фосфором, калием и магнием. Урожай зерна

и соломы пшеницы на удобренных делянках был выше контроля более чем в два раза. При этом в первое десятилетие не было отмечено значительных различий в эффективности нитратной или аммонийной формы азота. Однако в последующие годы эффективность сернокислого аммония была ниже, чем на делянках с натронной селитрой. Это преимущество окисленной формы азота продолжает сохраняться до последнего времени. Аналогичные результаты были получены в 50-летних опытах (Crowther, Basu, 1931).

В результате длительного применения сернокислого аммония в почве изменяется реакция среды, уменьшается содержание калия (Ausorge, 1957). При применении натронной селитры реакция почвы не меняется, содержание фосфора и калия возрастает, а урожай озимой пшеницы, как и других культур севооборота (сахарной свеклы, картофеля и ячменя), на делянках с NaNO_3 выше, чем на делянках, удобренных сернокислым аммонием.

Данные десятилетних опытов (Burgevin, Henin, 1939) также свидетельствуют о преимуществе натронной селитры. В этих опытах при применении аммонийных удобрений обнаружено подкисление почвы с 6,3 до 4,3, что, по мнению авторов, равноценно потере 50% имеющейся в почве извести (приблизительно 250 кг/га), в то время как при применении NaNO_3 реакция становится более щелочной.

Большой интерес представляют 40-летние опыты, проведенные в США в лизиметрах (Prince et al., 1941). Ежегодно вносились довольно высокие дозы натронной селитры или сернокислого аммония с суперфосфатом и калийной солью; селитра оказалась наиболее эффективной формой.

Следует отметить также длительные опыты на одной из опытных станций США, где различные формы азота испытывали в севообороте в течение 56 лет (Nissen et al., 1950). При этом у всех культур, в том числе и пшеницы, урожай был значительно выше на делянках, удобренных натронной селитрой. На опытной станции штата Нью-Джерси (Blair, Prince, 1940) также в длительном опыте было обнаружено преимущество натронной селитры по сравнению с зеленым удобрением. В работе Лео Вей Минг с сотрудниками (Leo Wei Ming et al., 1959) приводятся убедительные данные, что при ежегодном внесении натронной селитры в течение 64 лет свойства почвы почти не меняются, в то время как внесение тех же доз сернокислого аммония ухудшает качество почвы.

Высокую оценку натронная селитра получила в Египте (Aladjem, 1952), где ее с 1912 г. ежегодно вносили под пшеницу, хлопчатник и другие культуры. За 36 лет опыта эффективность NaNO_3 не падала, а незначительно возрастала. Поэтому не случайно, как отмечают Эберт и Фельдхаус (Ebert, Feldhaus, 1965), аммонийные удобрения заменяются нитрат-

ными. Испытываются разные формы азотных удобрений и во Франции, что видно из приведенных ниже данных (Vincent, 1930) по урожаю зерна озимой пшеницы (в ц/га)

	Зерно	Солома
Контроль	29,4	70,1
Сернокислый аммоний	39,2	102,3
Азотнокислый натрий	42,2	111,1

При довольно высоком урожае в контроле прибавка от азотных удобрений была очень большой, особенно при применении натронной селитры.

В нашей стране также широко испытываются различные формы азота на многих сортах пшеницы и в разных почвенно-климатических условиях. Лишь на кислых почвах (без известкования) применение сернокислого аммония оказывается менее эффективным, чем натронной или кальциевой селитры. А. Вертий (1963) изучал действие сернокислого аммония и натронной селитры на пшеницу на черноземе и серой оподзоленной почве в течение двух лет. При этом один год оказался неблагоприятным в отношении осадков. В этом году резко снизился эффект от удобрений и полностью отсутствовали различия между формами азотных удобрений. В то время как в благоприятном году прибавка от азотных удобрений была более 10 ц/га, с явным преимуществом натронной селитры над сернокислым аммонием.

Все многочисленные полевые опыты как в нашей стране, так и за рубежом полностью подтвердили физиологическую и агрономическую оценку аммонийных и нитратных удобрений, сделанную Д. Н. Прянишниковым. При сравнении удобрений в одинаковых условиях аммонийные удобрения оказываются менее эффективными, чем нитратные. Оправдалось и предположение Д. Н. Прянишникова, что при длительном применении сернокислого аммония почва подкисляется и эффективность удобрений снижается.

Однако физиологическая оценка влияния форм азота в полевых опытах оказывается чрезвычайно затруднительной. В вегетационных и лабораторных опытах можно исследовать питание определенной формой азота и изучать реакцию растений. Внесенное же до посева на поле азотное удобрение, благодаря микробиологической деятельности, быстро переходит в иную форму, и неизвестно, в какой форме азот поступает в корневую систему пшеницы. В тканях растения поглощенная минеральная форма также довольно быстро переходит в органическую.

Обычно в надземных органах и корнях пшеницы наряду с органической формой азота содержится главным образом нитраты. Не имея возможности определить в полевых усло-

виях форму поглощаемого азота, можно, однако, выяснить, в какой форме минеральные элементы подаются корнем в надземные органы. Д. А. Сабинин (1928) предложил использовать для этих целей анализ сока плача (пасоки) растений. В течение ряда лет мы изучали состав пасоки пшеницы в различных почвенно-климатических условиях и ни разу не обнаружили аммонийной формы азота (табл. 74).

Таблица 74

Содержание азота в пасоке пшеницы в различные фазы развития
(в мг/л пасоки)

Район произрастания	Вариант опыта	Кущение		Выход в трубку		Колошение		Цветение	
		общий азот	NO ₃	общий азот	NO ₃	общий азот	NO ₃	общий азот	NO ₃
Якутская АССР	О	119	0	424	317	479	0	431	0
	НРК	327	0	796	562	674	171	657	0
Саратовская область	О	324	161	317	101	—	—	—	—
	НРК	591	261	525	162	—	—	—	—
Куйбышевская область	О	841	309	744	162	745	92	520	0
	НРК	1133	402	966	351	762	137	705	124
Венгерская Народная Республика	О	314	0	339	0	300	0	282	0
	НРК	466	0	899	406	549	174	437	0

Из приведенных в таблице данных видно, что на неудобренных делянках в Якутии и в Венгерской Народной Республике в надземные органы корень подает азот главным образом в органической форме. Лишь при внесении азотного удобрения в пасоке пшеницы появляется нитратная форма азота. В Саратовской и Куйбышевской областях на темно-каштановой почве и черноземе на неудобренных делянках корень подает в надземные органы наряду с органическими формами и нитраты. Их содержание в пасоке при внесении азотных удобрений сильно возрастает. Известно, что нитраты не образуются в растении. Следовательно, все нитраты, обнаруженные в пасоке, поглощены корнем и в неизменном виде подаются в надземные органы. Содержание нитратов в пасоке пшеницы, особенно при внесении азотного удобрения, свидетельствует о большом значении нитратного питания пшеницы на различных фазах развития. Однако неизвестно, в какой форме был поглощен азот, подаваемый корнем в органической форме. Аммоний и нитраты, поглощенные корнем, могут полностью превращаться в нем и подаваться с пасокой в органической форме. Возможно и поглощение органической формы азота непосредственно из почвы. Лишь косвенные данные о динамике нитратов на паровом поле и занятом пшеницей,

интенсивности процесса нитрификации позволяют высказать предположение, что в полевых условиях пшеница питается главным образом нитратами. Чем выше плодородие почвы, чем лучше условия для деятельности корня, чем интенсивнее процесс нитрификации, тем больше значение нитратного питания пшеницы. Поэтому очень обоснованно В. В. Церлинг (1953) предложила диагностировать уровень азотного питания по реакции на нитраты.

В последние годы исследуется влияние разных форм азота на углеводный, азотный и фосфорный обмен пшеницы (Калинкевич, 1953; Турчин, 1947; Дорохов, 1957; Мосолов, 1941, 1952). Современное представление об ассимиляции нитратов и аммония растением отражено в работах Стрита, Шита (Street, Sheat, 1958), Спенсера (Spencer, 1958), Кесслера (Kessler, 1964) и Ликлама (Lycklama, 1963).

Пути первичного включения неорганических форм азота в метаболизме корней освещены в исследованиях А. Л. Курсанова (1962), О. Н. Кулаевой, Е. И. Силиной, А. Л. Курсанова (1957), И. М. Дубининой (1965). Вейсман (Weisman, 1951) установил, что при питании аммонием и нитратами состав азотных соединений в растении может быть различным. Выращивая проростки пшеницы на аммонийной или нитратной форме азота, он обнаружил, что первая почти полностью ассимилируется за очень короткий промежуток времени. Нитраты ассимилируются значительно медленнее, поэтому они и накапливаются в растительных тканях. На кафедре физиологии растений МГУ в течение ряда лет исследуется поглощение и превращение минеральных форм азота, для чего используется изотопная методика (Андреевко, Алехина, 1966, 1967; Поталов, Суманова, 1964, 1966). Азотному обмену пшеницы и сравнению форм азота, в основном связанным с температурным режимом, посвящены работы В. П. Дадыкина (1956), А. И. Коровина (1957), М. Г. Зайцевой (1961) и Д. В. Штраусберг (1958).

К настоящему времени много сделано в расшифровке механизма включения аммиака и нитратов в сложные органические молекулы, и в частности в белок. Идеи Д. Н. Прянишникова о физиологической роли аммиака в азотном обмене растений были значительно расширены и углублены, вскрыты новые важные закономерности. Несомненны и большие успехи в изучении восстановления нитратов, вычлениении и идентификации ферментных систем, участвующих в этом процессе. Однако нитраты, как и некоторые другие анионы, являются не только источником азота, но и акцептором электронов, т. е. непосредственным участником дыхательной системы. Сопоставлений форм азота под этим углом зрения сделано вообще очень мало, а тем более при исследовании азотного питания пшеницы.

Применение фосфорнокислых удобрений под пшеницу началось значительно раньше, чем азотных и калийных. Интерес к фосфорному питанию пшеницы в последние годы значительно возрос. Зитц и Стенберри (Seat, Stanberry, 1963) опубликовали сводку достижений в области использования фосфорных удобрений. Ротамстедская опытная станция, где с фосфорным удобрением работы ведутся более 100 лет, также посвятила этим исследованиям специальную сводку (Mattingly, 1963). Большое внимание этому вопросу уделяется в ГДР (Gericke, Bärmann, 1960), США (Terman et al., 1956; Miller, Bauer, 1944; Eck, Staword, 1963), в Голландии (Burg, 1963).

Фосфор поглощается корневой системой в виде солей ортофосфорной и пирофосфорной кислоты. Растение может использовать и органические соединения фосфора: гексофосфаты, фосфорные эфиры, фитин, нуклеотиды АМФ, АДФ, АТФ и нуклеиновые кислоты. Эти соединения проникают в корневую систему и могут быть источником фосфора для пшеницы, но так как в почве их очень мало, питание пшеницы в естественных условиях осуществляется в основном в форме ортофосфата и пирофосфата.

В использовании почвенного фосфора и вносимого с удобрениями большое значение имеет питание азотом (Dev, 1963, 1965; Fudge, 1928; Grunes, 1959). Довольно часто одностороннее внесение фосфора не дает ожидаемой прибавки урожая. Как правило, отсутствие эффекта от внесенного фосфора — следствие недостатка азота в почве. В свою очередь и азотные удобрения эффективны только при хорошей обеспеченности растений фосфором. Для пшеницы необходим высокий уровень фосфорного питания с первых дней прорастания зерновки. Фосфорное питание в онтогенезе пшеницы и на первых этапах развития освещено в работах Л. А. Зуева (1949), Л. А. Зуева и П. Ф. Голубевой (1954, 1958).

При применении фосфорных удобрений не выявлены самые эффективные депрессивные дозы. Так, например, З. Волочкова (1935), изучая внесение различных доз суперфосфата под озимую пшеницу, обнаружила, что наиболее эффективной была доза 135 кг P_2O_5 на 1 га — самая высокая доза в опыте. А. И. Носатовский (1965) также приводит результаты опыта, где эффективность суперфосфата повышалась по мере увеличения дозы удобрений до 105 кг P_2O_5 на 1 га. На Кузнецкой опытной станции в опыте с яровой пшеницей до посева было внесено 360 кг P_2O_5 на 1 га. Токсического действия такой высокой дозы суперфосфата не было обнаружено как при всходах, так и при дальнейшем развитии пшеницы. В этом отношении интересна работа Т. Н. Грушевой (1964) по изучению влияния высоких доз фосфорных удобрений (суперфос-

фата и преципитата) на рост, развитие, урожай и вынос минеральных веществ яровой пшеницей. В вегетационных опытах в сосуды емкостью 3 кг с дерново-подзолистой почвой вносили (при нормальной дозе азота и калия) 1, 4, 16, 32 и 64 г P_2O_5 . В этих сосудах с 1960 по 1962 г. выращивали яровую пшеницу. Следовательно, самая низкая доза P_2O_5 в опыте была в три раза выше, а самая высокая более чем в 200 раз выше обычной принятой дозы (0,1 г P_2O_5 на 1 кг почвы). Депрессивное действие удобрения автор обнаружила лишь в первый год на двух самых высоких дозах; на третий год они вышли на первое место по приросту органической массы и урожаю зерна. Из приведенной работы следует, что необходимый уровень фосфорного питания пшеницы можно обеспечить на несколько лет предпосевным внесением высокой дозы.

КАЛИЙНОЕ ПИТАНИЕ

Калий принимает непосредственное участие в дыхании, фотосинтезе, образовании сложных органических соединений, в частности в синтезе белка, активизирует ряд ферментных систем, является одним из ответственных компонентов структуры протоплазмы и ее органоидов. По существу функции всех органов пшеницы зависят от обеспеченности их калием. Поэтому нарушение в снабжении пшеницы калием в вегетационных опытах, как правило, приводит к снижению продукции органического вещества и урожая зерна.

Изучению действия калийных удобрений, выяснению условий калийного питания уделяется довольно много внимания. Еще в начале века исследованием калия в питании растений занимался Д. Н. Прянишников. А. Г. Левицкий и Л. Л. Балашов (1928) пришли к заключению, что калийные удобрения дают прибавку урожая зерна пшеницы от 1,3 до 3,5 ц/га. П. Г. Найдин (1963), обобщая многолетние данные опытов с калийным удобрением пшеницы, делает вывод, что калийные удобрения в нечерноземной полосе при внесении 45—60 кг K_2O на 1 га дают прибавку урожая зерна от 1,5 до 2,9 ц/га. При получении более высокого урожая возрастает и прибавка от применения калия. На дерново-подзолистой тяжелосуглинистой почве при урожае озимой пшеницы 25,1 ц/га прибавка от калия составила 1,6 ц/га, а при урожае 35,5 ц/га возросла до 3,7 ц/га. Даже на мощных черноземах Мироновской станции при исключении калия из удобрительной смеси урожай пшеницы снижался. Д. В. Хорьков (1964) обнаружил, что эффект от калия не зависит от его формы. С. М. Гуревич (1962) на мощном черноземе при всех формах калия получил прибавку урожая зерна озимой пшеницы от 2 до 2,5 ц/га. Только сернокислый калий дал вдвое меньшую прибавку урожая.

П. Г. Найдин (1966) рекомендует применять калийные удобрения на юге и юго-востоке нашей страны. Ф. В. Турчин (1936, 1936а, 1947) много внимания уделяет физиологической роли калия. В последние годы опубликованы монографии о калийном питании растений (Чириков, 1956; Прокошев, 1965; Пчелкин, 1965, 1966). Имеются несомненные успехи в расшифровке роли калия в дыхании и синтезе нуклеиновых кислот (Курсанов, 1962; Выскребенцева, 1963, 1964, 1966), в азотном обмене (Плешкова, и др., 1957, 1959; Власюк и др., 1955; Елисева, 1967; Удовенко, Минько, 1966).

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ПИТАНИЯ НА РОСТ И ФУНКЦИИ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

Методика оценки реакции корня на условия питания несовершенна и не отражает функциональной деятельности корневой системы. До сих пор самым распространенным показателем мощности развития корневой системы пшеницы признается ее вес во влажном или высушенном состоянии. Однако после работ Д. А. Сабинина (1940), И. И. Колосова (1962), И. В. Красовской (1925, 1947) стало очевидным, что вес корня не является показателем его функциональной деятельности, в особенности поглотительной способности. Это положение особенно очевидно для стержневых корней со вторичным утолщением и мочковатых корней злаков, если сопоставляется вес корня с его поглотительной способностью в определенный отрезок времени (Колосов, 1962). В поглощении веществ из внешней среды принимает участие только растущая часть корня — меристема, зона растяжения и корневых волосков, вес которых в определенные этапы жизни составляет ничтожную долю веса части корня, выполняющего лишь транспортную функцию. Это и послужило основанием для поисков новых показателей характеристики поглотительной деятельности корня (Красовская, 1947; Сабинин, 1948; Колосов, 1962; Станков, 1964). Все части корня пшеницы, прежде чем переключиться на транспортную функцию, активно поглощают воду и питательные вещества. При этом диаметр, а следовательно, и вес их остается почти неизменным, т. е. вес корня мочковатой корневой системы пшеницы характеризует как настоящую, так и прошедшую поглотительную деятельность. При оценке корня не только как органа поглощения, но превращения и транспорта питательных веществ его вес является наиболее общим, суммарным признаком функциональной значимости органа. Однако и этот показатель довольно трудно получить при постановке полевых опытов. Мы располагаем большим количеством данных по весу корневой системы, полученных в вегетационных опытах; в почвенных,

песчаных и водных культурах. Однако эти данные не отражают действительного характера, темпа и мощности развития корневой системы в естественных условиях. Ограниченность площади распространения корней, небольшой объем сосуда, бесперебойное снабжение водой и высокая концентрация минеральных элементов создают своеобразные условия для развития корней. В то же время в полевых условиях технически чрезвычайно трудно получить неповрежденную корневую систему. Поэтому исследователи в полевых опытах ограничиваются учетом и характеристикой надземных органов.

Наряду с весовым учетом корней используют данные по глубине их проникания, протяженности и довольно редко определяют адсорбирующую и рабочую поверхность. Методы изучения строения и функции корневых систем и их оценка подробно освещены в работах Д. А. Сабинина, И. В. Красовской, И. И. Колосова, Н. З. Станкова, М. Г. Тарановской. Корень использует органическое вещество внешней среды как энергетический и строительный материал. Это принципиально важное положение доказывается культурой изолированных корней в течение десятков лет на минеральной среде с сахарозой или глюкозой (Уайт, 1949; Смирнов, 1957; Бутенко, 1963). Из этого следует, что улучшение условий питания путем применения агротехники или внесения удобрений должно действовать положительно на рост корневой системы. Однако некоторые исследователи придерживаются диаметрально противоположных взглядов. По их мнению, чем беднее почва, чем неблагоприятнее условия (главным образом водоснабжения), тем интенсивнее растут корни. В окультуренных почвах при хорошей обеспеченности водой и минеральными элементами рост корневой системы тормозится (Потапов, 1934; Бейдеман, 1939; Авдонин, 1940).

Такая точка зрения обосновывается современным представлением о механизме поглощения веществ. Связывание воды и минеральных веществ осуществляется активно растущей частью корня чрезвычайно быстро, на расстоянии, не превышающем 1 мм от поверхности корня. Скорость диффузии воды и минеральных веществ в почве по сравнению со скоростью их поглощения корнем ничтожна. Следовательно, не минеральные элементы и вода движутся в почве к корню, а корень непрерывно передвигается к ним. А отсюда и логическое заключение, что для получения одного и того же количества воды и минеральных элементов, необходимых для образования 1 г органического вещества на бедных почвах с недостаточным обеспечением водой, необходима большая по протяженности и весу корневая система. Поэтому в плодородных почвах и в вегетационных сосудах с хорошим обеспечением водой и минеральными веществами значительно меньшая корневая система обеспечивает надземные органы водой

и минеральными элементами. Наблюдения в периоды более мощного развития корневой системы в неблагоприятных условиях нужно оценивать как снижение продуктивности единицы поверхности или веса корня. При хорошей обеспеченности растения водой и минеральными веществами на каждую структурную единицу корня приходится значительно больше органического вещества надземных органов. Изменяется соотношение веса надземных органов и корневой системы. И. В. Красовская и И. И. Колосов пришли к заключению, что условия питания не только стимулируют рост корневой системы, но меняют соотношение в весе надземных органов и корневой системы в сторону повышения их продуктивности. Нужно сказать, что наблюдения о ярусном развитии корневой системы пшеницы (Чижов, 1931) и других растений (Шкива, 1940; Красильников, 1941; Коровин, 1954) являются очень важными аргументами, свидетельствующими о положительном влиянии на рост корня почвенного плодородия.

Зависимость развития корневой системы пшеницы от влажности почвы и минерального питания освещена в исследованиях Н. С. Петипова (1959) и А. С. Кружилина (1954). Согласно их данным, проникновение корневой системы пшеницы на глубину 2 м обусловлено главным образом условиями водного режима. Однако из глубоких горизонтов почвы корни поглощают не только воду, но и минеральные элементы — фосфор, калий и кальций.

ВЛИЯНИЕ ФОСФОРНОГО ПИТАНИЯ НА РОСТ КОРНЕЙ

Первые сведения о действии фосфора на корневую систему были получены еще в прошлом столетии. П. Г. Слезкин (1893) в водных культурах показал положительное влияние фосфорнокислых солей на рост корней пшеницы. В дальнейшем в вегетационных и полевых опытах подтвердилось, что интенсивный рост корневой системы возможен только при хорошей обеспеченности растения фосфором с первых дней его жизни (Турчин, 1936; Мотров, 1937; Бухарин, 1956; Соколов, 1947, 1954; Овечкин, 1940). А. И. Носатовский (1965) приводит результаты вегетационных опытов с яровой пшеницей Меланопус 69, в которых под действием суперфосфата (при 40 и 60% влажности от полной влагоемкости) вес корневой системы по сравнению с контролем увеличивался в два раза.

Е. И. Ратнер (1952) показал, что небольшие количества нейтрализованного суперфосфата, внесенного под семена, ускоряют формирование корневой системы яровой пшеницы. Интересны наблюдения Н. С. Авдониной (1954) о том, что недостаток фосфора на первых этапах развития уже не может быть компенсирован последующим внесением фосфора.

Выводы о влиянии фосфатного питания на рост корневой системы пшеницы, сделанные И. И. Колосовым (1962), хорошо и надежно обоснованы. Они в основном сводятся к тому, что для хорошего роста корневой системы необходимо с момента всходов обеспечить высокий уровень фосфатного питания. Это положение является общепризнанным (Петинов, 1959) и служит основой для разработки системы питания пшеницы.

ВЛИЯНИЕ СОЕДИНЕНИЯ АЗОТА НА РОСТ КОРНЕЙ

Исключительная роль соединений азота в новообразовании протоплазмы, росте растений, его отдельных органов вряд ли требует особых доказательств. Для образования корневой системы уровень азотного питания имеет не меньшее значение, чем фосфорного. Несомненно, что без азота (после использования его запасов в семени) рост корня прекращается. Однако в работах Н. С. Даниловой (1965) с кукурузой и горчицей выявлена яркая ростовая реакция на недостаток азота: исключение азота из питательной смеси или сильное снижение его дозы приводило к заметной интенсификации роста корня. Интересно и то, что изменения в росте корня непосредственно связаны с процессом поглощения азота.

О положительной роли азотного питания на рост корней опубликовано много работ (Красовская, 1925; Weaver, Jean, Crist, 1922; Turner, 1922; Пушкарева, 1925; Куликова, 1946; Соколов, 1947). Приводятся убедительные данные, свидетельствующие о развитии более мощной корневой системы при повышении содержания нитратов во внешней среде, улучшении азотного питания. Однако И. В. Красовская (1955), И. И. Колосов (1952), Д. В. Федоровский (1953) отмечают, что повышенные дозы азотных удобрений отрицательно сказываются на росте корневой системы. И. И. Колосов (1962) объясняет ингибирование роста корней тем, что при высокой концентрации азота во внешней среде происходит отравление аммиаком. Поэтому он рекомендует для лучшего формирования и роста корней высокий уровень фосфатного питания и умеренный — азотного. Непосредственно в поле даже самые высокие дозы азотных удобрений оказываются эффективными. Однако имеется много данных о преимуществе дробного внесения азотного удобрения по сравнению с предпосевным, что до некоторой степени свидетельствует о необходимости умеренного азотного питания на ранних этапах развития пшеницы.

Убедительны в этом отношении вегетационные опыты И. И. Колосова (1962) с яровой пшеницей, в которых показано, что при дробном внесении азота длина корневой системы и общая адсорбирующая поверхность в два раза больше,

чем при внесении полной дозы перед посевом. Многие стороны реакции растений на изменение калийного питания освещены в работах Ф. В. Турчина (1963, 1964). Внимание автора сосредоточено на влиянии калия на углеводный и азотный обмен растений, фотосинтез и дыхание, физико-химические свойства протоплазмы и реакции растений на недостаток калия при разных источниках азота.

Э. И. Выскребенцева (1963) показала, что калий является непосредственным участником гликолиза и цикла Кребса, процесса превращения энергии, образования макроэргических соединений.

В работах И. В. Красовской (1925) и И. И. Колосова (1952) установлено, что калий оказывает сильное действие на образование узловых корней злаков. Исключение из среды калия резко подавляет рост зародышевых и узловых корней. Наряду с этим в работе Т. Т. Демиденко и В. П. Попова (1937) показано, что исключение калия на первом этапе развития, а затем обильное снабжение им, не отражается на урожае надземной массы и зерна. Следовательно, изменение в росте корневой системы при недостатке калия определяется нарушением обмена веществ в надземных органах и транспорта из них углеводов.

Улучшение азотного, фосфорного и калийного питания отражается не только на росте корней, но и положительно действует на продуктивность работы корневой системы (Колосов, Теумин, 1941).

Отсутствие или недостаток кальция во внешней среде особенно сильно сказывается на росте корневой системы. Многие исследователи отмечали, что в среде без кальция стенки растущих клеток ослизняются, а затем разрушаются, превращаются в бесформенную массу, темнеют и отмирают. В отличие от азота, фосфора и калия недостаток кальция в среде отрицательно сказывается и на отдельных прядях корней, даже если вся корневая система будет им хорошо обеспечена. М. К. Домонтович (1923) в опыте с кукурузой показал, что если часть корней кукурузы лишится кальция, то они довольно быстро погибают. Физиологическая роль кальция до сих пор недостаточно изучена, несмотря на то, что во многих работах (Sorokin, Sommer, 1929; Знаменская, 1939; Бронзова, 1940; Красовская, 1955; Колосов, 1950) отмечается положительная роль кальция на рост корневой системы. В последние годы исследования роли кальция в физиологических процессах привлекают к себе все больше внимания. В монографии Д. Гейльбруна (1957) широко и всесторонне освещена роль кальция в новообразовании структуры протоплазмы, ее электрохимических свойств, в мышечном сокращении и делении клеток. Во всех этих процессах, по мнению Д. Гейльбруна, решающую роль играет кальций, его переход из одной формы

в другую. В работах Т. М. Бушуевой (1961, 1964) и Ю. Я. Мазеля (1967) приведены данные о роли кальция в обмене веществ в клетке и поступления его в корневую систему.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ПИТАНИЯ НА КУЩЕНИЕ ПШЕНИЦЫ

Несмотря на то, что кущение пшеницы изучается давно, до сих пор нет определенной оценки значимости этого процесса для получения высокого и устойчивого урожая зерна. При оценке сорта, агротехники, системы удобрений энергию кущения (число вторичных побегов на одно растение) считали положительным фактором, способствующим повышению урожая зерна.

Колосья на побегах кущения всегда дают меньше зерна и более низкого качества, а многие побеги совсем не образуют колосьев и отмирают в процессе вегетации, поэтому многие исследователи считают, что кущение — отрицательное явление и использование минеральных элементов на побеги кущения непроизводительно. При неблагоприятных условиях внешней среды прежде всего страдают побеги кущения. Противоречивость в оценке значения кущения, по нашему мнению, обусловлена недостаточной изученностью этого процесса. Коэффициент продуктивности кущения зависит прежде всего от видовых и сортовых особенностей пшениц, условий водоснабжения, площади питания (густоты травостоя), температуры воздуха и почвы, глубины заделки семян, освещения, глубины залегания узла кущения, плодородия почвы и применения удобрений. В вегетационном опыте можно изучать значение отдельных факторов. Однако в природных условиях кущение зависит от взаимодействия многих факторов, которые невозможно создать в вегетационном опыте. Продуктивность кущения неразрывно связана со степенью развития и работоспособностью узловых корней.

Трудность оценки влияния условий питания на кущение заключается в том, что у одних сортов резко меняется продуктивность кущения, другие почти не реагируют на применение удобрений (Удольская, 1936). Так как процесс кущения связан с новообразованием меристемы и ростом клеток, то казалось бесспорным, что обеспеченность фосфором является одним из основных условий новообразования побегов. С. С. Овечкин (1940) обнаружил, что при исключении фосфора из среды в первые 26 дней количество образованных стеблей у яровой пшеницы Мелянопус 69 уменьшается почти в два раза. Однако в полевых опытах при одностороннем внесении фосфорнокислых удобрений энергия кущения, как правило, не меняется. Однако из этого нельзя делать вывода о том, что уровень

фосфорнокислого питания не влияет на кушение, просто чаще всего в почвах содержится достаточно фосфора для новообразования побегов.

Повышение уровня азотного питания усиливает процесс кушения (Носатовский, 1965; Трубецкова, Семенова, 1936; Станков, 1938; Киселев, 1954). Однако Н. С. Петин (1959) отмечает, что у ряда сортов при повышенных дозах азотного удобрения продуктивное кушение снижается. Это подтверждается и тем, что при дробном внесении обычных доз азота продуктивность кушения возрастает (Клипов, 1936; Лайков, 1936; Сабинин, 1937; Попова, Куколкин, 1936). Потенциальные возможности кушения у пшеницы чрезвычайно велики. Д. А. Долгушин (1937) при резком увеличении площади питания получил до 100 продуктивных колосьев на одно растение (100—120 г зерна), т. е. в 100—120 раз больше, чем обычно при высокой агротехнике. Улучшение калийного питания положительное влияет на кушение (Пчелкин, 1966), но из полевых опытов с совместным внесением калия с азотом или фосфатами трудно сделать заключение. Вегетационные опыты Т. Т. Демиденко (1937) свидетельствуют о том, что, если растения до выхода в трубку полностью лишить калия, то это не отражается на урожае. Положительное действие калия на рост и ветвление корней, его роль в обмене веществ дают основание заключить, что наличие в среде достаточного количества калия — необходимое условие для реализации неограниченных потенциальных возможностей кушения пшеницы. Однако оказывается, что путь использования большой потенциальной возможности пшеницы к кушению неперспективен. Экономически более выгодно получать высокий и устойчивый урожай при большем количестве растений на поле с низкой энергией кушения, чем при небольшом количестве растений с высоким коэффициентом продуктивного кушения.

Чтобы лучше уяснить значение кушения при создании высокого урожая, приведем табл. 75.

Приведенные в таблице результаты получены на государственном сортоучастке с высоким уровнем агротехники, поэтому урожай озимой пшеницы здесь очень высокие. Даже у озимой пшеницы приблизительно половина растений дает один дополнительный продуктивный стебель, т. е. около 30% урожая зерна получено за счет побегов кушения. Интересно отметить, что сорт Новоукраинка при густоте стояния 298 и 417 растений на 1 м² дал одинаковый урожай. Однако при меньшем числе растений урожай зерна с побегов достигает 58%, в то время как при большей густоте стояния он составляет всего 37%. Приведенные в таблице результаты не согласуются с утверждением А. И. Носатовского (1965) о том, что в данном районе наивысшие урожаи озимой пшеницы получают при продуктивной кустистости 2—3, а яровой — 1,2—2,5.

**Норма высева, густота стояния, продуктивность кущения
и урожай зерна и соломы озимой и яровой пшеницы**

Сорт	Норма высева, млн. на 1 га	Густота стояния перед уборкой, число растений на 1 м ²	Число продуктивных стеблей перед уборкой на 1 м ²	Продуктивная кустистость	Урожай, ц/га	
					зерна	соломы
Озимая пшеница						
Скороспелка	4	393	476	1,6	49,5	68,1
	5	334	521	1,6	53,5	64,3
	6	364	493	1,4	52,4	64,3
Безостая	4	264	454	1,7	56,5	73,7
	5	335	522	1,6	58,6	83,6
	6	369	531	1,4	60,8	—
Новоукраинка	4	298	714	2,4	—	76,1
	5	372	645	1,7	42,1	98,7
	6	417	671	1,6	45,0	99,7
Яровая пшеница						
Лютесценс 62	4	215	275	1,28	17,0	—
	5	253	329	1,30	19,8	—
	6	306	343	1,12	15,4	—
Народная	4	202	220	1,09	16,1	—
	5	244	271	1,11	19,4	—
	6	274	247	0,90	12,6	—

Значение кущения в создании урожая яровой пшеницы меньше выражено, чем у озимой. В лучшем случае урожай зерна побегов достигает 20% от общего урожая. Здесь нет и ясной зависимости урожая зерна от числа растений на единице площади. Увеличение числа растений на 1 м² с 215 до 253 повышает урожай на 2,8 ц/га, но при густоте стояния, достигающей 306 растений на 1 м², урожай уменьшается на 4,4 ц/га. Такая несогласованность показателей основных элементов структуры урожая с его конечной величиной не исключение. Она свидетельствует лишь о недостаточном знании зависимости динамики структуры урожая от сочетания внешних факторов и физиологического состояния растений.

Для выяснения значения кущения в создании урожая пшеницы необходимы анализ и обобщение большого количества результатов полевых опытов.

В настоящее время решающее значение придается продуктивности кущения, т. е. образованию на дополнительном побеге озерненного колоса. Если при кущении не образуется колосовых стеблей, то оно считается неэффективным, при этом увеличивается отношение соломы к зерну. Для оценки не меньшее значение имеет зависимость продуктивности основ-

ного колоса от кушения. Ведь образование узловых корней, которое неразрывно связано с кушением, имеет большое значение в использовании воды и минеральных веществ почвы и снабжении ими основного побега. Следовательно, при образовании непродуктивных побегов возможно улучшение качества основного колоса, увеличение урожая зерна. Возможно получение высокого урожая при густом стоянии совершенно некустящей пшеницы. Однако высокую продуктивность колоса без узловых корней, если можно получить, то только при обильном, бесперебойном снабжении водой и высоком уровне минерального питания.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЯ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ НА ОБРАЗОВАНИЕ, РОСТ И ФУНКЦИОНАЛЬНУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЛИСТЬЕВ

Знания о закономерностях роста, развития и функциях листьев пшеницы еще скудны. Лист пшеницы изучали главным образом в связи с исследованиями водного режима и лишь в последнее время ему стали уделять большее внимание в связи с расширением и углублением работ по фотосинтезу.

Вряд ли нужно аргументировать, что продуктивность растения определяется его облиственностью и работоспособностью листьев. Однако в литературе редко можно найти сведения о листовом аппарате. Поэтому не случайно Н. С. Петин (1959) при обсуждении вопроса о размерах листьев пшеницы ссылается на монографию Персиваля (Percival, 1921). В более поздних трудах по пшенице нет сведений о числе листьев, их анатомии, морфологии и физиологии. Лишь в монографиях П. К. Иванова (1948) и А. И. Носатовского (1965) небольшие разделы посвящены листьям, но их строение и функции обсуждаются главным образом в связи с водообменом, т. е. лист рассматривается как орган транспирации.

Зависимость продуктивности пшеницы от развития ассимиляционной поверхности установлена в работах А. А. Корнилова (1951), И. В. Гущина (1950), А. А. Ничипоровича (1956, 1957, 1963, 1967), М. С. Савицкого (1948), Н. А. Кочергина (1959), В. А. Кумакова (1954), Б. Е. Кравцовой (1957), О. А. Щегловой и Е. В. Чернышевой (1933). Необходимо отметить, что Н. С. Петин и его сотрудники (1959) внесли много нового и оригинального в исследование структуры, свойств и закономерностей роста листьев пшеницы в связи с водным режимом.

Экспериментальные данные цитированных выше исследователей свидетельствуют об очень чуткой реакции листового аппарата на условия минерального питания. Очень интересны в этом отношении данные А. Н. Васиной (1936), согласно ко-

торым применение удобрений оказывается более эффективным, чем полив (табл. 76). А. Н. Васина учитывала только поверхность зеленых работающих листьев. Уже в кущении на удобренных деланках площадь листьев значительно больше, чем на контрольных. При дальнейшем развитии пшеницы эта разница возрастает еще больше. Особенно важно отметить,

Таблица 76

Динамика прироста листовой поверхности (в см²)
у яровой пшеницы Мелянопус 69 на 100 растений

Вариант опыта	Кущение, 31/V	Трубкованье, 11/VI	Колошение, 22/VI	Цветение, 30/VI	Начало налива, 7/VII	Налив, 13/VII	Молочная спелость, 20/VII
Без полива и удобрений	35,5	71,0	94,0	96,0	106,0	51,0	11,8
Два полива (3/VII и 4/VII)	38,0	84,5	118,5	128,0	148,0	127,5	91,0
То же + удобрение	48,5	100,5	152,0	211,0	180,5	192,0	90,0

что удобрение удлиняет длительность жизни листьев, и к наливу зерна, когда площадь листьев на неудобренных деланках резко уменьшилась, при применении удобрений она была в три раза выше, чем в контроле. А. Н. Васина не вычленяла действия отдельных элементов на листовую поверхность. Несколькими позднее Б. А. Чижов (1946) получил интересные результаты по динамике роста листьев пшеницы при изменении уровня азотного питания. О реакции листьев пшеницы на уровень азотного питания свидетельствуют результаты работ Уотсона и Торна (Watson, 1952; Thorne, Watson, 1955). Можно считать твердо установленным, что для интенсивного роста листьев необходим высокий уровень азотного питания. Однако мы заинтересованы не только в длительном росте листьев, но и в интенсивной их работе. Неизвестно, с какого времени жизни появившийся лист начинает снабжать ассимилятами другие органы и с какого момента начинается отмирание и отток из него в другие органы органических и минеральных соединений. Не приходится сомневаться в том, что на разных этапах жизни листа требуются различные условия питания. При этом даже в новообразовании, росте, развитии, становлении листьев как органов фотосинтеза необходим высокий уровень фосфорного питания и обеспеченное снабжение азотом и калием.

Как отмечает Г. И. Аболина (1949), при высоких дозах азотного удобрения длительность роста листьев увеличивается, в то время как повышение дозы фосфора оказывает противоположное действие.

Несомненно, что после того, как окончательно сформировались листья, наряду с фосфором и азотом большое значение приобретает калий, который оказывает положительную роль в синтетической деятельности листа и транспорте ассимилятов.

Данные А. Н. Лапшиной (1941) о возрастном изменении содержания азота, фосфора и калия в листьях яровой пшеницы свидетельствуют о значительном уменьшении содержания всех элементов от кущения до налива зерна. По существу, она получила обычную картину возрастных изменений, характерную для любого органа растений.

З. Ф. Ляпшина (1967) приводит интересные данные о зависимости урожая зерна от динамики размеров листовой поверхности пшеницы в онтогенезе.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ПИТАНИЯ НА РОСТ СТЕБЛЯ

Уже давно в общей форме было показано, что высота растений (длина стебля и колоса) до некоторой степени коррелирует с урожаем зерна. В обычных условиях большей длине соломины соответствует и большая величина колоса. Поэтому при изучении агротехники, а также приемов удобрений много внимания уделялось динамике роста пшеницы. Для каждого сорта пшеницы известна длина каждого междоузлия. Однако при неблагоприятных условиях корреляция в росте стебля и урожая зерна нарушается. По А. Новацкому (1930), длина каждого междоузлия стебля равна полусумме длины двух смежных с ним междоузлий. При тщательной проверке это правило не подтвердилось. Стебель пшеницы длительное время изучали как орган транспорта воды, минеральных и органических веществ. Учитывали число проводящих пучков, их морфолого-анатомическую структуру у разных сортов пшеницы, при варьировании почвенно-климатических условий.

Интерес к структуре стебля сильно возрос в связи с полеганием пшеницы, которое наносит большой ущерб производству. При этом большое внимание стали уделять механическим свойствам стебля. Мы не можем здесь рассматривать различные типы полегания и гипотезы о сущности, природе этого явления. Укажем лишь, что самым распространенным является стеблевое полегание в районах с большим количеством осадков на загущенных посевах при применении удобрений. При стеблевом полегании происходит изгиб первого или второго междоузлия при сильно увеличенной нагрузке листьев и колоса. Поэтому чаще всего пшеница полегает в конце фазы молочной спелости, когда вес колоса достигает наибольшей величины. Многочисленными исследованиями установлено, что стеблевое полегание зависит от анатомиче-

ского строения, физико-технических особенностей и химического состава элементов соломины. Исследованиями установлено, что устойчивость пшеницы против полегания зависит от длины и толщины первого и второго междоузлия, сопротивления соломины на излом, степени и характера развития клеток механической ткани стебля (Волков, 1939, 1940; Волков, Пешехонова, 1952; Альтерготт, Сергеев, 1934; Власюк, 1939; Гальченко, 1954; Ильинская-Центилович, Гурьев, 1957; Ильинская-Центилович, Тетеритченко, 1963; Дорофеев, 1962; Петин, 1959). Вначале предполагали, что прочность соломины зависит от содержания в стебле кремнезема или лигнина. Тщательный анализ это не подтвердил. Полегание пшеницы обычно наблюдается при хорошем увлажнении почвы, применении высоких доз навоза или азотных удобрений. Общепринятым считается, что полегание является следствием усиленного азотного питания. Установлено, что азотные удобрения задерживают развитие стебля растения, а незрелый стебель обладает пониженными показателями механической прочности (Волков, 1939, 1940; Волков, Перикальский, 1940; Гальченко, 1954; Манзюк, 1958; Годнев, Терентьев, 1956; Тризно, 1956). Кроме того, азотные удобрения способствуют сильному развитию листовой поверхности, тем самым увеличивают нагрузку на единицу поперечного сечения нижней части стебля. По данным М. А. Ильинской-Центилович и Б. П. Гурьева (1957), толщина кольца механической ткани стебля разных сортов пшеницы резко уменьшалась на фоне азотного удобрения. Следовательно, повышение нагрузки и ухудшение механических свойств стебля — причина полегания пшеницы при усиленном азотном питании. В то же время Н. С. Туркова (1944, 1959) считает, что основной причиной полегания является изменение геотропической реакции растения, ослабление вертикальной направленности роста. При этом большое значение она придает характеру нуклеинового обмена. Следовательно, усиление полегания пшеницы при обильном азотном питании совершенно бесспорно. Высокие дозы фосфорных и калийных удобрений повышают стойкость пшеницы против полегания. Повышение стойкости при этом увязывается с изменением прочности механических тканей стебля пшеницы. Микроэлементы усиливают устойчивость пшеницы против полегания (Власюк, 1957; Алиева, 1955; Школьник, Макарова, 1957; Годнев, Терентьева, 1965; Гилис, 1954; Халабуда, 1954). Проблема полегания злаков, в том числе и пшеницы, с каждым годом привлекает все больше внимания. Предлагаются многочисленные приемы повышения стойкости пшеницы против полегания. Однако до последнего времени самым действенным средством было выведение высокоурожайных неполегающих сортов пшеницы: Пшенично-пырейный гибрид 599, Безостая 1, Краснодарка, Новоукраинка, Московка, Пионер-

ка, Тулун 7013/8. Много сортов пшеницы, устойчивых к полеганию, выведено и за рубежом.

Однако до сих пор не удавалось найти радикального средства предупреждения полегания при загущенном посеве и высоких дозах азотных удобрений. Лишь в последние годы намечился путь решения этого сложного вопроса. В 1960 г. Тольберт (Tolbert, 1960) показал, что синтезированный еще в начале нашего века хлористый хлорэтилтриметиламоний (ССС) и некоторые его аналоги утолщают и укорачивают стебли пшеницы и предупреждают полегание. Этот препарат привлек внимание ученых. В настоящее время во многих странах мира проводятся широкие исследования по применению СССР в вегетационных и полевых опытах. Ведутся исследования физиологической роли СССР, его влияния на многие стороны обмена веществ в растении. В работе Л. Д. Прусаковой, К. С. Бокарева, Л. М. Капелюшниковой и С. И. Чижовой (1967) приведены 50 литературных источников о результатах испытания и физиологическом действии СССР. В вегетационных и полевых опытах авторы изучали действие препарата ВСВ (бром-холлин-бромид), близкого по действию к СССР. Внесением удобрений они создавали высокий уровень азотного питания. Было установлено, что под действием ВСВ стебли становятся короче и толще, повышается стойкость к полеганию. СССР в вегетационных опытах при дозе 150 мг на один сосуд снижает урожай зерна, в то время как в полевых опытах при применении самых высоких доз снижения урожая не обнаруживается. Весь имеющийся в настоящее время материал по испытанию СССР и его аналогов свидетельствует о возможности их использования для эффективной борьбы с полеганием злаков, если будет окончательно установлено отсутствие токсического действия на животных и человека.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ НА СТРУКТУРУ КОЛОСА

Исследования влияния условий минерального питания на структуру колоса злаков в нашей стране впервые начал Н. З. Станков (1938, 1939) под руководством Д. А. Сабинина. Варьируя в широких пределах отношение азота к фосфору во внешней среде, Н. З. Станков получил значительные изменения в структуре колоса. При недостатке азота в первые 12 дней число колосков в колосе резко снижается. Наибольшее количество колосков в колосе образуется при сильном преобладании азота над фосфором (N : P = 250 : 50). По мере уменьшения в среде азота и увеличения содержания фосфора число колосков в колосе снижалось. Большой экспериментальный материал, полученный Н. З. Станковым, свидетельствует,

что обеспеченность растений главным образом азотом и отчасти калием очень сильно влияет на число колосков в колосе, цветков в колоске, их озерненности и налив зерна.

На основании многочисленных исследований (Попова, Куколкин, 1936; Митина, Некрасов, 1936; Трубецкова, Семейнова, 1936) Д. А. Сабинин (1940) делает очень важное заключение, что высокое содержание азота в надземных органах пшеницы снижает продуктивность цветения. Значитель-

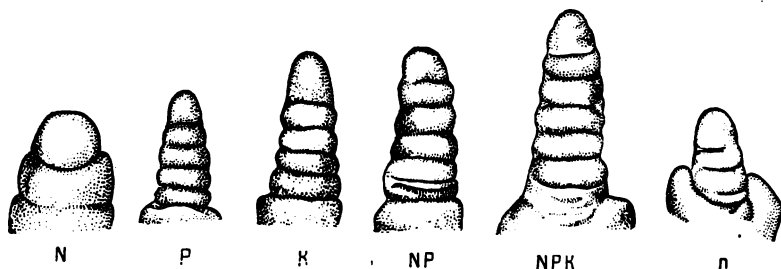


Рис. 60. Влияние минеральных элементов на степень дифференцировки зачаточного колоса яровой пшеницы Гордеиформе 189

ное повышение содержания азота в надземных органах достигалось временным завяданием растений или техникой внесения удобрений. При этом количество цветков колоса, давших зерно, уменьшалось более чем в два раза. Почти одновременно влияние условий питания на формирование колоса начал изучать Н. С. Петин (1959). Рис. 60 (из работы Н. С. Петина) дает представление о значении условий минерального питания на темпы формирования зачаточного колоса пшеницы. В работах Д. А. Сабинина и Н. З. Станкова внимание было сосредоточено на конечном этапе образования структурных элементов колоса, числа колосков, цветков и зерна. Н. С. Петин ограничивается лишь одним показателем — числом колосков в колосе. При раздельном и совместном внесении минеральных элементов он получил интересные результаты по числу колосков в колосе яровой пшеницы Гордеиформе 189.

Контроль	N	P	K	NP	NPK
10,6	12,4	8,9	9,2	14,8	16,2

При раздельном внесении элементов только применение азотного удобрения увеличивало число колосков в колосе, в то время как фосфор и калий даже несколько уменьшали эту величину, а комбинация NP, а особенно NPK заметно увеличивали число колосков в колосе по сравнению с одним азотным удобрением.

В других опытах Н. С. Пегинов показал, что эффект от улучшения азотного питания в значительной степени зависит от предшествующих условий питания.

Влияние азотного питания на дифференцировку колоса злаков изучал Б. А. Чижов (1947). Согласно его данным, недостаток азота отражается на формировании всех структурных элементов колоса, но в большей мере на тех, которые закладываются позднее в цветках и зернах. Широко освещен этот вопрос В. В. Церлинг (1950). На большом экспериментальном материале она показала, что усиленное азотное питание удлиняет срок деятельности меристемы, а это приводит к увеличению количества структурных элементов растения. Удлиняются фазы развития растений, повышается продуктивность колоса и при определенных условиях увеличивается урожай зерна.

Большой интерес представляют работы Л. А. Зуева (1961, 1954). Им выявлена положительная роль фосфатного питания в ранние фазы развития на формирование структурных элементов колоса. Создавая различную обеспеченность азотом, фосфором и калием в первые 32 дня после всходов пшеницы, он показал, что недостаток любого из трех элементов в этот период жизни пшеницы отрицательно сказывается на числе колосков в колосе и цветков в них. Но особенно пагубное влияние оказывает недостаток азота: число колосков в колосе и цветков в них при этом уменьшается почти в два раза. Недостаток фосфора, несколько меньше, чем азота, но также сильно снижает число колосков в колосе и цветков в нем. Меньше всего изменяется структура колоса от недостатка калия. О влиянии азота, фосфора и калия на формирование элементов продуктивности колоса можно судить также по данным Ф. М. Куперман (1958) и О. Г. Семенова (1962, 1965).

В вегетационных опытах получены совершенно четкие результаты. Недостаток любого минерального элемента до начала и в момент формирования колоса (как и при недостатке азота) уменьшает число колосков в колосе и зерен в них. В многочисленных полевых опытах результаты очень противоречивы. Как правило, одностороннее применение калийных удобрений или не влияет на структуру колоса, или действует отрицательно. Довольно часто оказывается не эффективным фосфор. В отдельных случаях и одностороннее применение азотных удобрений приводит к ухудшению структуры колоса, снижению урожая. Широко известно, что азотные, фосфорные или калийные удобрения, не эффективные при одностороннем применении, дают довольно высокую прибавку урожая при совместном действии.

Реакция на удобрение определяется природой растений и сочетанием внешних факторов. Поэтому так трудна задача обобщения, интерпретации результатов полевых опытов с удо-

брением. Из многочисленных полевых опытов приведем лишь результаты работы Кондратьева и Тупикова (1968). Опыт проведен с двумя сортами пшеницы на выщелоченном черноземе. Авторы изучали действие N, P, K, NP и NPK. При недостатке влаги продуктивная кустистость была ниже единицы (0,9). На вариантах P, NP, NPK незначительно увеличилась озерненность колоса. В благоприятный год на всех вариантах, кроме калия, заметно возросло число колосков и зерен в колосе, соответственно увеличился и урожай зерна. Авторы делают заключение, что в благоприятные годы при совместном применении азотных и фосфорных удобрений можно повысить число колосков, зерен в колосе и соответственно урожай.

Г. С. Кияк (1963) приводит сводку результатов полевых опытов с удобрениями, из которой следует, что N, P и NPK улучшают все элементы структуры колоса: длину, число колосков, зерен и их абсолютный вес. На этой основе и получается прибавка урожая зерна пшеницы от применения удобрений до 10 ц/га.

Однако для теоретического обоснования системы питания, обеспечивающей высокие показатели, необходимо расчленить сложный, длительный период формирования колоса на отдельные качественно различные этапы. Общепринятое деление на фенологические фазы совершенно неприемлемо для характеристики этапов формирования колоса. Оно основано на принципе появления органов и не охватывает основных этапов формирования колоса. Недостаточно пригодно для характеристики этапов развития колоса расчленение цикла жизни пшеницы на стадии развития — периоды, которые определяются по норме реакции растения на комплекс внешних условий. Нужно сказать, что, несмотря на почти 30-летние исследования условий питания на разных стадиях развития пшеницы, при разработке системы удобрений, как у нас и особенно за рубежом, не пользуются делением на стадии, а руководствуются главным образом фазами развития пшеницы, а в последние годы этапами органогенеза. Это и понятно, потому что до сих пор нет четких и ясных показателей границ стадии развития. Попытка увязать стадии развития с органогенезом пшеницы делалась неоднократно. В то же время Н. П. Красноок (1940), Ф. М. Куперман, Ф. А. Дворянкин, Э. П. Ростовцева и Е. М. Ржанова (1955), Н. С. Петин (1959) указывают, что морфологические изменения не всегда являются точными вехами конца или начала стадии развития. В последние годы вопросам изучения действия удобрений на органогенез растений уделяется все большее внимание.

Стадии развития колоса намечены были еще А. А. Сапегин (1940). Б. А. Чижов (1948) также выделял и оценивал значение питания для трех этапов формирования колоса: образование колосков, цветков и зерен. Н. С. Петин (1959)

делит процесс образования колоса на четыре периода: первый — вытягивание конуса роста стебля, второй — образование колосковых бугорков, третий — формирование цветков в колосе, четвертый — формирование половых клеток. В соответствии с этим он и оценивает влияние водоснабжения пшеницы на формирование колоса.

В. Г. Конарев и Н. В. Слепченко (1955), отправляясь от общих соображений, что в росте и развитии колоса решающую роль имеет белковый и нуклеиновый обмен, приводят данные об исключительном значении азота и особенно фосфора при формировании колоса.

В последние годы Ф. М. Куперман с сотрудниками на основании всестороннего исследования органогенеза пшеницы, расчленила весь цикл жизни пшеницы на 12 этапов. Из них шесть этапов относятся непосредственно к органогенезу колоса и три — к формированию зерна.

Из девяти этапов органогенеза колоса и зерна последние пять (8—12-й) соответствуют общепринятым фазам развития пшеницы: колошению, цветению, молочной, восковой и полной спелости. Как мы уже указывали, неточность критериев начала и конца стадий развития позволяет утверждать, что в настоящий момент для характеристики условий питания правильнее пользоваться морфологическими показателями этапов органогенеза колоса, примерно так, как это предполагают Б. А. Чижов, Н. С. Петинов и Ф. М. Куперман.

В последние годы Ф. М. Куперман с сотрудниками рекомендует широко использовать морфофизиологический метод анализа органогенеза пшеницы для оценки физиологического состояния и реакции растений на внешние условия, в том числе и на минеральные элементы. Результаты этих работ широко освещены в печати и приводятся в этом томе. В некоторых зарубежных странах в полевых опытах широко используют биологический контроль и оценивают условия питания и приема удобрений в соответствии с этапами органогенеза. Успехи в исследовании влияния условий питания на разных этапах органогенеза на урожай пшеницы обусловили переоценку рациональности однократного предпосевного внесения удобрений.

Был поставлен вопрос о дробном внесении удобрений на различных фазах развития и роста растений, или о так называемых «подкормках» пшеницы, который и до настоящего времени остается дискуссионным.

Одни авторы считают, что посевам пшеницы в условиях высокого плодородия почвы и при внесении удобрений до посева (при вспашке и предпосевной культивации) подкормки не требуются. Другие исследователи рекомендуют ограничиться одной, ранневесенней подкормкой озимой пшеницы; этот прием, как известно, уже давно вошел в практику расте-

ниеводства. И, наконец, очень многие растениеводы, физиологи и агрохимики рекомендуют проводить несколько подкормок в течение всего периода вегетации. При этом особое внимание большинство авторов уделяют вопросу о подкормках пшеницы азотом.

В течение 1928—1959 гг. А. Драгетти в опубликованных им работах указывал на необходимость в условиях Италии внесения азотных удобрений на посевах озимой пшеницы в зимний период. При этом он отмечал, что в условиях сравнительно теплых зим продолжается скрытая вегетация, идет нарастание надземной массы листьев и, особенно, рост корневой системы. Это же отмечают в своих исследованиях и Х. Коеджиков (1941, 1963). Г. Гола (Gola, 1949), исследуя физиологию новых сортов высокопродуктивных итальянских пшениц в условиях долины реки По, указывает на необходимость подкормки азотом растений пшеницы во вторую половину зимы, с тем чтобы реализовать их потенциальную продуктивность; он отмечает, что от этого зависит величина зачаточного колоса и число колосков, а в последующем и озерненность колоса. Л. Маримпиестри (Marimpietri, 1951) приводит данные, иллюстрирующие высокий физиологический эффект зимней подкормки пшеницы. В его опытах у растений, получавших подкормку зимой, интенсивнее накапливались органические вещества, повышалось содержание хлорофилла, усиленно шел рост листовой поверхности и в конечном итоге значительно повышался урожай зерна. Его данные совпадают с результатами ранних исследований Г. Томмачи (Tommasi, 1932), который отмечал острую потребность растений озимой пшеницы в азоте в марте и начале апреля.

Однако в опытах А. Фабри (1932—1934 гг.) были получены противоречивые данные, а именно: в одном году четыре подкормки азотом в разные сроки, и в том числе две в зимний и ранневесенний периоды, дали максимальный эффект повышения урожайности, в другом году «зимняя нитрификация» привела к снижению эффективности действия азотных удобрений.

Сходные с результатами работ А. Фабри и также противоречивые данные получил при изучении действия «зимней нитрификации» Р. Баллдони (Balldoni, 1957) в разные годы по количеству осадков в засушливых районах Италии.

В 1953—1957 гг. были опубликованы работы А. Диониджи, который в отличие от предшествующих итальянских исследователей высказал идею о необходимости проведения подкормки в связи с фазами развития растений пшеницы. Отмечая фазы вегетативного, генеративного и интерфазного периодов (выхода в трубку), который в Италии наступает у раннеспелых сортов в январе, среднеспелых — в феврале и позднеспелых — в начале марта, А. Диониджи обосновывает

необходимость трехкратного внесения азотных удобрений — первую подкормку в фазу начала кущения (вегетативную фазу), вторую — в фазу выхода в трубку и третью репродуктивную фазу.

Другие авторы, которые занимались вопросами удобрения пшеницы, отмечали, что основной подкормкой, достаточной для формирования высоких урожаев в условиях теплых зим Италии, нужно считать «зимнюю нитрификацию». Однако при этом возникали существенные расхождения в определении оптимальных сроков подкормки — одни предлагали проводить ее начиная с ноября и вносить удобрения до января, другие руководствовались при определении сроков подкормки образованием у растений 3—4 листьев, третьи считали, что начинать подкормку азотом следует, когда средние температуры воздуха достигают $+5^{\circ}$ и, наконец, многие практически переносили подкормки на весну (март—апрель) — начало весенней вегетации.

Вопросами подкормки озимых растений много лет занимался французский ученый И. Коик (Coic, 1960). Исходя из необходимости формирования оптимальной ассимиляционной поверхности и роста стебля, обеспечивающих основные элементы структуры урожая, Коик рекомендовал в зависимости от условий влагообеспеченности давать посевам пшеницы две или три подкормки азотом: первую — перед началом кущения, вторую — в начале стеблевания, а во влажных районах Бретани третью подкормку — в начале колосения. К аналогичным выводам пришел в Австрии Л. Копец.

Вопросы подкормки пшеницы исследовали в СССР Н. С. Авдонин (1939, 1940), В. В. Церлинг (1950, 1958), А. Е. Хотько и Е. П. Букин (1959), Ф. М. Куперман (1950, 1958), П. Т. Найдин (1940, 1963), В. В. Пиневич (1960), М. Е. Пронин (1961), П. А. Власюк (1939, 1956), О. Г. Семенов (1962, 1964), В. К. Гирфанов (1968) и другие ученые. Ими установлены сроки подкормки озимой пшеницы для многих почвенно-климатических зон СССР. В первые годы при определении оптимальных сроков внесения подкормок руководствовались фенологическими фазами развития и роста растений; в последние годы как в СССР, так и за рубежом все шире используют наблюдения за прохождением этапов органогенеза (Dresgic, Ievtic, 1961; Kostuh, 1963; Popovic, Kostic, 1966; Sarić et al., 1966; Spaldon, 1962; Spaldon, Andrascik, 1961; Spaldon et al., 1964).

Разработаны различные методы подкормки растений. Общее, что их объединяет, — внесение подкормок в периоды прохождения растениями этапов органогенеза или фенологических фаз развития, связанных с процессами формирования основных элементов структуры урожая.

При этом наиболее детальные исследования в самые по-

следние годы проведены на кафедре растениеводства в сельскохозяйственном институте в Нитре (Словацкая Академия наук), в Университете и в Институте растениеводства в Нови Сад (Югославия). В этих научно-исследовательских учреждениях с помощью биологического контроля определяются этапы органогенеза и сроки внесения азота и других форм удобрений. Как указывают авторы этих работ, удалось значительно повысить эффективность высоких доз удобрений, особенно в сочетании с широким внедрением высокопродуктивных сортов, устойчивых к полеганию,— Безостая 1, Мироновская 808, Сан-Пасторе, Бачка и других.

Для каждого процесса образования структур колоса, как и других органов (продуктивных побегов, корней), требуется наличие органического вещества и всего набора минеральных элементов; нарушение в их снабжении отрицательно скажется на прохождении каждого этапа органогенеза. Однако из этого не следует, что пшеница однозначно реагирует на недостаток или полное отсутствие минеральных элементов во внешней среде на каждом из этапов органогенеза. При недостатке того или иного элемента растение прежде всего использует внутренние ресурсы (Домонтович, 1927; Овечкин, 1940). Если эти элементы требуются в ничтожном количестве, как, например, некоторые микроэлементы, то запасенного количества на первых этапах роста (или в семени) может оказаться достаточно для нормального завершения цикла развития. Поэтому реакция формирующегося колоса на недостаток минеральных элементов обычно наблюдается после осуществления одного или нескольких этапов органогенеза, а может и совершенно отсутствовать. На этой основе некоторые исследователи иногда делали неправильное заключение о степени потребности пшеницы на определенном этапе органогенеза в минеральных элементах.

Переход к качественно новому процессу образования колосковых бугорков на конусе нарастания побега (IV этап органогенеза) определяется высоким уровнем фосфорного питания и умеренным — азотного. Избыток последнего задерживает начало IV этапа — процесса формирования колоса. Отсюда высокая эффективность дробного внесения удобрений. Формирование колосков и цветков (IV, V и VI этапы) — несомненно качественно различные процессы, легко расчленимые. Установлено, что для формирования колосков и цветков требуется высокий уровень азотного питания и превалирование его над фосфорным. Пока еще не удается создать условия питания, обеспечивающие реализацию потенциальных возможностей формообразования колоса. Наличие недоразвитых колосков и цветков в них убедительно свидетельствует об этом. В общем виде можно сказать, что высокий уровень азотного, фосфорного и калийного питания пшеницы обеспечивает фор-

мирование большого количества колосков и цветков в них (IV и V этапы органогенеза). Безусловно правы Н. С. Петин, Ф. М. Куперман и другие исследователи, выделяя процесс формирования половых клеток в цветке в особые этапы (VI—VII). Действительно, при этом происходит качественно новый процесс — редукционное деление. Литературные данные не позволяют делать каких-либо заключений о связи физиологических процессов в этот период с конкретными элементами питания.

Следующий этап органогенеза — оплодотворение, образование зиготы. Литературных данных о влиянии условий питания на цветение и оплодотворение пшеницы очень мало. Заключение Д. А. Сабинина (1937) о снижении продуктивного цветения при высоком содержании азота в пшенице базируется, к сожалению, на очень узкой экспериментальной базе. В многочисленных вегетационных и полевых опытах даже самые высокие дозы азота, внесенные, начиная с допосевного периода и вплоть до колошения, повышают озерненность колоса пшеницы.

На последних этапах органогенеза колоса — формирования зерновки — решающее значение принадлежит снабжению колоса соединениями азота. Не приходится сомневаться в непосредственном участии фосфора и калия в формировании зерновки, а также в мобилизации и транспорте в нее строительного материала из корня, листьев и стебля. В целом же пока следует отметить, что, хотя роль условий питания на каждом этапе органогенеза колоса несомненно велика и в сельскохозяйственной практике уже используются данные полевых и вегетационных опытов, мы пока еще не можем дать точной характеристики этих условий, так же как и обосновать их данными физиологических исследований. Эти вопросы еще требуют дальнейшего изучения.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ПИТАНИЯ НА КАЧЕСТВО УРОЖАЯ

В зависимости от использования зерна пшеницы оно оценивается как посевной материал или как продукт питания. В первом случае качество семян в основном определяется особенностью структуры и свойств зародыша. Хлебопекарные качества зерна связаны главным образом с эндоспермом. Зародыш составляет всего 2—3% веса зерна и значение его в качестве пшеничной муки незначительно. Вопрос о системе питания, агрокомплексе, обеспечивающих получение высококачественного посевного материала на семенных участках, недостаточно разработан и уточнен. Имеются лишь общие указания об обязательном высоком уровне агротехники при про-

изводстве семян. Есть бесспорные доказательства, что высокий урожай гарантирует и высокие посевные качества зерна. При посеве в одинаковых условиях семян, полученных с участков с высоким и низким урожаем, урожаем зерна варьирует в пределах 5—8 ц/га.

Однако какие специфические приемы агротехники и система удобрений должны быть на семенных участках (в отличие от агротехники, применяемой при производстве товарного зерна), совершенно не ясно. По существу, те же самые приемы, которые обеспечивают получение товарного зерна и его качество, применяются и в семенных хозяйствах. Сосредоточим внимание на влиянии условий питания на хлебопекарные качества пшеницы, хотя в некоторых случаях они, по-видимому, коррелируют с посевными качествами зерна. Большое значение имеет сорт пшеницы. Зерно одного и того же сорта яровой пшеницы Альбидум 721 при культуре на юге Саратовской области содержит в 1,5 раза больше белка, чем в Краснодарской области; хотя условия, необходимые для получения высокого и устойчивого урожая в Краснодарском крае, благоприятнее, чем в Саратовской области. Однако, несмотря на то, что сочетание внешних условий является ограничивающим фактором повышения белка, во всех районах возделывания пшеницы в течение многих лет настойчиво добиваются повышения процентного содержания белка в зерне. При этом имеются несомненные успехи. Повышение содержания белка в зерне пшеницы осуществляется в основном изменением условий азотного, фосфатного и калийного питания. При этом, как и следовало ожидать, в центре внимания оказался азот, являющийся одним из основных структурных элементов белковой молекулы. Уже в начале нашего века было известно положительное влияние азотного питания на содержание белка в пшенице. Шнейдевинд (1933) приводит данные опытов 1905—1907 гг. с азотным удобрением озимой пшеницы, свидетельствующие о повышении содержания белка в зерне и резком улучшении хлебопекарных качеств муки. При этом он отмечает, что при большом количестве осадков эффективность азотных удобрений снижается. В работах Девидсон, Леклерк, Шолленбергера (Davidson, Le Clerk, 1923), (Davidson, Schollenberger, 1926) и особенно в работах Герике (Gericke, 1920, 1922, 1925, 1927, 1933) приводятся литературные данные и результаты собственных исследований о положительном влиянии азотных удобрений на содержание белка в зерне пшеницы.

Н. М. Тулайков (1912, 1914, 1937) широко освещает вопрос о влиянии внешних условий на качество зерна пшеницы и содержание белка в ней. Делая общее заключение о решающей роли азотного питания в получении качественного зерна с высоким содержанием белка, он проводит опыты для выяснения

влияния дробного внесения азотного удобрения на белковость зерна пшеницы.

Н. М. Тулайков показал, что содержание белка в зерне повышается, если наряду с предпосевным удобрением пшеница дополнительно получает азот в фазу кущения или колошения. Сотрудники Д. Н. Прянишникова, Ф. К. Воробьев и И. В. Мосолов (1934) в вегетационном опыте с яровой пшеницей Цезиум 111 при обычной дозировке NPK обнаружили резкое повышение урожая зерна, содержание белка в нем было на 40% выше, чем в контроле. При утроенной дозе азота, внесенной до посева, или же дополнительном внесении азота в начале фазы налива зерна, содержание белка в нем было на 63% выше, чем у контрольных растений.

Н. Л. Удольская (1932) в условиях вегетационного опыта под действием полного удобрения (NPK) и одного сульфата аммония на пяти сортах яровой пшеницы получила значительное повышение содержания белка в зерне. При этом разница в действии полного удобрения и сульфата аммония была незначительной, что свидетельствовало о решающей роли азота при применении NPK. Однако в полевых опытах эффект тех же удобрений был значительно меньше, а у двух сортов пшеницы — Мильтурум 321 и Гордеиформе 10 — содержание белка в зерне под влиянием удобрений даже немного снизилось.

В дальнейшем размах исследований условий питания на качество зерна пшеницы сильно возрастает, широко используется как вегетационный, так и полевой опыт. После того как вопрос о положительной роли повышения уровня азотного питания для качества зерна в принципе был решен, далеко не ясно было, каким образом можно обеспечить необходимый уровень азотного питания. Оказалось, что повышение дозировки предпосевого внесения азотных удобрений в полевых условиях не всегда дает положительные результаты, а иногда снижает качество урожая. Были и указания на то, что внесение азотных удобрений после посева, даже в фазу налива зерна, повышает его качество. Поэтому проводятся довольно большие исследования по выяснению наиболее рационального срока внесения азотных удобрений.

В работах М. И. Поповой и И. Куколкина (1936), Д. А. Сабина (1937), И. А. Лайкова (1936), М. Я. Яньшиной (1937), Н. С. Петникова (1936), М. И. Княгиничева (1951), Б. А. Чижова (1940), С. Д. Гребенникова (1948) и других исследователей было показано, что улучшение азотного питания в более поздние сроки развития, до налива зерна, резко повышает содержание в нем белка. Поэтому вопрос о подкормках пшеницы приобрел актуальное значение. Однако в полевых условиях в неполивных хозяйствах внесение удобрений, в частности и азотных во время вегетации, оказалось довольно

трудной задачей. В зависимости от погодных условий эффективность подкормок резко менялась. Иногда внесенные в почву удобрения совершенно не использовались растением. Тогда возникла новая идея — подкормки растений через листья. Многие годы разработкой этой проблемы (форм, сроков, способов листовой подкормки) был занят широкий круг исследователей. Ф. Ф. Мацков (1957) обобщил свои исследования и большой литературный материал по листовой подкормке пшеницы, который позволяет заключить, что применением листовой подкормки азотом можно получить большие сдвиги в содержании белка в зерне.

Вопрос о значении усиленного фосфатного и калийного питания до сих пор не совсем ясен. Хотя исходя из общих соображений о физиологической роли этих элементов в синтезе белка можно ожидать их положительного действия на качество зерна пшеницы. Вряд ли здесь уместно говорить о роли таких фосфорных соединений, как нуклеиновые кислоты в синтезе белка. Несомненно, что и калию принадлежит очень важная роль.

Однако в вегетационных опытах Востоков (1936) при увеличении дозировки фосфора получил явное снижение содержания белка в зерне. Рахлеев в полевом опыте также не обнаружил положительного влияния на качество зерна от одностороннего внесения фосфора и калия. Ф. К. Воробьев и Н. В. Мосолов (1934), увеличивая дозу фосфора при внесении перед посевом, не обнаружили изменений качества семян пшеницы, а при увеличении дозы калия — даже резкое снижение процентного содержания белка в зерне. На снижение качества зерна пшеницы при одностороннем калийном удобрении указывает и И. В. Николаев (1934). Л. П. Воллейдт (1965) в вегетационном опыте при повышении дозы фосфора обнаружила, что содержание белка снижается. Однако при превалировании азотного удобрения над фосфорным содержание белка в зерне пшеницы возрастает. По ее мнению, урожай и качество зерна пшеницы определяются соотношением азота и фосфора. При совместном применении фосфора и калия с азотом содержание белка было выше, чем при применении одного азота.

Несмотря на длительность исследования влияния условий питания на качество зерна, полной ясности в этом вопросе до сих пор нет. Многие исследователи изучают не только изменение процентного содержания белка в зерне, но его качественный аминокислотный состав. Нужно сказать, что наибольшие трудности вызывают исследования влияния условий питания на качество зерна в полевых условиях. Большая зависимость влияния питания, действия удобрений на качество зерна от сочетания почвенно-климатических условий обязывают дифференцированно решать этот вопрос для конкрет-

ного района, с определенным сортом пшеницы. Поскольку масштаб применения удобрений возрастает, естественно, увеличивается количество экспериментальных работ по данному вопросу. Отметим из огромного количества публикаций лишь некоторые, последних лет.

Прежде всего необходимо указать на большую сводку полевых опытов с удобрениями яровых и озимых пшениц П. Г. Найдина (1957). Согласно приведенным им данным для озимой пшеницы применение минеральных удобрений не отражается на содержании азота в зерне. Даже двойная доза NPK лишь незначительно повысила этот показатель. Приблизительно такие же результаты проведены и для яровой пшеницы на черноземе. В то время как на тяжелом, подзолистом суглинке содержание азота в зерне повышается даже при применении PK, а при действии NPK его больше, чем в контроле на 60%.

Все данные П. Г. Найдина относятся к предпосевному внесению удобрений. Интересные результаты приводит М. И. Княгиничев (1957). При подкормке азотным удобрением в дозах от 20 до 80 кг во время выколашивания в зерне как яровой, так и озимой пшеницы содержание белка неизменно повышалось при высокой дозе азота, почти в 1,5 раза по сравнению с контролем.

Приведем интересные, с нашей точки зрения, показатели белковости трех сортов озимой и четырех — яровой пшеницы, выращенных на участках ВДНХ. И. В. Мосолов получил рекордные урожаи сорта Московская 2411 — 99,8 ц/га, содержание белка в зерне — 19,5%; а в зерне яровых пшениц при урожае выше 50 ц/га содержание белка было также около 20%. Данные И. В. Мосолова свидетельствуют о том, что в почвенно-климатических условиях Московской области можно получать урожаи пшеницы до 100 ц/га при высоком качестве зерна.

Интересные результаты приведены в работе Примост (Primost, 1960) из Австрии. Под три сорта озимой пшеницы вносили довольно высокие дозы азотного удобрения — 40—160 кг/га. Наибольшее влияние на качество зерна было получено от высокой дозы азота, внесенного в три срока: перед посевом, перед выходом в трубку и колошением. Медгал (Madgal, 1963) в Индии при внесении 68 кг/га и 45 кг/га P₂O₅ также установил заметные сдвиги в содержании белка в зерне. Роде (Rohde, 1963) на основании 8-летних опытов пришел к заключению, что у новых сортов озимой пшеницы, так же как и у старых, под действием систематического применения азотного удобрения даже при невысокой дозировке (45 кг/га) содержание белка в зерне повышается. Бокхолт с сотрудниками (Bockholt et al., 1962) в ГДР при внесении 40 кг монтан-селитры под озимую пшеницу обнаружили по-

вышение содержания белка. Париш (Paris, 1962) пишет, что дробным внесением азота можно повысить содержание белка в пшенице на 25%. Валенте (Valente, 1962) в Португалии установил, что двухкратное внесение азотных удобрений по 12,5 кг/га повышает белковость пшеницы. Вердер с сотрудниками (Warder et al., 1963) в Канаде при очень низких дозах азота — 16—27 — и фосфора 14 и 20 кг/га заметно повысили содержание белка в зерне пшеницы. Ларсон (Larson, 1960) в Швеции показал, что при довольно поздних подкормках яровой пшеницы азотным удобрением повышается содержание белка в зерне. О подобных же результатах сообщает Селк (Selke, 1959). В то же время Мак Нил (McNeal, 1963) при внесении под пшеницу аммонийной селитры (56, 112 и 224 кг/га) перед посевом и в подкормку показал, что содержание белка коррелирует с внесенной дозой азота, независимо от срока внесения удобрений. Спалдон (Spaldon, 1962) при удобрении ряда сортов пшеницы азотным удобрением в определенные этапы органогенеза, наряду с увеличением урожая, отмечает и повышение качества зерна. М. А. Надирадзе (1964) при подкормке пшеницы азотным удобрением неизменно получал повышение содержания белка в зерне. В США Стиклер с сотрудниками (Stikler et al., 1964) при обобщении опытов по применению различных доз азотных удобрений под пшеницу приходят к заключению, что увеличение содержания белка в пшенице происходит лишь при определенных предельных дозах.

Мы привели лишь небольшую часть опубликованных исследований последних лет о влиянии удобрений на качество зерна пшеницы. Во всех опытах только уточняются сроки, дозы, формы внесения азотных удобрений в конкретных почвенно-климатических условиях. Основное положение совершенно ясно и бесспорно. Для получения зерна пшеницы с высоким содержанием белка необходимо обеспеченное снабжение колоса фосфором и калием и высокий уровень азотного питания. При внесении удобрений только перед посевом, даже и при высокой дозировке, не всегда удается достигнуть этой цели.

В последние годы особенно много внимания уделяется изучению качества белка, его аминокислотному составу. В 1952 г. И. А. Козицина обобщила довольно большой литературный материал, провела вегетационные и полевые опыты. Ей удалось показать, что аминокислотный состав белка пшеницы меняется в зависимости от поглощаемой формы азота. При питании нитратами сильно возрастает содержание в белке ароматических аминокислот, в то время как цистина и тирозина больше при аммонийном питании. Этому вопросу посвящены работы Тоудена и Брианта (Towden, 1952; Bryant, Towden, 1959). В то же время Бодо (Bodo, 1960) отмечает,

что при повышении количества белка в зерне пшеницы, при улучшении азотного питания, в нем заметно уменьшается относительное содержание аргинина и лизина. Об изменении аминокислотного состава белков пшеницы при удобрении сообщали Михаэль, Блюм и Фауст (Michael, Blum, Faust, 1961). Эвальд (Ewald, 1965) исследовал влияние форм азотного удобрения на качество белка зерна четырех сортов яровой пшеницы. Согласно его данным, на качестве белка отразился больше срок внесения азота, чем его форма. Гюнцель (Günzel, 1964) провел опыт с 16 сортами озимой пшеницы. На фоне основного удобрения NPK он давал азотные подкормки: до колошения — 20 кг/га и после выколашивания 10 кг/га. Очень резкое повышение содержания белка он обнаружил лишь у четырех сортов. При поздней подкормке выявлены различия в составе аминокислот белков зерна.

В последние годы этому вопросу довольно много внимания уделяет Б. П. Плешков с сотрудниками (1957, 1965). Полученные ими данные свидетельствуют о значительном влиянии условий питания на аминокислотный состав белков органов растений и, в частности, зерна пшеницы.

Таким образом, вопрос о влиянии условий питания на основное качество зерна пшеницы — содержание белка в нем в достаточной степени выяснен. К началу формирования зерна необходимо обеспечить его высоким уровнем азотного питания и достаточно снабжать фосфором и калием. Эта задача довольно трудно разрешима только при предпосевном внесении удобрений. Значительно легче ее можно осуществить внесением в основном азотных удобрений в процессе развития пшеницы. Взаимосвязь всех факторов роста пшеницы обуславливает то, что система питания пшеницы, обеспечивающая рекордные урожаи с высоким качеством зерна, может быть выявлена только при постановке полевых опытов в конкретных почвенно-климатических условиях.

ВЛИЯНИЕ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ПШЕНИЦЫ

Вопрос о физиологической роли микроэлементов начали исследовать сравнительно недавно. Однако за последние годы размах работ с микроэлементами очень сильно возрос и продолжает неуклонно расти. Публикуется довольно много статей в периодических научных журналах, систематически выходят монографии, сборники о роли микроэлементов в сельском хозяйстве (Школьник, 1950; Пейве, 1956; Церлинг, 1941; Каталымов, 1948, 1965; Власюк, 1956; Стайльс, 1949; Браун, Эйстер, Таннер, 1962). В работах М. Я. Школьника и Н. А. Макаровой (1957), Я. В. Пейве (1960, 1963), П. А. Вла-

сюка (1963), М. В. Каталымова (1965) опубликованы экспериментальные данные о валовых запасах и усвояемых формах микроэлементов в почвах, о содержании их в растениях и применении в сельском хозяйстве. Во II томе настоящего издания широко освещается роль микроэлементов в питании растений и значение их для практики сельского хозяйства.

В работах П. А. Власюка и его сотрудников (1947, 1952), проведенных в Украинской ССР, и М. Г. Абуталыбова и сотрудников (1961) — в Азербайджанской ССР, марганцевые удобрения, как правило, дают заметную прибавку урожая яровой и озимой пшеницы. Бесспорные доказательства влияния марганца на фотосинтез, синтез нуклеиновых кислот и белка позволяют дать теоретическое обоснование его эффективности. Несомненно, что из всех микроэлементов наибольший производственный эффект под пшеницу дают медные удобрения. Правда, недостаток меди очень сильно выражен на торфяных почвах. Поэтому при освоении осушенных болот средний урожай зерновых культур можно получить только при применении медных удобрений (Зенюк, 1937). Несколько позднее (Вигоров, 1953; Лашкевич, 1955; Островская, 1961; Кузьян, 1961; Окунцов, 1952; Мишин, 1967) был получен большой материал о природе действия меди на урожай пшеницы. Медь входит в состав ряда важных ферментных систем, участвует в осуществлении процесса фотосинтеза, в нуклеиновом обмене, а следовательно, и в синтезе белка. Поэтому, несмотря на ничтожную потребность в ней пшеницы, на торфяных почвах из-за недостатка меди происходят резкие нарушения в обмене веществ, при этом иногда в колосе совершенно не образуется зерен.

Хотя далеко еще не выяснена физиологическая роль микроэлементов, однако совершенно бесспорно, что, взаимодействуя с макроэлементами, они влияют на развитие растений, образование хлорофилла и фотосинтез, на дыхание, азотный и углеводный обмен, а следовательно, на урожай и его качество.

Большое значение имеют микроэлементы в повышении стойкости растений против неблагоприятных внешних факторов и всевозможных грибных и бактериальных заболеваний. Все нарушения в обмене веществ в растениях при недостатке в микроэлементах в значительной степени могут быть отнесены и к культуре пшеницы. Однако мы остановимся лишь на некоторых работах, где изучалось действие микроэлементов на пшеницу.

О положительном действии бора на пшеницу известно уже давно (Agulhon, 1910). Теперь мы располагаем большим количеством данных, свидетельствующих о влиянии бора, марганца, цинка, меди, кобальта, молибдена на урожай пшеницы (Школьник, 1950; Школьник, Макарова, 1957; Абуталыбов,

1956; Демиденко, Баринава, 1940; Власюк, 1956; Кокин, 1957; Пейве, 1956; Алиев, 1955).

С. Н. Дроздов (1957) получил довольно большой материал о потребности яровой пшеницы в микроэлементах на различных стадиях ее развития. П. Я. Мишиным (1967) изучено содержание цинка и меди на разных фазах развития яровой пшеницы. М. Насиров (1964) в течение трех лет изучал действие бора, марганца и молибдена на урожай и качество зерна твердых и мягких пшениц Азербайджана. При применении указанных микроэлементов повышался урожай и улучшалось его качество. Несколько раньше Н. Д. Рзаев (1962) получил большой материал о влиянии микроэлементов на зимостойкость и неполегаемость пшеницы.

А. З. Ламбин (1938, 1948, 1949) исследовал действие микроэлементов (В, Сu, Zn, Мп, Sr), внесенных в почву и при предпосевной обработке зерна, на рост, развитие и урожай яровой пшеницы и некоторые физиологические процессы. На основании положительного действия микроэлементов автор приходит к заключению о необходимости широкого внедрения микроэлементов в сельскохозяйственное производство. Н. С. Петин (1959) показал, что введение бора в почву дает заметную прибавку урожая только на фоне обеспеченного азотного питания. При этом повышение урожая зерна происходит в основном за счет увеличения количества колосков в колосе и зерен в нем. Этот факт подтверждают данные Е. В. Бобко и В. В. Церлинг (1938), Деннис и Брайен (Dennis, Briep, 1937), М. Я. Школьника и Н. А. Макаровой (1957) о большом значении бора в процессе оплодотворения.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ С ДРУГИМИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИМИ ПРОЦЕССАМИ

Ввиду того, что физиологические процессы — фотосинтез, дыхание, водный режим и стойкость — освещены в других разделах, ограничимся лишь некоторыми общими положениями.

В последние годы произошел коренной пересмотр физиологической роли минеральных элементов. Минеральные вещества являются элементами структуры протоплазмы, органоидов клетки, ответственных за осуществление физиологических процессов в ядре, хлоропластах, митохондриях, рибосомах. Кроме того, минеральные элементы непосредственно участвуют в фотосинтезе, дыхании и водообмене. Поэтому при взаимодействии процесса минерального питания с каким-либо другим физиологическим процессом трудно установить, где причина и следствие. Установлено, что уровень дыхания определяет способность ткани или органа поглощать, превра-

щать и транспортировать минеральные элементы. В то же время соединения фосфора или азота, включаясь в дыхательную систему, повышают интенсивность дыхания. Осветить взаимосвязь минерального питания с каким-либо физиологическим процессом можно только излагая современное состояние этого вопроса, что не входит в нашу задачу.

Взаимосвязи минерального питания и водного режима посвящена монография А. М. Алексеева, Н. А. Гусева (1957). В 1—3 томах настоящего издания в достаточной степени отражена взаимосвязь минерального питания с фотосинтезом, дыханием и устойчивостью растений против неблагоприятных условий (Андреева, 1967; Рубин, Арциховская, Озерецковская, 1967; Потапов, 1967; Генкель, 1967). Взаимосвязь минерального питания с фотосинтезом широко освещена в работе Л. М. Дорохова (1957). Применительно к пшенице взаимосвязь минерального питания с физиологическими процессами подробно рассмотрена в монографии Н. С. Петина (1959).

* *
*

В обзоре мы привели экспериментальные данные по выносу минеральных веществ пшеницей, влиянию минеральных удобрений на рост, развитие и структуру урожая, а также результаты реакции пшеницы на исключение из внешней среды азота, фосфора и калия. Данные по выносу минеральных веществ и их влиянию на рост отдельных органов пшеницы хорошо согласуются. Они свидетельствуют о том, что от всходов до созревания зерна для формирования всех органов и их функционирования требуется достаточная обеспеченность пшеницы азотом, фосфором и калием.

Для новообразования органов, всех ферментных систем больше всего требуется соединений азота. Поэтому при исключении азота из внешней среды или его недостатке на любой фазе развития пшеницы резко снижается ее продуктивность. Почти на всех почвах применение азотных удобрений под пшеницу повышает урожай зерна. Довольно часто величина прибавки урожая находится в соответствии с дозой удобрений. Однако установлено, что внесение слишком высокой дозы азота перед посевом ингибирует рост корневой системы, задерживает начало формирования колоса, удлиняет вегетационный период, при этом резко снижается прибавка урожая зерна.

В то же время большинство исследователей считают, что в начальный период жизни пшеницы, на ранних этапах органогенеза, до начала формирования колоса, абсолютно необходим высокий уровень фосфатного питания. Местным, рядковым удобрением или применением высоких доз добиваются

превалирования фосфатного над азотным питанием. Однако такое благоприятное соотношение азота и фосфора на первых этапах роста пшеницы не обеспечивает высокой продуктивности колоса, прежде всего от недостатка азота. Дополнительным внесением азота в фазы кущения, колошения, цветения и даже во время налива удается получить высокий урожай качественного зерна. Следовательно, есть все основания считать, что с начала формирования колоса (III этап органогенеза) до созревания зерен требуется высокий уровень азотного питания. Снижение продуктивности цветения при высоком содержании азота в пшенице получено в единичных исследованиях и нуждается в тщательной проверке.

Если внесение калия не дает эффекта — почвы обеспечены достаточным количеством калия для получения невысокого или среднего урожая. Когда же при применении азотных и фосфорных удобрений урожай пшеницы возрастает, обнаруживается недостаток в почве калия. Поэтому на самых различных почвах рекомендуется вносить совместно с азотным, фосфорным и калийные удобрения.

Весь изложенный материал свидетельствует, что мы располагаем достаточными экспериментальными данными для решения общих принципиальных вопросов минерального питания пшеницы. С большой долей вероятности можно сказать, какой уровень питания необходим пшенице для получения высокого урожая. Рекордные урожаи зерна 80—100 ц/га получаются благодаря рациональному применению удобрений. Однако реализовать наши знания о минеральном питании в производственных условиях — трудная и далеко еще не решенная задача, поскольку нет и не может быть универсальной системы питания.

Эффективность любой системы питания зависит от климатических условий, физико-химических свойств почвы, природы и сортовых особенностей пшеницы. Большое значение при этом имеет структура посева пшеницы, площади листьев, мощность и характер развития корневой системы и глубина ее проникновения в почву.

До сих пор мы не располагаем идеальной научно обоснованной моделью структуры посева пшеницы, или, включая сюда и корневую систему, структуры пшеничного поля. Огромные технические трудности возникают при реализации обоснованной системы питания. Совершенно бесспорная высокая эффективность дробного внесения азота легко осуществима только в поливном хозяйстве, составляющем небольшую пока еще часть посевов пшеницы. В неполовках хозяйствах, особенно в районах, где возможны перебои в снабжении пшеницы водой, дробное внесение удобрений в почву очень трудная, а зачастую непосильная задача. Поэтому приходится всю норму удобрения вносить перед посевом, хотя она за-

ведомо вредна для первых этапов жизни пшеницы и нерационально используется.

Еще сложнее вопрос о подкормке фосфором. Фосфорные удобрения, внесенные поверхностно, довольно прочно связываются почвой, не могут быть использованы корневой системой. Поэтому внекорневая подкормка фосфором чаще оказывается эффективной. Следовательно, любая система питания пшеницы, хорошо обоснованная лабораторными и вегетационными опытами, окончательную оценку должна получить в полевых опытах, в конкретных почвенно-климатических условиях, с определенным сортом пшеницы.

В настоящее время в связи с резким повышением техники эксперимента открылись большие перспективы для изучения минерального питания пшеницы в лабораторных условиях, в вегетационном опыте и непосредственно в поле.

При сочетании лабораторного, вегетационного и полевого метода удастся преодолеть эмпиризм, господствующий в исследованиях минерального питания пшеницы, найти новые принципиальные решения основных вопросов питания растений. Ведутся настойчивые поиски и испытание новых высококонцентрированных удобрений, которые при предпосевном внесении смогут обеспечить бесперебойное снабжение надземных органов пшеницы необходимыми минеральными элементами.

ЛИТЕРАТУРА

- А болина Г. И. ДАН СССР, 1949, 68, 1. А буталы бов М. Г. В сб.: «Микроэлементы в сельском хозяйстве». Рига, Изд-во АН Латв. ССР, 1955; Значение микроэлементов в растениеводстве. Баку, 1961. Ав донин Н. С. Подкормка растений. М., Сельхозгиз, 1939; Химизация соц. земледелия, 1940, 7; Подкормка сельскохозяйственных растений. М., Сельхозгиз, 1954. Алексеев А. М., Гусев Н. А. Влияние минерального питания на водный режим растений. М., Изд-во АН СССР, 1957. А лехина Н. Д. Автореф. канд. дисс. МГУ, 1967. А лие в Д. А. Автореф. канд. дисс. Ин-т земледелия АН Азерб. ССР, Баку, 1955. А льтергот В. Ф., Сергеев Л. И. Тр. комиссии по ирригации, 1934, 3. А ндреева Т. Ф. Физиология сельскохозяйственных растений, 1. Изд-во МГУ, 1967. А ндреевко С. С. Физиология сельскохозяйственных растений, 2. Изд-во МГУ, 1967. А ндреевко С. С., А лехина Н. Д. Физиология растений, 14, 2, 1967; Докл. высш. школы, сер. биол., 1966, 4. А рапов П. А., К орен ьков Д. А. Калийные удобрения и их применение. М., Сельхозгиз, 1956. Б ейдеман И. Н. Тр. Бот. Ин-та Азерб. филиала АН СССР, 1939, 4. Б ерезницкая Н. И. Научн. зап. Укр. н.-и. ин-та соц. земледелия, 1940, 1. Б ерезницкая Н. И. ДАН СССР, 1941, 30, 2. Б иглов Т. Т., Г ирфанов В. К. В сб.: Физиология устойчивости растений». М., Изд-во АН СССР, 1960. Б ляхеров Р. М., Забазный Б. А., П рущков М. Г. Пшеница, М., «Колос», 1966. Б обко Е. В. Сб., посвящ. памяти акад. Д. Н. Прянишников, М., Изд-во АН СССР, 1950. Б обко Е. В., Ц ерлинг В. В. Бот. журн., 1938, 23, 1. Б ронзова Т. Я. Вестн. с.-х. науки, 1940, 4. Б раун Т., Э йс т фер Н., Т ен нер Р. Микроэлементы М., ИЛ, 1962. Б утенко Р. Г. Культура изолированных тканей и клеток растений. М., Изд-во АН СССР, 1963. Б у х а р и н П. Уч. зап. Московск. обл. пед. ин-та. Тр. Кафедры бо-

таники, 1956, 41. Бушуева Т. М. Уч. зап. Ленинградск. ун-та, сер. биол. наук, 1955, 39; Бот. журн., 1964, 49, 3. Васина А. П. Тр. ВИЗХ, 1937, 7. Вертий С. А. Земледелие, 1963, 3. Вигоров Л. И. ДАН СССР, нов. сер. 1953, 90, 5. Власюк П. А. Химизация соц. земледелия. 1939, 5; В сб.: «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Киев, 1963; В сб.: «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Изд-во АН Латв. ССР, 1956; Микроэлементы и радиоактивные изотопы в питании растений. Киев, Изд-во АН УССР, 1956а. Власюк П. А., Климовицкая З. М. Докл. ВАСХНИЛ, 1955, 1. Вовченко И. Озимая пшеница на юге Украины. Одесса, 1960. Вогау Н. А., Малышев П. Н. Соц. зерн. хоз-во, 1935, 2. Волков И. А. Химизация соц. земледелия. 1939, 4; Вести. агротехники, 1940, 2. Волков И. А., Перекальский Ф. М. Химизация соц. земледелия, 1940, 5. Волков И. А., Пошехонова Н. Ф. ДАН СССР, 1952, 84, 3. Воллейдт Л. П. В сб.: «Действие удобрений на урожай и его качество». М., «Колос», 1965. Волочкова З. Минеральные удобрения под зерновые культуры, 1935. Воробьев Ф. К., Мосолов Н. В. Химизация соц. земледелия, 1934, 11. Востоков В. Н. Соц. зерн. хоз-во, 1936, 5. Выскребенцева Э. И. Физиология растений, 1963, 10; Тезисы конф. «Теоретические основы регулирования минерального питания». М., «Наука», 1964. Выскребенцева Э. И., Красавин М. С. Физиология растений, 1966, 12, 3. Вышинский А. М., Закирова М. П. В сб.: «Азотные удобрения», М., «Колос», 1966. Гальченко И. Н. Докт. дисс. Ин-т физиологии растений им. Тимирязева АН СССР, 1954. Генкель П. А. Физиология сельскохозяйственных растений, 3. Изд-во МГУ, 1967. Гирфанов В. К. Яровая пшеница в Башкирии. Уфа, 1965. Гейльбрун Д. Динамика живой протоплазмы. М., ИЛ, 1957. Галис Л. В. Приемы повышения стойкости озимой пшеницы и клевера против неблагоприятных условий внешней среды. Киев, Изд-во АН УССР, 1954. Гирфанов В. К., Ряховская Н. В., Шкурихина А. К. Физиологическое обоснование питания растений. М., Изд-во АН СССР, 1964. Гладкова К. Ф., Латухина О. В. В сб.: «Фосфорные удобрения и питание растений». М., Изд-во с.-х. литературы, журналов и плакатов, 1963. Годнев Т. Н., Терентьев В. М. В сб.: «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Рига, Изд-во АН Латв. ССР, 1955; Тр. конф. по мелиорации и освоению болот и заболоченных почв. Минск, Изд-во АН БССР, 1956. Гребенников П. Е. Изв. Азерб. с.-х. ин-та, 1948, 2, 12. Гребенников С. Д. Яровая пшеница в Сибири. Новосибирск, 1949. Гриценко И. Н. В сб.: «Азотные удобрения», М., «Колос», 1966. Грушешова Т. Н. Агрохимия, 1964, 4. Гуревич С. М. Действие минеральных удобрений на мощном черноземе. Госхимиздат, 1962. Гушин И. В. Сб. научн. работ Краснокутской селекц. станции за 1944—1948 гг. 1950. Дадыкин В. П. ДАН СССР, 1956, 106, 5. Данилова Н. С. Физиология растений, 1966, 13, 1. Демиденко Т. Т., Барнинова Р. А. ДАН СССР, 1940, 26, 3. Демиденко Т. Т., Попов В. П. Химизация соц. земледелия, 1937, 1. Демиденко Т. Т., Рухлядова Н. М. Изв. АН СССР, сер. биол., 1944, 1. Долгушин Д. А. Внутрисортное скрещивание. М., 1937. Домонтович М. К. Из результатов вегетационных опытов и лабораторных работ, 1923, 12. Домонтович М. К. Тр. НИУ, 1928, 52. Дорофеев В. Ф. Бот. журн., 1962, 47, 3. Дорохов Л. М. Тр. Кишиневск. с.-х. ин-та им. Фрунзе, 1957, 13. Дроздов С. Н. Автореф. дисс. Ленинградск. с.-х. ин-та. 1957. Дубинина И. М. Физиология растений, 1965, 12, 4. Духонь Ф. Международн. с.-х. журн., 1965, 4. Евсеев И. Изв. АН СССР, сер. 7, 1935, 1. Елнсева О. И. Автореф. канд. дисс. М., 1967. Ермолаева Е. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. IV, 1938. Зайцева М. Г. Физиология растений, 1961, 8, 3. Зенюк А. В. Медные удобрения под зерновые культуры на осушенных болотах. Изд. ВАСХНИЛ, 1937. Знаменская Л. А. Бот. журн. 1939, 24, 4. Зуев Л. А. Морфогенез растений, 1, Изд-во МГУ, 1961. Зуев Л. А., Голубева П. Ф. ДАН СССР, 1954, 96, 2; Тр. Всес. научно-техн. конф. по применению радиоактивных и стабильных изотопов в народном хозяйстве. М., Изд-во АН СССР, 1958. И в а-

нов П. К. Яровая пшеница. ОГИЗ, 1948. Ильинская - Центилович М. А., Тетериченко К. Г. Изв. АН СССР, сер. биол., 1963, 1. Ильинская - Центилович М. А., Гурьев Б. П. ДАН СССР, 1957, 113, 1. Казанская Л. Н. Физиология растений, 1960, 7, 2. Калийные удобрения, 1938, 1964, М.—Л., «Колос». Калинин А. Ф. ДАН СССР, 1953, 88, 2. Калининский Я. Н. Культура пшеницы. 1885. Кальт-А. Я. Укр. н.-и. ин-т соц. земледелия, науч. зап., 1940, 1, 2; ДАН СССР, 1940, 29, 4. Катыльмов М. В. Значение бора в земледелии СССР. М., Сельхозгиз, 1948; Микроэлементы и микроудобрения. М., «Химия», 1965. Кацнельсон С. М. Докл. ВАСХНИЛ. Растениеводство, 1940, 10, 11. Киселев П. Г. Автореф. канд. дисс. Саратовск. с.-х. ин-т, 1954. Княк Г. С. Яровая пшеница. Киев, Изд-во АН УССР, 1957. Клечковский В. М., Богаев Д. Докл. ТСХА, 1949, 10. Клипиков Н. В. Тр. ВИЗХ, 1936, 7. Княгиничев М. И. Биохимия пшеницы. М., Сельхозгиз, 1951. Козицина И. А. Автореф. канд. дисс. НИУИФ, 1952. Кокин А. Я. Физиология растений, 1957, 4, 4. Колосов И. И. Сб., посвящ. памяти акад. Д. Н. Прянишникова. М., Изд-во СССР, 1950; Поглотительная деятельность корневых систем растений. М., Изд-во АН СССР, 1962. Колосов И. И., Теумин Л. С. Химизация соц. земледелия, 1941, 4. Конарев В. Г., Слепченко Н. В. Уч. зап. Чкаловск. гос. пед. ин-та, 1955. 7. Кореньков Д. А. Земледелие, 1961, 5. Корнилов А. А. ДАН СССР, 1951, 78, 4. Коровин А. И. ДАН СССР, 1957, 115, 6. Кочергина Н. А. Сельское хозяйство Сев.-зап. зоны, 1959, 8. Кравцова Б. Е. ДАН СССР, 1957, 115, 4. Красноок Н. П. ДАН СССР, 1940, 28, 6. Красовская И. В. Пробл. 1955, 2; ДАН СССР, 1947, 74, 5; Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 1925, 16, 5. Кретович В. Л., Коган З. С. Физиология сельскохозяйственных растений, 2. Изд-во МГУ, 1967. Кружиклин А. С. Биологические особенности орошаемых культур. М., Сельхозгиз, 1954. Кудряшев С. Пшеницы Узбекистана. Ташкент, 1952. Кузьян З. Г. Сб. научн. трудов Калаш. с.-х. опытно-станции, 1961, 1. Кукса И. Н. Влияние минерального питания на морозоустойчивость и урожайность озимых пшениц. М., 1937. Кулаева О. И., Силина Е. И., Курсанов А. Л. Физиология растений, 1957, 4, 6. Куликова Л. И. Тр. Омск. с.-х. ин-та, 1946, 20. Кумаков В. А. Тр. Гродненск. с.-х. ин-та 1954, 1. Куперман Ф. М. Биологические основы культуры пшеницы, 1. Изд-во МГУ, 1950; Наука и передовой опыт, 1958, 10. Куперман Ф. М., Дворянкин Ф. А., Ростовцева З., Ржанова Е. И. Этапы формирования органов плодоншения злаков. Изд-во МГУ, 1955. Курсанов А. Л. Изв. АН СССР, 1962, 5. Лайков И. А. Соц. зерновое хоз-во, 1936, 2; Тр. ВИЗХ, 1937, 7. Лажбин А. З. Тр. Омск. с.-х. ин-та, 1938, 3; 1949, 21; Микроэлементы в жизни растений и животных. М., Изд-во АН СССР, 1952. Лапшина А. Н. Вестн. с.-х. наук, 1941, 3. Ларухина О. А. Фосфорные удобрения, вып. 159. М., Госхимиздат, 1958. Лашкевич Г. И. Применение микроудобрений на торфянистых почвах. Минск, 1955. Левичкий А. Г., Балашов Л. Л. Тр. НИУ, 1928, 54. Ляпшина З. Ф. Физиология растений, 1967, 14, 1. Мазель Ю. Я. Автореф. канд. дисс. ТСХА, 1967. Максимов Н. А. Физиология растений. ОГИЗ, 1948. Манзюк С. Г. Булл. Укр. н.-и. ин-та растениеводства, селекции и генетики, 1958, 2. Мачков Ф. Ф. Внекорневое питание растений. Киев, Изд-во АН УССР, 1957. Менабде В. Л. Пшеница Грузии. Тбилиси, Изд-во АН Груз. ССР, 1948. Минина Е. Г., Некрасов А. Тр. комис. по ирригации, 1936, 8. Мишин П. Я. Агрохимия, 1967, 2. Могилевцева Н. А., Овчинников П. П., Филимонова Т. Г., Юдирова А. И. В сб.: «Действие удобрений на урожай и его качество». М., «Колос», 1965. Морозова А. Е. Тр. Почв. ин-та им. Докучаева. М., «Наука», 1966. Мосолов И. В. Химизация соц. земледелия, 1938, 7; 1940, 6; Вестн. с.-х. науки, 1941, 3; Сов. агрономия, 1948, 1. Мосолов И. В., Карандашов Л. Г. Агрохимия, 1964, 8. Мосолов И. В., Панова А. В. Селекция и семеноводство, 1952, 10. Надирадзе М. А. Научн. конф. Тбилисс. гос. ун-та, 1962. Найдин П. Г. Вестн. с.-х. наук, агротехника, 1940, 4; Удобрение

зерновых и и зернобобовых культур, 1963. Насиров М. Селекция и семеноводство, 1964, 6. Николаев И. В. Тр. Вост.-сиб. ун-та, 1934, 2. Ничипоревич А. А. Физиология растений, 1956, 1, 2; В сб. «Биологические основы орошаемого земледелия». М., Изд-во АН СССР, 1957; Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. М., Изд-во АН СССР, 1963; Физиология сельскохозяйственных растений, 2. Изд-во МГУ, 1967. Новацкий А. Возделывание хлебов. М., 1930. Носатовский А. И. Пшеница. М., «Колос», 1965. Овечкин С. К. Научн. зап. Укр. н.-и. ин-та соц. земледелия, 1940, 1, 2. Окунцов М. М. В сб.: «Микроэлементы в жизни растений и животных». М., Изд-во АН СССР, 1952. Островская Л. К. Физиологическая роль меди и основы применения медных удобрений. Киев, 1961. Пейве Я. В. В сб.: «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Рига, Изд-во АН Латв. ССР, 1956; Микроэлементы и урожай. Биохимия почв. М., Сельхозгиз, 1961; Тр. лаборатории биохимии почв и микроорганизмов, 1961, 3; Руководство по применению микроудобрений. М., 1963. Перекальский Ф. М. Яровая пшеница. ОГИЗ, 1961; Петин Н. С. Тр. комиссии по ирригации, 1936, 8; Физиология орошаемой пшеницы. М., Изд-во АН СССР, 1959. Петин Н. С., Зак Т. А. Докл. ВАСХНИЛ, 1940, 8. Пиневиц В. В. Вестн. Ленинградск. ун-та, 1960, 3. Плешков Б. П., Ивонко Ш., Антонова Т. В. ДАН СССР, 1957, 117. Плешков Б. П., Савицкайте Е. М. Химия в сельском хозяйстве, 1965, 3. Подвалкова И. А. Физиология растений, 1962, 9, 1. Попова М. И., Куколкин И. Тр. комиссии по ирригации, 1936, 8. Потапов А. И. Сов. ботаника, 1934, 2. Потапов Н. Г. ДАН СССР, 1955, 105, 3; Физиология сельскохозяйственных растений, 2. Изд-во МГУ, 1967. Потапов Н. Г., Суманова В. Е. Физиология растений, 1966, 13, 4; Докл. высш. школы, биол. науки. 1967, 3. Предко И. Г. Автореф. канд. дисс. Киев, 1958. Применение микроэлементов в сельском хозяйстве и медицине, 1956 (Москва); 1959 (Рига); 1963 (Киев). Прокошев В. Н. Калийные соли и их применение. Пермск. книжн. изд-во, 1965. Ронин М. Е. Земледелие, 1961, 2. Прусакова Л. Д., Бокарев К. С., Капельщикова Л. М., Чиждова С. И. Физиология растений, 1967, 14, 1. Прянишников Д. Н. Результаты вегетационных опытов за 1899—1900 гг. и 1901—1903 гг.; Азот в жизни растений и земледелия. М., 1945; Избр. соч., 2, 1952; 3, 1953. Изд-во АН СССР. Пшеница в СССР. М., Гос. изд-во с.-х. литературы, 1957. Пушкарев Н. И. Изв. по опытно-делу Дона и Сев. Кавказа, 1925, 7. Пчелкин В. У. Калий. М., «Колос», 1965; Почвенный калий и калийные удобрения. М., «Колос», 1966. Ратнер Е. И. Вопросы травопольной системы земледелия, 1. М., Изд-во АН СССР, 1952. Ремесло В. Н. Озимая пшеница Мироновка 264 и Мироновка 808. М., «Колос», 1964. Рзаев Н. Д. Автореф. канд. дисс. Баку, 1962. Рислер Е. Пшеницы. 1888. Рубин Б. А. Арциховская Е. В., Озерецковская О. Л. Физиология сельскохозяйственных растений, 1. Изд-во МГУ, 1967. Сабинин Д. А. Бюлл. отд. земледелия ГИОА, 1928, 15; Тр. Московск. Дома ученых, 1937, 1; Минеральное питание растений. М., Изд-во АН СССР, 1940. Савицкайте Е. М., Плешнов Б. П. Докл. ТСХА, 1961, 70; 1962, 79. Савицкий М. С. Биологические и агротехнические факторы высоких урожаев зерновых культур. М., Сельхозгиз, 1948. Сазонов В. Журн. опытно-агрономии, 1917, 18, 1—4. Сапегин А. А. ДАН СССР, 1938, 18, 3. Изв. АН СССР, сер. биол., 1940, 4. Седенко Д. М. В сб. «Растение и среда», 4. М., Изд-во АН СССР, 1961. Семенов О. Г. В сб.: «Биологический контроль в сельском хозяйстве». Изд-во МГУ, 1962; Рефераты научн. сообщений. Изд-во МГУ, 1965. Слезкин П. Р. К вопросу о влиянии среды на развитие корневой системы. 1893. Смирнов А. М. Физиология растений, 1957, 4. Стайлс В. Микроэлементы в жизни растений и животных. М., ИЛ, 1949. Станков Н. З. Химизация соц. земледелия, 1938, 5; Докл. ВАСХНИЛ, 1939, 13. Корневая система полевых культур. М., «Колос», 1964. Старостин Е. А. Яровая пшеница на Дальнем Востоке. Хабаровск, 1965. Соколов А. В. Агрохимия фосфора. М., Изд-во АН СССР, 1950; Химизация соц. земледелия, 1939, 8. Стебут К. А. Тр. Сара-

товск. обл. с.-х. опытн. станции, 1915, 3. Степанов Н. С. Автореф, канд. дисс. М., 1963. Стрельникова М. Химизация соц. земледелия, 1937, 5. Сулейманов И. С. Культура пшеницы в Казахстане, 1957. Суманова В. Е. Автореф, канд. дисс. М., 1966. Тагмазян И. А. ДАН СССР, 1951, 76, 4. Тарановская М. Г. Методы изучения корневых систем. М., Сельхозгиз, 1951. Трнзю С. И. Тр. конф. по мелиорации и освоению болотных и заболоченных почв. Минск. Изд-во АН БССР, 1956. Трубецкова О. М., Семенова О. С. Тр. комиссии по ирригации, 1936, 8. Туева О. Ф. Изв. Биохим. ин-та при Пермск. гос. ун-те, 1929, 6, 6; Фосфор и питание растений. М., «Наука», 1966. Тулайков Н. М. Отчет Безенчукск. с.-х. опытн. станции. 1912, 2; Журн. опытн. станции, 1914, 15, 1; Химизация соц. земледелия 1937, 6. Туркова Н. С. ДАН СССР, 1944, 13, 2; В сб.: «Рост растений». Львов, 1959. Турчин Ф. В. О природе действия удобрений. М., 1936; Докл. майской сессии АН СССР. В сб. «Агрохимия и почвоведение», 1936; ДАН СССР, 1947, 57, 1; В сб. «Памяти акад. Д. Н. Прянишникова»: М., Изд-во АН СССР, 1959; В сб.: «Азотные удобрения». М., «Колос», 1966. Уайт Ф. Р. Культура растительных тканей. М., ИЛ, 1949. Угаров А. Н. Автореф. канд. дисс. 1962. Удовенко Г. В., Минько И. Ф. Физиология растений, 1966, 13, 2. Удольская Н. Л. Зап. Омск. опытн. станции зернового хоз-ва, 1932; Федоровский Д. В. Тр. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева АН СССР, 1953, сер. 3, 8. Фляхсбергер К. А. Пшеницы, 1, 1935. Халабуда Л. П. Приемы повышения устойчивости озимой пшеницы и клевера против неблагоприятных условий внешней среды. Киев, Изд-во АН УССР, 1954. Хорьков Д. В. В сб.: «Калийные удобрения». М., «Колос», 1964. Химия в сельском хозяйстве. М., Сельхозгиз, 1964. Хотько А. Е., Букин Е. П. Земледелие, 1959, 3. Церлинг В. В. Применение микроудобрений. Изд. ВАСХНИЛ, 1941; Тр. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева АН СССР, 1950, 33; Почвоведение, 1958, 1. Чижов Б. А. Тр. Ин-та засухи, 1931, 1, 2; ДАН СССР, нов. сер. 1946, 4; Соц. зерновое хоз-во, 1946, 2—3; Тр. Саратовск. с.-х. ин-та, 1947, 9(16); Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1949, 6, 2. Чижов Б. А., Рохлеев В. Д., Славин П. С., Фокеев П. П. Применение удобрений под зерновые культуры. Саратов, 1939. Чириков Ф. В. Агрохимия калия и фосфора. М., Сельхозгиз, 1956. Школьник М. Я. Значение микроэлементов в жизни растений и земледелии. М., Изд-во АН СССР, 1950; Бот. журн., 1967, 52, 2; Физиология сельскохозяйственных растений, 2. Изд-во МГУ, 1967. Школьник М. Я., Макарова Н. А. Микроэлементы в сельском хозяйстве. М., Изд-во АН СССР, 1957. Шнейдевид В. Питание сельскохозяйственных растений. М., Сельхозгиз, 1933. Штраусберг Д. В. Физиология растений, 1958, 5, 3. Щеглова О. А., Чернышева Е. В. Тр. по защите растений, сер. 3, 1933, 3. Эйдельман З. Изв. н.-и. ин-та им. Лесгафта, 1934, 17, 18. Яньшина М. Я. Соц. зерновое хоз-во, 1937, 5. Agulhon H. Ann. Inst. Pasteur, 1910, 24. Aladjem R. Royal Agr. Soc. Egypt. Techn. Section. Bull., 1952, 40. Ausorge H. Zeitschr. Land. versuchs. u. Untersuchungen, 1957, 3, 6. Burgevin H., Henin S. Ann. Agron., 1939, 9, 6. Blair A., Prince A. New Jersey Agr. Exp. Sta. Bull., 1940, 677. Bockholt K. et al. Acker und Pflanzenbau, 1962, 75, 19. Bodo G. Qual. plant et mater veget., 1960, 6, 3—4. Bosenmark N. Physiol. Plant., 1954, 7, 3. Brenchley W. Ann. Bot., 1929, 43, 169. Bryant M., Towden L. Ann. Bot. (N. S.), 1959, 23, 65. Burg van D. Fert. Soc. (Engl.) Proc., 1963. Burstrom H. Ann. Agr. Coll. Sweden, 1946, 13. Coic V. C. R. Acad. Agric. Paris, 1950; Ann. Agronom., 3. Paris, 1952; Progressive Whelt production. Geneva, 1960. Crowther E., Basu J. J. Agric. Sci., 1931, 21. Davidson J., Le Clerk J. A. J. Agric. Res., 1923, 23, 1. Davidson J., Shollenberger J. Cereal Chem., 1926, 3, 3. Dennis R. W., O'Brian D. G. Plant Husbandry. Dep. Res. Bull., 1937, 5. Dev G. Agrochimica, 1963, 8; 1965, 9. Devay M. Acta Agr. Acad. Scioting, 1965, 14, 1966, 15, 1967, 16. Draghetti A. L'Italia agricola, 1928, 5; 1959, 9. Drescić P., Ievtic S. Inst. la natarstvo NRS. Novi Sad, 1961. Ebert D., Feldhaus K. Die Deutsche Landwirtschaft

(DDR), 1965, 16, 8. Eck H., Eteward H. *Agronom. J.*, 1963, 55, 6. Ewald E. *Zeitschr. Pflanzenzucht*, 1965, 88, 3. Fabri A. *Ann. della R. Staz. sper. agr. di Modena*, 1932—1934, 3. Fudge J. *Alabama Agr. Exp. Sta. Bull.*, 1928, 227. Fowden L. *Biochem. J.*, 1952, 50; *Ann. Bot. (N. S.)*, 1954, 18. Gericke W. F. *Science*, 1920, 52; *Soil Sci.*, 1922, 14, 1, *Bot. Gaz.*, 1925, 50, 7; *J. Agric. Res.*, 1927, 35, 2, *Cer. Chem.*, 1933, 10, 4. Geodewage M. A. L. *Soil Sci.*, 1937, 44, 3. Gericke S., Bärman C. *Phosphorsäure*, 1960, 20, 3—4. Grunes D. *Adv. Agron.*, 1959, 11. Günzel J. L. *Akker und Pflanzenbau*, 1964, 41, 6. Kanwar J. S., Bhumbra D. R. *Indian J. Agron.*, 1959, 4, 2. Kessler E. *Ann. Rev. of Plan. Phys.*, 1964, 15. Кочућ М. *Исхрана пшенице азотом под условима ниских температура*. Београд, 1963. Larson C. *Vaxthäringsnytt*, 1960, 16, 4. Leo Wei Ming et al. *Rhode Island Agr. Exp. Sta. Bull.*, 1959, 344. Lycklam a J. C. *Acta Bot. Neerlandica*, 1963, 12. Mattingly G. *Fertiliser Soc. (Engl.) Proc.*, 1963, 75. Michael G., Blume B., Faust H. Z. *Pflanzenernähr. Dung. und Bodenkunde*, 1961, 92. Miller L. B., Bauer F. Ch. *Agron. Expl. Sta. Bull.*, 1944, 503. Mirzinka J., Jovanović-Tesić B. *Inst. Agricult. Scmun Polje Kruseval. Res.*, 1962, 48. Modgal S. C., Das K. C. *Indian J. Agron.*, 1963, 8, 2. McNeal F. H. et al. *Agronom J.*, 1963, 55, 3. Nissen O. et al. *Penn Agr. Expl. Sta. Bull.*, 1950, 533. Paris P. *Ricerca Sci.*, 1962, Ser. B 2, 4. Peterson R. *Wheat Botany cultivation and utilization*. London—N. Y., Interscience, 1965. Petrie A. *Aust. J. Expl. Biol. Med. Sci.*, 1937, 15, 38. Percival J. *The Wheat Plant a Monograph*. London, 1921. Plavsić N., Gazi V. *Agronomski glasnik*. Zagreb, 1960. Поповић З., Костић М., *Savremena poljoprivreda*, 1966, 11—12, Novi Sad. Primost E. *Qual. plant et mater. veget.*, 1960, 6, 3—4. Prince A. et al. *Soil Sci.*, 1941, 52, 4. Psenica. *Ladruzna knjiga*. Belgrad. 1965. Пшеницата в България, София, 1965. Read D. W. L., Beaton J. D. *Agronom J.*, 1963, 55, 3. Rohde C. *Agronom J.*, 1963, 55, 5. Rihm E. E. *World Crops*, 1965, 17, 1. Sarić M. et al. *Savremena poljoprivreda*, 1966, 11—12, Novi Sad. Seatz L., Stanberry C. *Fert Technol. Usage*, 1963. Selke W. *Dtsch Landwirtschaft*, 1959, 10, 4. Sorokin H., Sommer A. *Amer. J. Bot.*, 1929, 16, 1. Späldon E. *Polnohospodarstvo, Rovnik*, 1962, 9, 5—6. Späldon E., Andrašćik M. *Sbornik vysoky skoly Polnohospodarsky v Nitre*, 1961. Späldon E., Andrašćik M., Adamovsky F., Huska J. *Sbornik vysoky skoly polnohospodarskey v Nitre*. 1964. Spencer D. *Handbuch des Pflanzenphysiologie*, 1958, 8. Stickler F. et al. *Agron. J.*, 1964, 56, 6. Street H. E., Sheat D. E. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, 1958, 8. Terman G. et al. *Agronom. J.*, 1961, 53. Thorne G. N., Watson D. J. *Agric. Sci.*, 1955, 46, 4. Turner T. W. *Amer. J. Bot.* 1922, 1, 8. Valente-Almeido L. A. *J. Ann. Inst. Super*, 1961—1962, 24. Vincent M. *Ann. agronomiques*, 1930. Warder F. G. et al. *Canada J. Soil Sci.*, 1963, 43, 1. Watson D. J. *Advances Agron.*, 1952, 4; *Ann. Bot. N. S.*, 1958, 22, 85. Weaver J. E., Jean F., Crist J. *Carnegie Inst. Wach. Publ.*, 1922, 316. Weissman G. S. *Amer. J. Bot.*, 1951, 38, 3. Williams R., Shapter R. *Austr. J. Biol. Sci.*, 1955, 8.

Фотосинтезу пшеницы издавна уделялось большое внимание, так как с ним связывали формирование урожая этой важнейшей сельскохозяйственной культуры. Имеются интересные работы, посвященные результатам изучения особенностей образования пигментов в процессе зеленения, изменения интенсивности и химизма фотосинтеза в ходе онтогенеза в зависимости от условий существования, переходным процессам в фотосинтезе, связи фотосинтеза и урожая и т. д. Тем не менее современные представления о структуре и функциях фотосинтетического аппарата сложились в большей степени на основе информации, полученной в опытах не на пшенице, а на водорослях и таких высших растениях, как, например, шпинат, из которых можно легко извлечь достаточно активные хлоропласты, не растерявшие в ходе извлечения своих основных функций.

Однако, несмотря на то, что пшенице в этом отношении «повезло» меньше, чем шпинату и хлорелле, все же можно нарисовать достаточно полную картину изменений в функционировании фотосинтетического аппарата у пшеницы, начиная от прорастания зерновок и кончая их образованием и созреванием. Особое внимание будет обращено на зависимость фотосинтеза от условий существования растений, а также на связь фотосинтеза с другими процессами, в первую очередь с образованием урожая зерна.

ПИГМЕНТЫ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ПШЕНИЦЫ

Пигментная система хлоропластов играет большую роль в первичных фотофизических процессах и фотохимических реакциях, с которыми связано выделение кислорода, образование НАДФ·Н и АТФ. Кроме того, пигменты участвуют в формировании специфической структуры фотосинтетического

аппарата, поскольку является элементами структуры хлоропластов.

Вызывает интерес еще недостаточно хорошо изученный вопрос об изменениях в пигментной системе и структуре пластид при освещении этиолированных тканей пшеницы (при появлении их из почвы). Этот процесс получил название зеленения, поскольку сопровождается быстрым и интенсивным накоплением хлорофилла и позеленением этиолированных листьев.

Таблица 77

Содержание желтых пигментов в зерновках и проростках пшеницы, выращивавшихся в темноте и на свету

Пигмент	Содержание пигментов, мкг на 1 г сырого веса		
	зерновки	проростки в темноте	проростки на свету
Неоксантин	—	11,9	5,9
Неидентифицированный ксантофилл	—	14,9	13,0
Виолаксантин	—	6,0	5,7
Лютеинэпоксид	1,6	10,9	23,3
Неозеаксантин	—	8,7	—
Лютеин	1,9	32,3	71,2
Каротины	0,7	7,0	61,4
Всего	4,2	91,7	180,5

Нужно заметить, что в процессе зеленения происходят значительные изменения в наборе и содержании желтых пигментов (Wolf, 1963). В табл. 77, составленной по данным работы Вольфа (Wolf, 1963), приводятся сведения, иллюстрирующие это положение. Если в зерновках обнаружено всего 4,2 мкг пигментов на 1 г сырого веса ткани и это в основном ксантофиллы, то в 7—10-дневных проростках, находившихся все время в темноте, содержание желтых пигментов увеличилось почти в 22 раза, а в «световых» — почти в 44 раза. В процессе прорастания зерновок и в молодых проростках было синтезировано четыре новых ксантофилла. Интересно то, что все пигменты, характерные для «световых» проростков, могут образовываться и в темноте. Под влиянием освещения происходит резкое увеличение содержания каротина, а также, в меньшей степени, лютеина и лютеинэпоксида, уменьшение содержания неоксантина и полное исчезновение неозеаксантина.

Основную массу пигментов фракции каротинов составлял β -каротин, в то время как обнаруживались лишь следы α -каротина (спектрофотометрическим методом).

Имеются данные о том, что изменения в содержании желтых пигментов, вызванные светом, не определяются непосредственным фотохимическим действием (Virgin, 1967). Это доказывается опытами с кратковременным (5-минутным) освещением этиолированных проростков пшеницы красным светом, после которого в течение длительного периода темноты содержание желтых пигментов (за исключением β -каротина) изменялось в том же направлении (но с меньшей интенсивностью), как и при непрерывном освещении. Создается впечатление, что короткая вспышка света дает старт (может быть, с помощью фитохромной системы) серии неизвестных реакций, которые после многочасового индукционного периода (в данном случае после 14-часового) завершаются появлением состояния хлоропластов, которое характеризуется высокой скоростью образования пигментов при последующем непрерывном освещении по сравнению с образованием пигментов в ранее не освещавшихся проростках.

В сформированных зрелых зеленых листьях до 98% всего количества желтых пигментов составляют β -каротин и три ксантофилла: лютеин, виолаксантин и неоксантин. В этих листьях наблюдается быстрая световая реакция взаимопревращения ксантофиллов, которая не наблюдается в этиолированных проростках или на ранних этапах зеленения листьев (Сапожников, 1965). Д. И. Сапожников с сотрудниками выдвинул, но еще недостаточно доказал предположение о роли системы виолаксантин \rightleftharpoons лютеин в выделении кислорода фотосинтеза. В результате действия света происходит превращение молекулы виолаксантина в молекулу лютеина с последующим выделением молекулярного кислорода; в результате же темного окисления молекулы лютеина за счет воды вновь регенерируется виолаксантин.

Содержание желтых пигментов закономерно изменяется в ходе онтогенеза. В. А. Новиков и В. В. Витковская (1959) на примере яровой пшеницы Диамант показали, что имеется связь между развитием растений и содержанием каротиноидов в листьях. Обнаружено накопление каротина от стадии яровизации до конца критического периода, с последующим некоторым уменьшением, и повышение содержания ксантофилла. При задержке развития с помощью искусственного укорачивания продолжительности дня накопления каротиноидов не происходит (рис. 61). Соотношение же ксантофилла и каротина существенно не зависит от стадийного состояния растений.

Р. С. Лимарь и Г. Н. Никулина (1965), изучая изменения в содержании желтых пигментов у пшеницы Диамант и озимой неярвизированной пшеницы Колхозница, тоже обнаружили, что содержание каротина связано с фотопериодической индукцией и увеличивается при переходе к репродук-

ции. Однако содержание лютеина и виолаксантина не зависело от прохождения световой стадии, закономерно увеличиваясь с возрастом во всех вариантах опытов.

Судя по исследованиям, проведенным с различными видами растений, изменение условий существования может сказаться на содержании желтых пигментов. К сожалению, сведений подобного рода о каротиноидах пшеницы очень мало.

Имеются данные, что медные удобрения увеличивают содержание каротина в листьях пшеницы (Lucas, 1948). Найдено, что под влиянием почвенной засухи увеличивает содержание каротина и особенно лютеина и уменьшается количество виолаксантина (Тарчевский, 1964). Повышение содержания суммы желтых пигментов может играть защитную роль, предохраняя от фотоокисления хлорофилл (Красновский, Дроздова, Пакшина, 1960; Осипова, Ашур, 1963). Представляет интерес изменение соотношения ксантофиллов — виолаксантина и лютеина под влиянием почвенной засухи. Можно предположить, что обнаруженное в этих условиях уменьшение отношения виолаксантина : лютеин происходит вследствие

значительного торможения темновой реакции взаимопревращения виолаксантина и лютеина, в то время как световая реакция или заторможена в меньшей степени, или засуха не влияет на ее интенсивность. Кстати, имеется мнение (Эйдельман, Попова, Ширяева, Черняева, 1963), что подавление темновой реакции взаимопревращения ксантофиллов может привести к выключению системы виолаксантин — лютеин, обеспечивающей не только выделение кислорода, но и синтез макроэргов (АТФ).

Несмотря на то, что желтым пигментам придается все большее значение, основную роль в фотофизических и фотохимических реакциях хлоропластов играют все же зеленые пигменты.

Хлорофилл образуется в процессе зеленения из протохлорофилла, причем эта световая реакция протекает очень быстро: через 30 сек освещения этиолированных проростков пшеницы остаются лишь следы протохлорофилла. Пшеница — излюбленный объект при изучении особенностей биосинтеза

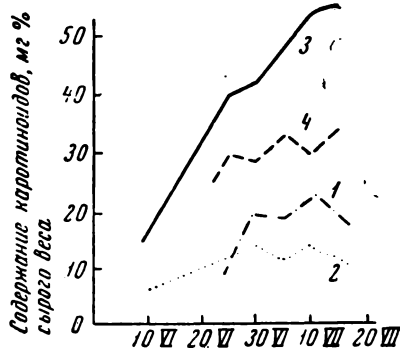


Рис. 61. Динамика содержания каротиноидов в листьях яровой пшеницы
 Дамант
 1, 2 — каротин; 3, 4 — ксантофилл;
 1, 3 — естественный фотопериод;
 2, 4 — короткий день

хлорофилла в процессе зеленения, поэтому можно достаточно подробно описать этот процесс.

В связи с тем, что предшественником хлорофилла является протохлорофилл, представляет интерес выяснение особенностей его образования. Для этого обычно применяют следующий методический прием: этиолированные проростки пшеницы, в которых протохлорофилла обычно содержится около 10 мг/кг свежего веса, выставляются на свет. Весь протохлорофилл за это время превращается в хлорофилл. Затем проростки помещаются в темноту и в них наблюдается синтез протохлорофилла в зависимости от условий проведения опытов. Оказалось, что то количество протохлорофилла, которое содержится в этиолированных проростках пшеницы до освещения, восстанавливается в темноте лишь через 6—9 час.

Свет стимулирует синтез протохлорофилла (Гюббенет, 1951), что доказывается опытами, в которых количество этого пигмента увеличивалось в четыре раза и больше при помещении этиолированных проростков попеременно то на свет, то в темноту. Для образования протохлорофилла необходим кислород или в случае его отсутствия окислительно-восстановительная система с гН не ниже 18—20. Синтез протохлорофилла зависит от температуры, не наблюдается при 0°, но постепенно усиливается при повышении температуры вплоть до 32°.

Квантовый выход реакции превращения протохлорофилла в хлорофилл равен 0,5 (по одному кванту на присоединение каждого атома водорода). Временной ход образования хлорофилла в процессе зеленения имеет свои характерные черты.

Еще Рудольфом (Rudolph, 1933) было установлено, что наиболее интенсивный синтез хлорофилла у пшеницы осуществляется в первый и пятый часы освещения. Опыты Гюббенет (1938) подтвердили, что наиболее продуктивны первые 3—6 мин освещения, затем интенсивность образования хлорофилла сильно замедляется и лишь через 4 час снова наблюдается подъем в синтезе хлорофилла, не исчезающий до конца процесса зеленения.

В настоящее время общепринято, что образование хлорофилла у пшеницы под влиянием света разделяется на три фазы (Virgin, 1963). Первая фаза (рис. 62) соответствует фотохимическому превращению протохлорофилла в хлорофилл. Этой реакции посвящена довольно большая литература (Гюббенет, 1951). Можно считать доказанным, что в хлоропластах в хлорофилл превращается не свободная форма протохлорофилла, а комплекс протохлорофилл — белок, имеющий молекулярный вес около 1 000 000. Это так называемый хлорофиллоген, или протохлорофилловый голохром.

После быстрого превращения всего протохлорофилла в хлорофилл наступает относительно длинная (у пшеницы 2—3 час) лаг-фаза, во время которой, как правило, наблюдается слабое увеличение содержания хлорофилла. Вторая фаза обусловлена низкой скоростью образования протохлорофилла или протохлорофиллида (в зависимости от вида растения в темноте накапливается или протохлорофилл или его бесфитольная форма — протохлорофиллид). У пшеницы преобладает протохлорофиллид. Интересно то, что во время протекания первой фазы зеленения отношение протохлорофилл: протохлорофиллид не меняется, что указывает на равную степень вероятности превращения обеих форм в хлорофилл и хлорофиллид. Образующийся хлорофиллид быстро фитолузируется, превращаясь в хлорофилл полностью за 30—60 мин (даже в темноте, в отличие от превращения протохлорофиллида в протохлорофилл).

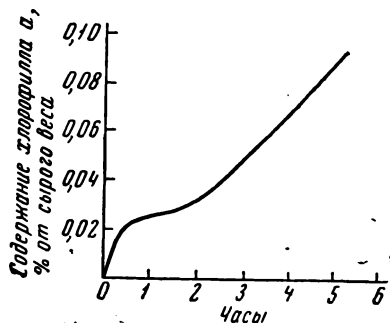


Рис. 62. Динамика образования хлорофилла в процессе зеленения у пшеницы

Некоторые исследователи связывали лаг-фазу с медленным синтезом не только зеленого предшественника хлорофилла, но и каротиноидов, с точки зрения ряда авторов (Rudolph, 1933; Годнев, 1940), являющихся поставщиками углеводородной цепочки для фитольного «хвоста» хлорофилла. Более оправдано мнение о том, что фитол имеет общее с каротинами предшественника (Судьина, 1959).

Продолжительность лаг-фазы зависит от многих факторов, в том числе от особенностей питания листьев. Так, например, при введении в листья растворов сахаров продолжительность лаг-фазы сокращается.

Процесс визуально обнаруживаемого зеленения связан с третьей фазой, когда накопление хлорофилла вновь усиливается и длительное время проходит с большой скоростью. У пшеницы эта фаза продолжается с 3-го по 12-й часы непрерывного освещения. Снижение интенсивности накопления хлорофилла после второго подъема начинается после того, как накопится около 40% от конечного количества пигмента, независимо от температуры и времени.

Е. Г. Судьина (1959) связывает временной ход накопления хлорофилла в процессе зеленения у пшеницы с активностью хлорофиллазы, которая сильно повышается в первые минуты освещения этиолированных проростков, затем сни-

жается и вновь возрастает через несколько часов после непрерывного освещения.

Интересно, что при освещении сначала образуется хлорофилл *a*, в то время как хлорофилл *b* начинает накапливаться в заметных количествах лишь через 4 час после начала освещения этиолированных проростков.

Интенсивность образования хлорофилла при зеленении зависит от состояния листьев и условий проведения опытов. Н. Н. Гортикова и Д. И. Сапожников (1940) наблюдали одновершинную зависимость интенсивности накопления хлорофилла от возраста этиолированных проростков: максимальное количество хлорофилла образовывалось при освещении 9-дневных проростков, а в 13-дневных синтез хлорофилла уменьшался в 13 раз.

Найдена одновершинная зависимость образования хлорофилла при зеленении от освещенности и температуры. Максимальный синтез хлорофилла наблюдался при освещенности 25 000 лк и температуре 20° (Friend, 1960). Обнаружено, что наиболее интенсивное образование зеленых пигментов происходит в красных лучах спектра, что низкая оводненность неблагоприятно отражается на синтезе хлорофилла (Гюббенет, 1951).

Имеются сведения о действии некоторых ферментных ядов на образование хлорофилла при зеленении у пшеницы (Рубин, 1959). Азид и флюорид натрия ингибируют этот процесс, а цианистый натрий,— стимулирует. Интересно, что инфильтрация в листья соединений железа и, особенно, марганца в значительной степени уменьшала эффект ингибирования. Биосинтез зеленых пигментов угнетается и при действии окиси углерода. По мнению Б. А. Рубина (1959), изученные ингибиторы оказывают на образование хлорофилла или прямое действие (подавляя активность хлорофиллазы) или, что более вероятно, косвенное — нарушая работу цитохромной системы и, в первую очередь, цитохромоксидазы.

Содержание хлорофилла приближается к обычному, характерному для зеленых листьев уровню приблизительно через полтора дня после начала непрерывного освещения этиолированных проростков пшеницы. В настоящее время можно считать доказанным, что этот стационарный уровень обусловлен равенством скоростей синтеза и распада молекул хлорофилла, его постоянным обновлением в листьях. Однако эта точка зрения утвердилась не сразу, особенно в отношении закончивших рост листьев. Перкинс и Робертс (Perkins, Roberts, 1960, 1962), основываясь на данных своих опытов по измерению удельной радиоактивности хлорофилла в опытах с молодыми и «зрелыми» листьями пшеницы, поддержали положение С. Аронова (1959) о том, что после сформирования фотосинтетического аппарата образование новых молекул

хлорофилла прекращается. Был сделан вывод об отсутствии обновления хлорофилла и на основании опытов, в которых не обнаруживалось заметного накопления протохлорофиллида при затемнении закончивших рост листьев пшеницы (Virgin, 1961). Однако это положение опровергнуто исследованиями (Шлык, 1965), которые показали, что даже у старых листьев пшеницы, где хлоропласты уже сформированы, обнаруживается, хотя и более слабое, чем в молодых, но все же несомненное обратимое накопление протохлорофиллида при затемнении. Несколько раньше это было обнаружено при изучении спектров низкотемпературной люминесценции листьев (Литвин, Красновский, Рихирева, 1959; Литвин, 1965). Аналогичная проверка (Шлык, 1965) упоминавшегося выше факта, обнаруженного Перкинсом и Робертсом, тоже не подтвердила их выводов. Даже в первом листе пшеницы, в два раза превышавшем возраст листьев, использовавшихся в опытах этих авторов, в хлорофиллах *a* и *b* и их фрагментах обнаруживалась достаточно большая радиоактивность после фотосинтетического усвоения $C^{14}O_2$.

Интенсивность обновления хлорофилла зависит от условий существования растений. Так, например, в опытах спешницей Гордеиформе 496 было показано, что под влиянием почвенной засухи происходит снижение интенсивности включения радиоактивного углерода из $C^{14}O_2$ как в хлорофилл *a*, так и в хлорофилл *b* (Тарчевский, 1964).

После окончания процесса зеленения содержание хлорофилла увеличивается до начала цветения, а затем уменьшается. Найдено (Новиков, Витковская, 1959), что при этом содержание хлорофилла *a* изменяется сильнее, чем хлорофилла *b*, вследствие чего отношение хлорофиллов *a/b* в ходе онтогенеза пшеницы изменяется (табл. 78), достигая максимума

Таблица 78

Динамика содержания хлорофиллов *a* и *b* в листьях яровой пшеницы Диамант (в мг/г сырого веса)

Дата	Стадия	Содержание хлорофилла		
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a/b</i>
24/VI	Яровизация	3,42	1,68	2,03
1/VII	Начало световой	3,92	2,05	1,92
8/VII	Световая	4,48	2,03	2,20
13/VII	Конец световой	5,52	2,03	2,20
19/VII	Начало «критического» периода	6,06	2,13	2,82
25/VII	«Критический» период	7,11	2,32	3,07
29/VII	Конец «критического» периода	8,00	2,29	3,48
3/VIII	Начало цветения	10,36	2,34	4,40
8/VIII	Конец цветения	8,17	3,04	2,66

в фазе начала цветения. Задержка развития на световой стадии неблагоприятным фотопериодом останавливает накопление хлорофилла *a* и почти не отражается на содержании хлорофилла *b*.

Хлорофилл образуется не только в листьях, но и в других органах пшеницы: влагалищах листьев, стеблях, колосьях (в зерновках, колосковых чешуях, остях) и даже в корнях при их освещении (Vjörn, 1967).

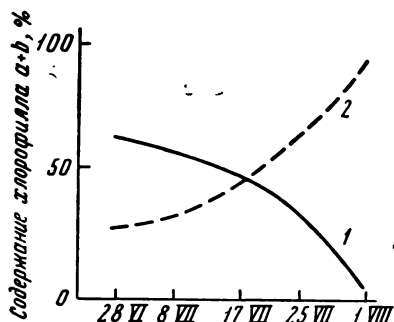


Рис. 63. Изменение содержания хлорофилла в различных органах пшеницы (в % от общего количества в растении) по мере развития и созревания зерна

1 — листья с влагалищами; 2 — стебли и колосья

Содержание хлорофилла после образования различных надземных органов изменяется в них по одновыпуклой кривой (табл. 79), уменьшаясь к концу вегетации (Birecka, Dakić-Włodkowska, 1964). Интересно, что доля хлорофилла в колосьях и стеблях, рассчитанная в процентах от всего хлорофилла растений, растет по мере развития и созревания зерна пшеницы (рис. 63, построенный по данным табл. 79).

Подобные данные еще раньше были получены Ф. Ф. Мацковым (1938), обнаружившим, что начиная с фазы

колошения абсолютное и относительное количество хлорофилла в листьях постепенно уменьшается, а в листовых влагалищах, стеблях и колосьях возрастает.

Большое влияние на образование хлорофилла в листьях пшеницы оказывают удобрения, особенно азотные (Lal, Sah, Jha, 1946). Они, как правило, не оказывали влияния на количество хлорофилла в растениях второго поколения. Лишь семена пшеницы, получившей калийное удобрение, дали растения со значительно сниженным содержанием хлорофилла.

Много внимания изучению действия удобрений на содержание хлорофилла в листьях пшеницы уделил Л. М. Дорохов (1957). По его данным, обильное азотное питание значительно повышает концентрацию хлорофилла в листьях, и общее количество в расчете на одно растение (табл. 80), независимо от фазы развития, в которую оно дается растениям. По-иному реагирует пшеница на внесение фосфорных удобрений. В первые 15—20 дней жизни растения не проявляют отрицательной реакции на малое содержание фосфора в почве и даже, более того, фосфатное удобрение может привести в это время к затормаживанию синтеза хлорофилла. У озимой пшеницы обильное фосфорное питание понижает концентрацию

Таблица 79

**Распространение хлорофилла среди различных органов
растений яровой пшеницы (в мг на растение или отдельные
органы)**

Орган растения	28/VI	8/VII	17/VII	25/VII	1/VIII
Листовые пластинки					
Верхнего листа	0,96	0,94	0,66	0,16	—
Второго сверху	0,93	0,70	0,55	0,06	—
Третьего листа	0,31	0,16	—	—	—
Четвертого листа	0,04	—	—	—	—
Влагалища листьев					
Верхнего листа	0,65	0,56	0,53	0,31	—
Второго сверху	0,27	0,22	0,20	—	0,02
Третьего	0,10	0,08	0,09	0,08	—
Четвертого	0,02	—	—	—	—
Междоузлия					
Первое сверху открытое	0,11	0,65	0,71	0,51	—
Закрытое влагалищем верхнего листа	0,24	0,23	0,19	0,09	—
Второго сверху	0,16	0,07	—	—	следы
Третьего сверху	0,08	0,09	0,08	0,02	—
Остальные	0,06	—	—	—	—
Колос					
Ось колоса	0,03	0,04	0,04	0,04	0,02
Зерновки	—	0,02	0,15	0,14	0,04
Колосковые чешуи	0,39	0,40	0,43	0,27	0,15
Ости	0,34	0,35	0,37	0,35	0,10
Всего	4,69	4,51	4,00	2,03	0,33

Таблица 80

**Средние величины общего содержания хлорофилла в одном
растении яровой пшеницы Мелянопус 69 в зависимости
от условий минерального питания**

Вариант опыта	Содержание хлорофилла в одном растении					
	2/VI		25/VI		10/VII	
	мг	%	мг	%	мг	%
Контроль (почва без удобрений)	7,7	100	4,1	100	1,6	100
2N	12,4	161,0	4,6	112,1	3,2	200,0
2P	8,6	111,6	2,9	70,7	0,7	43,2
2K	13,1	170,1	4,3	104,8	3,8	237,5
2N2P	14,1	183,1	5,6	136,5	1,9	118,7
2N2K	13,5	175,3	4,4	107,3	1,9	118,7
2P2K	10,7	138,9	2,5	60,9	2,2	137,5
2N2P 2K	12,7	164,9	3,2	78,0	4,9	306,2

хлорофилла в листьях в течение всей вегетации, за исключением зимних месяцев. Влияние азота, фосфора и калия при совместном внесении зависит от их соотношения. Например, высокие дозы фосфорных удобрений ограничивают, а высокие дозы калийных усиливают положительное действие азота на содержание хлорофилла в листьях.

Внесение микроудобрений тоже может сказаться на содержании хлорофилла. По данным Г. В. Заблуды (1938), при внесении в песчаную культуру яровой пшеницы сорта «Смена» сернокислой меди содержание хлорофилла в листьях становилось значительно выше, чем в контрольных растениях, особенно на последних фазах развития. У удобренных растений даже в период полной спелости зерна стебли, колосья и частично листья оставались еще зелеными. Массовое отмирание вегетативных органов наблюдалось на 5—8 дней позднее, чем у контрольных растений. Благоприятное действие меди Г. В. Заблуда объясняет не только непосредственным ее влиянием на метаболизм пигментов, но и тем, что медь способствует проникновению в ткани растений железа, а последнее совершенно необходимо для процессов синтеза хлорофилла.

О. М. Гладышева и Ф. А. Полимбетова (1960) обнаружили положительное действие бора на содержание хлорофилла у яровых пшениц. Кстати, в этой же работе показано, что количество хлорофилла в листьях закаленной по методу П. А. Генкеля (1946) пшеницы было значительно больше, чем в контрольных растениях.

Как уже говорилось, содержание хлорофилла определяется балансом скоростей его образования и разрушения. Классическим примером преобладания процесса распада является уменьшение содержания хлорофилла на поздних фазах развития растений. То же наблюдается при действии некоторых неблагоприятных условий. Так, например, Хуан Ды-мин и Х. Дилбв (1961) показали, что заблачивание вызывает у растений пшеницы в фазе третьего листа усиленный распад хлорофилла, в связи с чем его содержание в листьях уменьшается в два-три раза (в зависимости от сорта) по сравнению с контролем.

Сильное разрушение хлорофилла в листьях пшеницы происходит при заражении желтой ржавчиной *Puccinia striiformis* (Doodson, Manners, Myers, 1965). По мере увеличения числа дней после начала заражения листьев яровой пшеницы происходит все большее падение содержания хлорофилла; к 45-му дню оно достигает 38,9% от контроля (табл. 81).

Усиление распада хлорофилла наблюдается при действии на растения пшеницы почвенной засухи и завядания листьев. Предпосевное закаливание по П. А. Генкелю (1946) положительно действует на устойчивость хлорофилла, что может счи-

**Действие заражения желтой ржавчиной на содержание хлорофилла
в листьях пшеницы и на поглощение $C^{14}O_2$**

Показатель	Число дней после заражения							
	29	31	33	35	38	41	43	45
Содержание хлорофилла в контрольных листьях .	1,25	0,73	0,67	0,65	0,55	0,54	0,50	0,54
в зараженных листьях .	1,16	0,64	0,58	0,58	0,41	0,32	0,31	0,21
Количество хлорофилла в за- раженных листьях, % от контрольных	92,8	87,7	86,5	89,2	74,5	59,3	62,0	38,9
Поглощение $C^{14}O_2$ заражен- ными листьями, % от кон- трольных	110,0	75,9	60,7	54,8	46,2	43,4	34,8	23,3

таться проявлением большей засухоустойчивости растений пшеницы в целом (Гладышева, Полимбетова, 1960).

Интересно, что у листьев более засухоустойчивых сортов яровой и озимой пшеницы при помещении растений в темноту хлорофилл разрушается медленнее (Попов, Македонска, 1960).

Устойчивость хлорофилла к действию неблагоприятных факторов у озимой пшеницы в позднесенний период сильно зависит от условий существования растений. Было обнаружено (Проценко, Мишустина, 1960), что к концу осени содержание хлорофилла снижается сильнее у растений, выращивавшихся при недостаточном водоснабжении, и слабее — при 80% влажности почвы от полной влагоемкости (табл. 82). Интересно, что у пшеницы с оптимальным водоснабжением (60% от полной влагоемкости) в конце осени содержание хлорофилла было наибольшим. Дополнительное освещение пшеницы в ночные часы привело к уменьшению отрицательного баланса содержания хлорофилла при недостаточном и избыточном водоснабжении и даже вызвало повышение содержания хлорофилла при оптимальном. Обнаружено также повышение устойчивости хлорофилла к действию отрицательных температур поздней осени и зимы при внесении фосфатных удобрений (Дорохов, 1959).

Повышение устойчивости хлорофилла в листьях пшеницы может быть также достигнуто с помощью микроудобрений. В работе Г. В. Заблуды (1938) было отмечено, что под влиянием меди происходило меньшее разрушение хлорофилла при действии повышенных температур.

Внекорневая подкормка серноокислым цинком уменьшала разрушение хлорофилла, вызываемое действием почвенной засухи (завядания) на растения (Проценко, Процко, Белоконь, 1960).

Таблица 82

Содержание хлорофилла (в мг на 1 г сырого веса) в листьях озимой пшеницы в зависимости от влажности почвы и светового режима

Сорт	18/X		18/XI	
	Освещение			
	естественное	естественное	дополнительное	
	Влажность почвы 40%			
Лютесценс 17	6,02	3,01	4,67	
Белоцерковская 198	5,21	3,12	5,27	
Украинка	6,15	3,00	4,67	
	Влажность почвы 60%			
Лютесценс 17	5,48	3,51	5,59	
Белоцерковская 198	5,42	3,66	5,94	
Украинка	5,21	3,49	5,62	
	Влажность почвы 80%			
Лютесценс 17	4,94	2,81	4,22	
Белоцерковская 198	4,67	2,92	4,42	
Украинка	4,91	2,81	4,20	

Таблица 83

Действие почвенной засухи (завядания) на содержание хлорофилла в листьях пшеницы (в мг на 1 г сырого веса) во время формирования зерна

Сорт	Содержание хлорофилла		
	до завядания	после завядания	
		без цинка	с цинком
Дружба	1,62	0,89	0,91
Одесская 13	1,74	1,32	1,40
Южанка	1,91	0,82	0,90
Народная	1,60	0,45	0,56

Из табл. 83 следует, что под влиянием завядания происходило сильное снижение содержания хлорофилла в листьях различных сортов пшеницы во время формирования зерна, особенно сильное у сортов Народная и Южанка и меньшее у наиболее устойчивой к засухе на Украине Одесской 13. Внекорневая подкормка 0,05%-ным раствором сернокислого цинка перед началом завядания оказала наиболее сильное положительное влияние на содержание хлорофилла в листьях растений в фазе колошения.

Образование и разрушение хлорофилла связано со структурными изменениями хлоропластов.

В строме пропластид этиолированных листьев пшеницы нет ламелл, но обнаруживаются своеобразные пузырьки во все увеличивающемся количестве. Пузырьки могут локализовываться в отдельных участках пластид, образуя проламеллярные тельца, и после все большего увеличения числа пузырьков трубчатые структуры. С превращением протохлорофилла в хлорофилл связана трансформация трубчатой структуры в первичные ламеллы (Веттштейн, 1962; Virgin, 1963, 1966) и, наконец, формирование сложной ламеллярной структуры хлоропластов. Имеется основание считать, что красная часть спектра через фитохромную систему индуцирует белковый синтез в хлоропластах. По данным Осиповой (1965), в них происходит изменение не только количества, но и качества белков (новообразованные белки характеризуются повышенным содержанием аминокислот с гидрофобными свойствами) и липоидов (появляется большее количество двойных связей).

Таким образом, освещение может считаться спусковым крючком, приводящим в действие не только превращение протохлорофилла в хлорофилл, но и процесс синтеза и дифференциации структурных элементов в хлоропластах. Интересно, что фотосинтетической активностью не обладают как пропластиды этиолированных листьев пшеницы, так и пластиды, в которых протохлорофилл превратился в хлорофилл *a* при кратковременном освещении. По-видимому, для осуществления фотосинтеза необходима определенная, достаточно сложная структура хлоропластов, характеризующаяся специфическим набором и взаиморасположением зеленых и желтых пигментов, белков и липоидов. Проявлением перестройки структуры хлоропластов при зеленении может служить обнаруженный А. А. Красновским и Л. М. Кособуцкой (1952, 1956) эффект сдвига красного максимума спектра поглощения хлорофилла в более длинноволновую область, что свидетельствует об агрегации молекул пигмента, происходящей, вероятно, при образовании высокоупорядоченного слоя хлорофилла за счет адсорбции на белке ламелл. Картина последовательной смены форм хлорофилла при зеленении получена и при изучении низкотемпературной люминесценции этиолированных и зеленеющих листьев (Литвин, 1965).

В ходе онтогенеза и в зависимости от условий существования растений может происходить изменение структуры хлоропластов. Для характеристики этих изменений обычно использовался такой показатель, как «извлекаемость» хлорофилла. У яровизированных растений озимой пшеницы она меньше, чем у неяровизированных (Казарян, 1952). Данные табл. 84 свидетельствуют о том, что после прохождения ста-

дии яровизации структура хлоропластов становится более устойчивой к действию разбавленных органических растворителей. При прохождении растениями световой стадии извлекаемость хлорофилла, наоборот, увеличивается.

При действии на растения неблагоприятных факторов обычно повышается степень извлекаемости хлорофилла из листьев, подобно тому как это наблюдается при затемнении (табл. 84). Установлено, что устойчивость хлоропластов пшеницы может быть повышена с помощью микроудобрений. Медь повышает термоустойчивость хлоропластов в листьях (Заблуда, 1938), цинк способствует уменьшению извлекаемости хлорофилла (табл. 85) из листьев, что, по мнению

Таблица 84

Извлекаемость хлорофилла из листьев яровизированных и неяровизированных растений озимой пшеницы

Вариант опыта	Извлекаемость хлорофилла, % от общего количества	
	яровизированные растения	неяровизированные растения
Контроль, освещение	30,0	47,3
3 дня темноты	35,6	50,0
6 дней темноты	36,6	51,7

Таблица 85

Извлекаемость хлорофилла из листьев пшеницы Одесская 13 в зависимости от внекорневой подкормки 0,05%-ным раствором сернистого цинка

Вариант опыта	Общее количество хлорофилла мг на 1 г сырого веса	Количество хлорофилла			
		свободного		связанного	
		мг на 1 г сырого веса	%	мг на 1 г сырого веса	%
Контроль	3,83	1,12	29,20	2,71	70,80
Подкормка	4,01	0,37	9,25	3,64	90,75

Д. Ф. Проценко, Р. Ф. Процко и Н. Б. Белоконь (1960), может объяснять повышенное содержание хлорофилла во время засухи в листьях пшеницы, обработанной сернистым цинком.

ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА

От содержания пигментов зависят особенности поглощения света листьями, но эффективность и направленность использования поглощенной энергии квантов света определяет-

ся другими особенностями фотосинтезирующих систем. Интенсивность фотосинтеза может рассматриваться как интегральный показатель функционирования многих звеньев фотосинтетического аппарата, зависящий, например, от интенсивности фотохимических реакций в хлоропластах, интенсивности образования АТФ и НАДФ·Н и их отношения, скорости осуществления различных, в том числе конкурентных реакций «пути углерода в фотосинтезе», интенсивности диффузионных процессов и т. д. В связи с этим не может вызывать

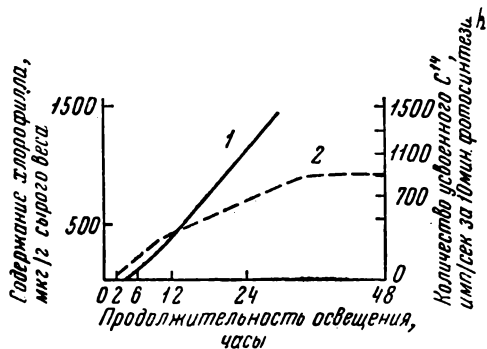


Рис. 64. Развитие фотосинтеза в процессе зеленения
1 — интенсивность фотосинтеза; 2 — содержание хлорофилла

удивления тот факт, что очень часто не наблюдается прямой корреляции между содержанием хлорофилла и интенсивностью фотосинтеза.

В последнем можно убедиться, анализируя рис. 64, из которого видно, что в процессе зеленения фотосинтетическое поглощение $C^{14}O_2$ у семидневных этиолированных проростков пшеницы начинается лишь через четыре с лишним часа после начала освещения, несмотря на то, что хлорофилл в них появляется в первые же минуты, а интенсивный синтез хлорофилла начинается после 3 час освещения (Tolbert, Gailey, 1955). Интенсивность фотосинтеза зеленеющих проростков сравнивалась с поглощением CO_2 у зеленых «зрелых» листьев примерно через 32 час после начала освещения. Максимальная интенсивность фотосинтеза достигается при содержании хлорофилла $a+b$, равном $4-5 \text{ мг/дм}^2$ (Gabrielsen, 1948). В соответствии с различным характером кривых изменения содержания хлорофилла и интенсивности фотосинтеза (рис. 64) изменяется ассимиляционное число: с 1,2—1,3 в первые часы зеленения до 27,2 мл поглощенного CO_2 на 1 мг хлорофилла через 24 час после начала освещения.

В ходе онтогенеза в постоянных контролируемых условиях интенсивность фотосинтеза сформировавшихся, но не старых

листьев пшеницы может оставаться удивительно постоянной. Так, например, было обнаружено (Sande-Bakhuysen, 1937), что у яровой пшеницы значение чистой (истинной) ассимиляции остается постоянным на протяжении вегетационного периода.

И. Т. Иорданов и П. С. Беликов (Беликов, 1960) нашли, что в онтогенезе мягкой пшеницы Лютесценс 62 интенсивность фотосинтеза листьев меняется незначительно. Не наблюдалось существенных различий и в дневной динамике фотосинтеза у молодых и старых растений. В этой работе специально подчеркивается относительная независимость между скоростью роста и интенсивностью фотосинтеза, в связи с чем не может быть принята точка зрения, согласно которой потребление продуктов фотосинтеза на ростовые процессы служит регулятором интенсивности фотосинтеза. П. С. Беликов (1960) считает, что при относительно широком варьировании условий роста, исключаящем крайние условия существования, интенсивность фотосинтеза остается постоянной.

Точка зрения о постоянстве интенсивности фотосинтеза в онтогенезе подкрепляется также данными Стоя (Stoy, 1965). Интересны опыты (Thomas, Hill, 1937), в которых, начиная с фазы кущения, измеряли газообмен целиком всей опытной делянки в полевых условиях и нашли, что происходит слабое увеличение наблюдаемого фотосинтеза на единицу площади посева до фазы колошения (соответствующее увеличению общей площади листьев). Затем в течение трех недель интенсивность фотосинтеза оставалась постоянной и, наконец, быстро уменьшалась, что было вызвано прогрессирующим старением.

Вообще, постепенное нарастание интенсивности фотосинтеза у пшеницы в неконтролируемых условиях, достигающее максимума в период перехода растений от вегетации к репродукции (колошению), наблюдалось многими авторами. По мнению Ф. Д. Сказкина (1963), наибольшая интенсивность фотосинтеза характерна для периода формирования микроспор. Затем (Петинов, 1959; Сказкин, 1963) в период цветения — начала формирования зерна, как правило, происходит некоторое снижение интенсивности фотосинтеза, сменяемое подъемом во время налива зерна и спадом в конце вегетации, наиболее резким у скороспелых сортов и более плавным — у среднеспелых. В течение продолжительного времени сохраняется на высоком уровне интенсивность фотосинтеза у позднеспелых сортов пшеницы (Вальтер, Бровцына, Лебединцева, 1934; Петинов, 1959).

Считалось, что интенсивность фотосинтеза у различных сортов и тем более видов пшеницы может довольно сильно отличаться. Однако при выращивании в оптимальных условиях интенсивность фотосинтеза листьев растений пяти куль-

турных видов пшеницы (*Tr. monococcum* L. — однозерновки, *Tr. dicoccum* Schubl. — полбы, *Tr. thimopheevi* Zhuk. — возделываемой в западных районах Грузии, *Tr. turgidum*, *Tr. vulgare* Host.) и одного дикого вида — *Tr. dicoccoides pseudo-ordanicum* оказалась очень близкой (Беликов, Моторина, Куркова, 1961). Измерения проводились с помощью инфракрасного газоанализатора. Эти опыты позволили авторам сделать следующий важный вывод: «Многовековая эволюция внутри рода *Triticum* не затронула сколько-нибудь существенно фотосинтезирующий аппарат, оставив при этом более или менее неизменной скорость фотосинтеза, но пошли преимущественно по пути вторичного использования конечных продуктов фотосинтеза и распределения их по органам и тканям» (стр. 51). Во всех случаях разница в интенсивности фотосинтеза между видами не превышала 10%. Опыты проводились с использованием нескольких освещенностей (8—9, 30—32, 80—100 лк), и величины интенсивности фотосинтеза

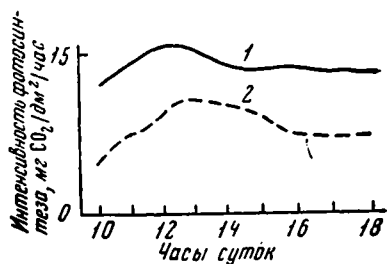


Рис. 65. Интенсивность фотосинтеза пшеницы в условиях недостаточного водоснабжения
1 — *Tr. vulgare* (сорт Лютесценс 62); 2 — *Tr. turgidum*

соответствовали полученным другими авторами в полевых опытах (18—20 мг/дм²/час для первой освещенности и 28—30 мг/дм²/час для последней). Интересно, что в крайних условиях существования различие в интенсивности фотосинтеза между видами и даже сортами одних и тех же видов может проявляться очень сильно. Так, в условиях засухи, когда значение влажности песка в вегетационных сосудах падает ниже 17—18% от полной влагоемкости, интенсивность фотосинтеза у Лютесценс 62 в течение всего дня была значительно выше, чем у менее засухоустойчивой *Tr. turgidum* (рис. 65). В условиях засухи четко проявляется сортовая дифференциация интенсивности фотосинтеза. Например, при падении значения влажности песка ниже 17—18% фотосинтез у двух сортов мягкой пшеницы — Балаганки и Диамант (менее засухоустойчивого сорта шведской селекции) — сильно отличался: у Балаганки был все время выше, чем у Диамант. С момента полива и прекращения засухи разница в интенсивности фотосинтеза листьев пшеницы этих двух сортов исчезала. По-видимому, в крайних условиях существования на первый план выступают различные приспособительные, защитные реакции, выработавшиеся в процессе эволюции и адаптации вида в определенных условиях ареала (Беликов, Моторина, Куркова, 1961). Авторы считают, что такой показатель, как интенсив-

ность фотосинтеза, может служить надежным диагностическим признаком устойчивости растений.

Нужно заметить, что данные этой работы ставят под сомнение альтернативное мнение (Гринфельд, 1959) о том, что твердая пшеница обладает потенциальными возможностями образования более высоких урожаев, в частности, потому, что способна к более высокой интенсивности фотосинтеза.

В ходе вегетации величины ассимиляции могут быть изменены с помощью различных агротехнических приемов, причем наиболее мощным рычагом регулирования фотосинтеза по праву могут считаться удобрения. Внесение азотных, фосфатных, калийных удобрений и варьирование их соотношения приводят к сильному изменению интенсивности фотосинтеза.

Как правило, внесение фосфора, калия и особенно азота в качестве основного удобрения повышает интенсивность фотосинтеза пшениц. Во втором поколении влияние удобрений, примененных в первом, не проявлялось ни на интенсивности фотосинтеза, ни на интенсивности дыхания (Zal, Sah, Jha, 1946).

Некоторые данные обзорного характера о действии отдельных элементов минерального питания на фотосинтез различных растений, в том числе пшеницы, приводятся В. А. Бриллиант (1949), замечание которой о недостаточном внимании к изучению действия минерального питания на фотосинтез остается в силе и в настоящее время (в отношении пшеницы).

Необходимо заметить, что удобрения не всегда повышают интенсивность фотосинтеза. Характерными в этом отношении являются данные, приводимые А. М. Алексеевым (1954). Интенсивность фотосинтеза у Гордеиформе 496 была наибольшей при внесении основного удобрения $N_{45}P_{60}K_{60}$ (вегетационный опыт). Дополнительное к основному внесение в верхний слой почвы суперфосфата или азотнокислого аммония снижало интенсивность фотосинтеза в фазе трубкования. В то же время подкормка растений, получивших основное удобрение суперфосфатом по всходам, почти в 1,5 раза увеличивала фотосинтез в фазе колошения, а азотнокислым аммонием — в два раза уменьшала. В этой же работе сообщаются данные о положительном действии на интенсивность фотосинтеза Лютесценс 62 в фазе колошения следующих удобрений (перечисление в порядке увеличения положительного влияния): подкормки P_{60} по всходам, подкормки $P_{60}N_{30}$ по всходам, подкормки $P_{60}N_{30}$ по всходам и затем $P_{30}N_{30}$ перед колошением.

Наблюдаемое иногда снижение интенсивности фотосинтеза под влиянием фосфатных удобрений объясняется тем, что фосфаты одновременно стимулируют и фотосинтез и дыхание, поэтому интенсивность видимого фотосинтеза на фоне недо-

статочного азотного питания может уменьшаться. Правда, внесение азота может устранить отмеченный нежелательный эффект больших доз калия.

Обычно азотные удобрения повышают интенсивность и фотосинтеза и дыхания, но первого процесса сильнее, чем второго. Большие дозы аммонийных солей могут вызвать депрессию фотосинтеза, но она легко снимается с помощью калийных удобрений.

Обнаружена видовая специфичность ответной реакции пшеницы на действие минеральных удобрений. Так, О. М. Гладышева и Ф. А. Полимбетова (1960) отмечают, что твердая пшеница Гордеиформе 189 сильнее реагирует на минеральные удобрения, чем мягкая.

Повышение интенсивности фотосинтеза наблюдалось также при действии микроэлементов и стимуляторов роста. Так, при опрыскивании листьев пшеницы *Tr. aestivum* L. раствором β-индолилуксусной кислоты (10 мг/л) наблюдалось повышение интенсивности фотосинтеза на 30%, в то время как у бобов — вдвое при концентрации 20 мг/л, а у кукурузы оставалась неизменной в широком спектре концентраций ИУК — от 20 до 100 мг/л (Bidwell, Turner, 1966).

Действие на фотосинтез неблагоприятных факторов представляет большой практический интерес, так как в этих условиях интенсивность фотосинтеза может лимитировать образование урожая зерна.

Имеется мнение, что фотосинтетический аппарат является достаточно совершенной саморегулирующейся системой, способной поддерживать интенсивность газообмена на относительно постоянном уровне даже при изменении условий существования растений. Это было сравнительно давно подмечено при изучении взаимосвязи интенсивности фотосинтеза и водоснабжения растений пшеницы (Тагеева и др., 1946), но особенно четко сформулировано П. С. Беликовым (1960) в тезисе о том, что у сельскохозяйственных растений при широком варьировании влажности почвы, способной изменить урожай в 2—3 раза, фотосинтез остается практически одинаковым и лишь при очень большой потере воды резко уменьшается интенсивность фотосинтеза.

К пшеницам полностью применимо положение В. А. Бриллиант (1949) о том, что: 1) степень оводненности ассимиляционной ткани влияет на фотосинтез независимо от состояния устьиц; 2) изменения интенсивности фотосинтеза не пропорциональны величине обезвоживания листьев; 3) чувствительность фотосинтеза к обезвоживанию неодинакова у разных видов растений и у одного и того же растения в разные моменты его развития.

Как правило, сильное снижение интенсивности фотосинтеза совпадает с моментом подвядания листьев. Например, из

табл. 86 (Wardlow, 1967) следует, что депрессия фотосинтеза наблюдалась лишь на шестой день после прекращения полива растений пшеницы, т. е. в тот же день, когда началось и завядание листьев.

Устойчивость фотосинтетического аппарата пшеницы к действию почвенной засухи на разных этапах развития неодинакова, что связано с различным функциональным состоянием растений. Например, Н. Л. Удольская (1936) разделяет

Таблица 86

Действие прогрессирующего водного дефицита на интенсивность фотосинтеза и скорость оттока ассимилятов у пшеницы во время формирования зерна

Дни после прекращения полива	Интенсивность фотосинтеза верхнего листа, мг СО ₂ дм ² /час	Скорость передвижения ассимилятов, см/час	
		через влагалище верхнего листа	через междоузлие
0	12,40	33	45
1	13,07	—	—
2	13,25	42	36
3	13,00	—	—
4	12,30	27	39
5	11,85	—	—
6	7,15	39	72
7	2,50	—	—

пшеницы на неустойчивые к засухе: 1) в фазе кущения и в более ранний период и 2) в период формирования колоса. Наиболее сильное снижение интенсивности фотосинтеза наблюдалось Н. С. Петинным (1938) при действии засухи в начале кущения; М. П. Федосеевой (1938) — в период выхода растений в трубку — колошение; В. А. Зайцевой (1945) — во время колошения; Ф. Д. Сказкиным (1963) — во время «критического» периода (от образования тетрад в спорогенной ткани пыльников до цветения и оплодотворения включительно).

М. П. Федосеева (1938) сообщает о наибольшем снижении интенсивности фотосинтеза во время засухи у твердых пшениц по сравнению с мягкими.

Интересно, что завядающие листья не только обладают меньшей интенсивностью фотосинтеза, но и уровень светового насыщения фотосинтеза у них значительно ниже, чем у тургесцентных (рис. 66; Wardlow, 1967). Это свидетельствует о том, что причиной снижения интенсивности фотосинтеза при засухе являются темновые, а не фотохимические реакции. Анализ хода кривых, изображенных на рис. 67, подтверждает мнение о том, что причиной снижения интенсивности фотосинтеза не является затруднение в снабжении хлоропластов

углекислым газом: при оптимальной концентрации CO_2 (0,2%) у тургесцентных листьев интенсивность фотосинтеза была в два раза больше, чем у завядших (Wardlow, 1967).

При постепенном обезвоживании листьев после возникновения определенного дефицита воды наблюдается равномерное снижение интенсивности фотосинтеза, но при внезапном действии на фотосинтезирующие клетки сильного водоотнимающего средства (гипертонического раствора) изменение интенсивности фотосинтеза будет иметь обычный для реак-

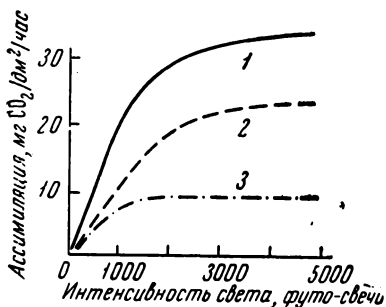


Рис. 66. Зависимость интенсивности фотосинтеза от освещенности у тургесцентных и завядших листьев
1 — тургесцентные; 2 — слабое завядание; 3 — сильное завядание

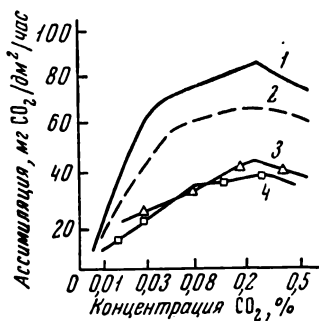


Рис. 67. Зависимость интенсивности фотосинтеза от концентрации CO_2 у тургесцентных и завядших листьев
1, 2 — растения с тургесцентными листьями; 3, 4 — с завядшими листьями

ций раздражимости двухфазный характер. Более того, это изменение может наблюдаться при действии раздражителя на клетки органов, достаточно удаленных от листьев (Беликов, 1960). Например, при соприкосновении корней пшеницы с гипертоническим раствором практически сразу же происходит двухфазное изменение интенсивности фотосинтеза (рис. 68). Так же быстро наступает восстановление высокого уровня фотосинтеза при помещении в воду корней пшеницы, находящейся в состоянии завядания. Интересно, что это происходит задолго до сдвигов содержания воды в листьях.

Представляет практический интерес фактический материал, свидетельствующий о том, что депрессия фотосинтеза при наступлении засухи зависит от предыстории растений пшеницы. При обезвоживании (завядании) растений, находившихся в условиях обильного (нормального) водоснабжения, у них, как правило, наблюдается большее торможение фотосинтеза по сравнению с пшеницей, выращивавшейся в условиях некоторого водного дефицита. Например, озимая пшеница Лютесценс (Оканенко, Починков, 1959) выращива-

лась на почве с влажностью 40, 60 и 70% от полной влагоемкости, а затем во всех трех случаях влажность почвы уменьшалась до 30%. Оказалось, что у растений, находившихся в более влажных условиях, интенсивность фотосинтеза снижается в 2,5 раза сильнее (на 51%), чем у выращенных при меньшей влажности (на 21%), в то время как содержание воды в листьях отличалось мало.

Как правило, даже временное обезвоживание повышает устойчивость фотосинтетического аппарата к последующему воздействию засухи. В результате предпосевного закаливания

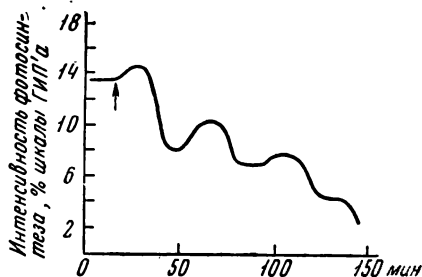


Рис. 68. Изменение интенсивности фотосинтеза листьев пшеницы при действии на корни гипертонического раствора

Стрелкой обозначено начало действия гипертонического раствора

растений пшеницы (Генкель, 1946, 1963) наблюдается общее повышение засухоустойчивости, выражающееся в том, что, например, синтетические процессы (в том числе и фотосинтез) сохраняются на более высоком уровне по сравнению с незакаленными растениями. По данным О. М. Гладышевой и Ф. А. Полимбетовой (1960), наибольшую интенсивность фотосинтеза во время засухи имели растения пшеницы, получившие предпосевную закалку

в сочетании с дополнительным фосфорным питанием.

Действию обезвоживания растения подвергаются и во время атмосферной засухи. Правда, можно считать, что основным фактором, вызывающим снижение интенсивности фотосинтеза в это время, является повышенная температура (Тарчевский, 1964). Наименьшая устойчивость к действию высоких температур у яровых пшениц наблюдается в период формирования элементов цветка (Олейникова, 1962).

Действие атмосферной засухи проявляется в сильной депрессии фотосинтеза в полуденные часы, в снижении истинного фотосинтеза (оптимальная температура для истинного фотосинтеза пшеницы — 30°). Необходимо отметить, что интенсивность дыхания во время атмосферной засухи может сильно повышаться. Полуденная депрессия фотосинтеза имеет четко выраженную видовую и сортовую специфику у пшениц (Жемчужникова, Сказкин, 1927, 1928; Петинев, 1959). У менее засухоустойчивых сортов пшеницы (Китченер) в полуденные часы наблюдаемый фотосинтез имел небольшую величину или даже происходило выделение CO_2 , в то время как у более засухоустойчивых сортов Ферругинеум и Гордеиформе депрессия фотосинтеза была незначительной.

Устойчивость фотосинтетического аппарата растений к действию атмосферной засухи может быть повышена с помощью предшествующего обезвоживания или воздействия повышенными температурами на любом этапе онтогенеза. Это может быть предпосевное закаливание по П. А. Генкелю (1946), предшествующая почвенная засуха (Тарчевский, 1964), или кратковременное прогревание растений (Олейникова, 1964). Если во время прогревания растения фотосинтезируют, то эффективность закаливания повышается. В этих опытах о повреждающем действии высоких температур судили по повышению проницаемости листьев. У яровой пшеницы Саратовская 29, закаленной на свету с помощью повышенной температуры (40°) в течение 2 час, проницаемость протоплазмы листьев была примерно такой же, как у растений, закаливавшихся в течение 24 час в темноте. Сходный результат получен при закаливании повышенными температурами проростков яровой пшеницы Цезиум 3. Автор связывает этот эффект с фотосинтезом, так как в отсутствие углекислоты на свету растения становятся неустойчивыми к действию неблагоприятных факторов.

Очень важен вопрос об обратимости изменений в фотосинтетическом аппарате, вызванных действием того или иного вида засухи. С этим связана полемика, развернувшаяся вокруг положения о временной засухе как средстве стимуляции фотосинтеза и повышении урожайности пшеницы (Зайцева, 1935, 1936). Эта идея, основывавшаяся на лабораторных опытах, показавших, что после полива у растений примерно в 1,5 раза повышалась интенсивность фотосинтеза, по сравнению с контрольными, незавядавшими растениями, привлекла внимание физиологов в связи с четко выраженной практической направленностью.

Опыты, поставленные А. М. Алексеевым (1937), Н. С. Петинным (1938), Ф. Д. Сказкиным (1938), и более тщательные исследования на протяжении всего вегетационного периода (с учетом урожая), проведенные А. А. Зайцевой (1945), однозначно показали, что действие завядания, независимо от периода развития растений, угнетало фотосинтетическую активность пшеницы и снижало урожай. По мнению Н. С. Петиннова (1938), главной причиной этого является уменьшение размеров проводящих путей (флоэмы), обеспечивающих отток ассимилятов.

Одной из действенных мер, предохраняющих фотосинтетический аппарат растений от губительного действия почвенной и атмосферной засухи, является орошение (Петиннов, 1959). Уже в одной из первых работ в этом направлении (Новиков, 1934), проведенных на пшенице Мелянопус 69, было показано, что интенсивность фотосинтеза поливных растений может быть значительно (в 2,5 раза) выше, чем у непо-

ливных. Усиление фотосинтеза при орошении пшеницы Мелянопус 62 обнаружил Н. С. Петин (1959). У неполивной пшеницы наблюдалась более сильная полуденная депрессия фотосинтеза. Если для поливных растений была характерна двухвершинная кривая дневного хода интенсивности фотосинтеза, то для неполивных — одновершинная, с максимумом в ранние утренние часы и снижением во все последующие.

Интенсивность фотосинтеза имеет более высокое значение при поливе дождеванием по сравнению с поливом затоплением (Тагеева, 1935; Тагеева, Данилевич, 1936; Петин, 1959).

Таблица 87

Характер связи между интенсивностью фотосинтеза (1), содержанием воды в листьях (2) и осмотическим давлением клеточного сока (3) у растений пшеницы Лютеценс 62

Показатели, характеризующие корреляцию	Контрольные растения	Опытные растения (почвенная засуха в фазе колошения)
$r_{1, 2}$	+0,76	+0,69
$r_{1, 3}$	-0,87	-0,76
$r_{2, 3}$	-0,86	-0,84
$r_{1, 2(3)}$	+0,13	+0,14
$r_{1, 3(2)}$	+0,62	+0,47

Отсутствие тесной сопряженности между интенсивностью фотосинтеза и содержанием воды в листьях пшеницы заставило заняться поисками причин, которые бы могли вызывать торможение фотосинтеза при обезвоживании. В работе А. М. Алексеева (1937) сделан вывод, что интенсивность фотосинтеза у пшеницы более тесно связана с осмотическим давлением клеточного сока, которое может служить мерилем гидратуры протоплазмы, чем с общим содержанием воды. Позднее А. М. Алексеев (1948) подтвердил, что интенсивность фотосинтеза зависит от активности воды в листьях растений, характеристикой которой может служить величина осмотического давления (табл. 87). Он пишет: «Сопоставление коэффициентов корреляции $r_{1,3}$ и $r_{1,2}$ показывает, что интенсивность фотосинтеза более тесно связана с осмотическим давлением клеточного сока, чем с общим содержанием воды в листьях, а коэффициент $r_{1,2(3)}$ говорит о том, что связь интенсивности фотосинтеза с содержанием воды в листьях в значительной мере косвенная... Отрицательная величина коэффициента $r_{1,3}$ говорит о том, что снижение активности воды приводит к снижению интенсивности фотосинтеза» (Алексеев, 1948, стр. 326).

Это мнение перекликается с представлением о том, что на интенсивность фотосинтеза при почвенной засухе оказывает тормозящее влияние накопление в листьях пшеницы осмотически активных веществ, происходящее в результате уменьшения оттока (Тагеева, 1941, 1946; Петин, 1954, 1959; Ермолаева, 1956). По мнению Н. С. Петина (1954, стр. 20), «наиболее вероятной причиной накопления сахаров... представляется уменьшение их потребления вследствие нарушения нормального хода ростовых процессов, приводящее к замедлению оттока ассимилятов из листьев». По С. В. Тагеевой (1946), торможение интенсивности фотосинтеза у озимой пшеницы начинается при накоплении ассимилятов до 12—13% от сухого веса.

Необходимо, однако, сразу заметить, что последнее положение встречает возражения со стороны некоторых исследователей (Бриллиант, 1949). В последнее время интересные данные по этому вопросу получены и для пшеницы. Так, П. С. Великов и И. Т. Иорданов (Великов, 1960; Иорданов, Великов, 1962) не обнаружили прямой связи между интенсивностью ростовых процессов у пшеницы Лютесценс 62 и интенсивностью фотосинтеза. И. А. Тарчевский (1964) считает, что торможение интенсивности фотосинтеза, оттока ассимилятов и роста при засухе определяются одной и той же причиной: недостатком АТФ в клетках растений. Накопление же ассимилятов в листьях может происходить потому, что перенос их в проводящие сосуды затормаживается сильнее, чем фотосинтез (Wardlaw, 1967). По мнению этого автора, действие прогрессирующего дефицита воды быстрее сказывается непосредственно на интенсивности фотосинтеза, чем косвенно, через рост или передвижение сахаров в проводящие ткани.

Имеются данные, что далеко не всегда интенсивность фотосинтеза определяется величиной осмотического давления клеток листьев. Наиболее простым подтверждением этого является тот факт, что одно и то же изменение осмотического давления оказывает на интенсивность фотосинтеза различное воздействие в зависимости от способа или времени обезвоживания клеток (Бриллиант, 1949). Гораздо большая роль приписывается обнаруженной многими исследователями (Генкель, 1946; Тагеева, 1946; Алексеев, 1952, 1954; Максимов, 1952; Алексеев, Гусев, 1957; Гусев, 1959) положительной связи между интенсивностью фотосинтеза и количеством так называемой коллоидно-связанной воды и степенью гидратации или гидрофильности коллоидов (высокополимеров) протоплазмы.

Попытки найти взаимосвязь между интенсивностью фотосинтеза и различными показателями водного режима листьев до сих пор не дали однозначных результатов. По-видимому, это объясняется тем, что фотосинтез более тесно связан с те-

ми или иными показателями водного режима хлоропластов, а не листьев. Можно сделать предположение о своеобразии и определенной автономии водного режима хлоропластов, определяющейся особым энергетическим режимом хлоропластов и способностью их белков к набуханию и сокращению. Однако сведений о влиянии обезвоживания растений или почвенной засухи на водный режим хлоропластов очень мало, к тому же методы получения этой информации не безупречны.

Сильное снижение интенсивности фотосинтеза пшеницы наблюдается при заражении листьев ржавчиной (табл. 81 и 88).

Особое место среди неблагоприятных условий, действию которых подвергается фотосинтетический аппарат пшеницы, занимают низкие (в том числе отрицательные) температуры осенне-зимне-весеннего периода. Растения озимой пшеницы отличаются тем, что имеют продолжительную стадию яровизации (до 25—50 дней) по сравнению с яровыми формами (5—14 дней). За счет длинной стадии яровизации растения сохраняются до ухода под снег в высокоустойчивом «закаленном» состоянии. Это состояние обычно связывают с накоплением в тканях сахаров и с некоторым обезвоживанием клеток.

Интересно, что зимуют только мягкие пшеницы. Правда, из гибридов твердых и мягких пшениц созданы озимые твердые пшеницы (*Tr. durum* Desf.), но до сих пор они не пошли в производство (Шульдин, 1960). Основная причина этого в том, что у них в значительной степени сохраняются свойства ярового родителя: если у озимых количество сахаров в листьях достигает 25—30%, то у яровых — 5—7%.

Считается, что фотосинтезу принадлежит большая роль в выработке у озимой пшеницы устойчивого состояния. «Накопление сахаров у озимых растений в период их закаливания происходит главным образом за счет замедления их роста при низких температурах. Очевидно, при температуре немного выше 0° скорость образования сахаров в процессе ассимиляции CO₂ снижается в меньшей степени, чем скорость их потребления на рост и дыхание» (Туманов, 1940, стр. 129). Участие фотосинтеза в процессе закаливания доказывалось опытами, в которых производилось затенение растений: было обнаружено, что для накопления сахаров требуется высокая освещенность (Туманов, 1931).

Об этом же свидетельствуют негативные результаты в опытах с закаливанием растений на свету в отсутствие CO₂ (Dexter, 1933), а также аналогичные опыты И. И. Туманова (1940), в которых у озимой пшеницы в период закаливания листья обрезались или смазывались парафиновым маслом.

Первая, связанная с необходимостью фотосинтеза, фаза закаливания осуществляется при температурах, колеблющихся

**Интенсивность фотосинтеза зараженных ржавчиной листьев пшеницы
(в % от той же величины у здоровых растений) (Livne, 1964)**

Но- мер опы- та	Интенсив- ность инфекции, число пус- тул на лист	Дни после заражения ржавчиной										
		1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й	9-й	10-й	11-й
1	8—15					88		77				69 40
	90—120					88		63				
2	180—200				89	80	64	41			35	
3	100—135	93	99	106	84			52				
4	300						53		33		30	

Примечание. Стадия начала образования пустул наступила на 4-й день, споруляции—на 6—7-й день.

ся от 0° до 6° на свету. Верхний температурный предел определяется начинающимся ростом, в результате которого потребляются ассимиляты, нижний — прекращающимся фотосинтезом. По вопросу о нижнем температурном пределе фотосинтеза для озимой пшеницы в литературе имеются большие расхождения. Так, Н. Сэледжану и Л. Атанасу (1963) считают его равным —4, —5°. По данным Ю. Целлера, приводимым в этой работе, нижний предел равен —6, —7°. Б. Л. Дорохов, П. И. Баранина и С. Н. Махаринец (1966) на пшенице Одесской 3 обнаружили эффект действия минерального питания на нижнюю температурную границу фотосинтеза. Компенсационная точка у листьев растений, удобренных 1N2P1K при освещенности 2520 лк была равна —4,2°, в то время как у растений других вариантов (2N2P1K или 1N1P1K) наблюдалось выделение CO₂. При низких освещенностях и температурах наибольшее выделение углекислого газа происходило при повышенном уровне азотного питания, а наименьшее при повышенном уровне фосфорного питания.

Применение C¹⁴O₂ позволило обнаружить фотосинтез у озимой пшеницы Московской 2463 даже при —14° (Шатилов, Ричинский, Поликарпова, 1957). Эти данные вызывают обычно некоторое недоверие, но оно в значительной степени рассеивается, если принять во внимание, что экспозиции, примененные авторами, были весьма велики (2—3 час), а также, что в опытах с меченым по углероду углекислым газом можно судить об истинном фотосинтезе. Темновая фиксация C¹⁴O₂ в этих опытах варьировала от 0,2 до 12,6% от уровня световой (в зависимости от видовой принадлежности зимующих растений). Кстати, авторы предполагают, что чем выше зимостойкость и морозостойкость растений, тем интенсивнее осуществляется у них фотосинтетическая фиксация C¹⁴O₂ при отрицательных температурах, и даже считают возможным

рекомендовать этот метод для предварительной оценки морозостойкости вновь выводимых сортов озимой пшеницы и других культур. Вполне возможно, что более важным показателем степени морозостойкости может быть величина отношения интенсивности фотосинтетической фиксации $C^{14}O_2$ к интенсивности темновой фиксации углекислоты при одной и той же температуре ткани.

По мнению И. И. Туманова (1940), накопление сахаров осенью может происходить и при переменных температурах, особенно в солнечные дни, когда днем температура повышается до $10-15^\circ$, а в остальное время суток может опускаться до 0° . В этих условиях «днем идет энергичное накопление ассимилятов, а снижение температуры ночью до 0° предохраняет накопленные ассимилянты от израсходования в процессе роста» (Туманов, 1940, стр. 132).

Общее количество накопленных сахаров, особенно сахарозы, может служить показателем степени устойчивости растений. Например, осенью в листьях устойчивого сорта Лютеценс 329 было восстанавливающих сахаров 2%, сахарозы — 26%; у менее морозостойкой Кооператорки соответственно 2 и 7% (Рихтер, 1924). У озимой пшеницы Лютеценс 1060/10 в надземных частях было восстанавливающих сахаров 7%, сахарозы — 23%; в то время как у менее устойчивого сорта Московская 2411 соответственно 8 и 13% (Туманов, 1940).

Опыты, предпринятые Г. Андерсоном (Andersson, 1944) специально для проверки положения И. И. Туманова (1940) о роли фотосинтеза в накоплении сахаров, привели автора к интересным результатам. Оказалось, что в период закаливания растения озимой пшеницы по характеру световой кривой фотосинтеза могут быть отнесены к «световому» (светолюбивому) типу, а по интенсивности дыхания и положению компенсационной точки — к «теновому» типу. Это заставило Андерсона согласиться с тем, что растения способны образовывать в процессе фотосинтеза все то количество сахаров, которое они накапливают при закаливании. С этим выводом перекликается мнение (Ахунбаева, Исхакова, 1964), что для лучшего закаливания даже во вторую фазу необходима высокая интенсивность света, так как у озимых пшениц в это время накопление сахаров продолжается не в результате гидролиза полисахаридов, как это считалось раньше, а в результате фотосинтеза.

Зависимость закалки от фотосинтеза заставила исследователей предпринять опыты по изучению действия на озимые культуры не только освещенности, но и различных фотопериодов.

По мнению В. И. Разумова, высказанному им на симпозиуме по биологии пшеницы в Венгрии (Кружилин, 1963), при выращивании озимой пшеницы на коротком дне наблюдается

более быстрая яровизация, что объясняется интенсивным оттоком ассимилятов из листьев к тканям точек роста (даже при относительно высоких температурах), чем на длинном дне. Более подробные сведения о влиянии длины дня на яровизацию растений озимых пшениц Московская 2453, Кооператорка, Банкути 1201 сообщаются А. К. Федоровым (1963). При относительно высоких температурах, характерных для начала осени, и интенсивном освещении быстрому прохождению яровизации способствует короткий день. При низкой температуре и слабой освещенности короткий день вызывает задержку яровизации, по сравнению с длинным. Автор делает попытку связать этот эффект с изменением интенсивности фотосинтеза, роста и количеством высокоэнергетических веществ.

Д. Ф. Проценко и П. С. Мишустина (1960) нашли, что дополнительное к дневному естественному освещению в ночные часы приводит к значительному увеличению содержания хлорофилла (см. табл. 82), что коррелирует с высоким содержанием сахаров. Имеются данные о том, что осенью у растений озимой пшеницы сорта Одесская 16 интенсивность фотосинтеза сильно зависит от влажности почвы (Починок, Оканенко, 1959). В октябре наблюдается прямая корреляция между интенсивностью фотосинтеза и влажностью почвы (табл. 89), а в ноябре у пшеницы, находящейся в условиях оптимального водоснабжения (60% от полной влагоемкости почвы), интенсивность фотосинтеза составляет 12,7—21,8 мг CO_2 на 1 дм² за 1 час, в то время как при недостаточном водоснабжении (30% от полной влагоемкости) происходило не поглощение, а выделение углекислого газа, растрата ранее накопленных ассимилятов.

После ухода под снег у зимующих растений в связи с затенением прекращается фотосинтетическое усвоение CO_2 , но продолжается темновая фиксация углекислого газа, что свидетельствует о постоянном новообразовании молекул акцептора в процессах обмена веществ, процессах деградации накопленных в период закаливания углеводов. Кстати, интенсивность расходования углеводов растениями пшеницы в зимний период зависит от предшествующих условий. Например, при позднем посеве озимой пшеницы растения накапливают меньше сахаров в ходе закаливания и более интенсивно расходуют их в течение зимы (Ахунбаева, Исакова, 1964).

После выхода растений из-под снега весной у них по мере повышения температуры начинается все более интенсивный фотосинтез, обеспечивающий ассимилятами ростовые процессы.

До сих пор мы рассматривали особенности фотосинтеза листьев пшеницы, однако этот процесс может осуществляться и в других органах. Об этом можно судить по данным табл. 90

(Тарчевский, 1964а), характеризующим сравнительную величину интенсивности поглощения $C^{14}O_2$ различными органами яровой твердой пшеницы Горденформе 496 в начале фазы

Таблица 89

Интенсивность фотосинтеза (в $мг/100 см^2/час$) у растений озимой пшеницы при различной влажности почвы.
Опыт 28/X 1964 г.

Время опыта	Температура воздуха, °С	Влажность почвы, % от полной влагоемкости		
		80	60	30
11 час 56 мин—12 час 43 мин	9,1	17,40	12,80	9,45
14 час 22 мин—15 час 10 мин	7,4	9,15	7,00	8,00
15 час 36 мин—16 час 19 мин	6,4	6,95	5,98	4,13

молочной спелости. Интересно, что относительно высокой интенсивностью фотосинтеза обладают колосья пшеницы. Если учесть, что во время взятия пробы вес зерновок в колосе обычного посева составлял $1/3$, а в колосе растений разреженного

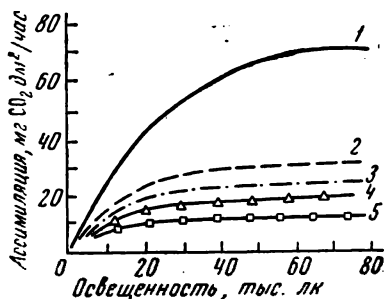


Рис. 69. Зависимость интенсивности фотосинтеза от освещенности у колосьев и листьев при различном содержании CO_2 в атмосфере
Листья: 1—0,150% CO_2 ; 2—0,032% CO_2 ; колос: 3—0,028% CO_2 ; 4—0,018% CO_2 ; 5—0,007% CO_2

посева $1/2$ от веса всего колоса, и пренебречь фотосинтезом самих зерновок, то можно прийти к выводу, что интенсивность фотосинтеза остей, колосковых и цветочных чешуй колоса имеет не меньшую величину, чем у листьев двух верхних ярусов и значительно большую, чем у листьев третьего сверху яруса.

Пожалуй, наиболее полно фотосинтез колосьев пшеницы исследовал Стой (Stoy, 1965). Мы приводим температурную (табл. 91) и световую (рис. 69) зависи-

мости фотосинтеза колосьев, которая имеет большое сходство с листьями по характеру кривой и абсолютной величине интенсивности фотосинтеза, характеризующей плато светового насыщения. Наибольшие интенсивности фотосинтеза при оптимальных температурных условиях и световом насыщении

у колосьев пшеницы соответствуют 20—22 мгСО₂/дм²/час. Температурный оптимум фотосинтеза у колосьев равен 30°, как и у листьев.

После цветения фотосинтез колосьев увеличивается в течение 15 дней, а у листьев сразу начинает уменьшаться (Buttrose, 1962; Carr, Wardlow, 1965).

Таблица 90

Интенсивность фотосинтеза (в тыс. *мг/мин* на 1 г сухого веса) различных органов растений пшеницы Горденформе 496 в зависимости от степени загущенности посевов

Орган растения	Обычный посев	Разреженный посев
Листья верхнего яруса	26	54
Листья второго сверху яруса	33	60
Листья третьего сверху яруса	15	11
Стебли	7	8
Колосья	19	16

Таблица 91

Интенсивность фотосинтеза (в мг СО₂/дм²/час) отделенных от растений колосьев двух сортов пшеницы в зависимости от температуры

Температура, С	Сорт Дала		Сорт Диамант	
	Фотосинтез			
	наблюдаемый	истинный	наблюдаемый	истинный
7	9,1	10,0	8,8	9,7
10	10,5	13,9	9,5	12,9
15	11,2	16,7	10,1	15,8
20	11,6	19,8	10,4	19,3
25	11,0	21,3	9,8	21,4
30	9,8	22,6	8,0	22,0
35	6,6	22,1	4,0	21,6
40	2,3	—	1,2	—

Интересны данные о влиянии обезвоживания, достигаемого прекращением полива вегетационных сосудов, на фотосинтез листьев и колосьев пшеницы (Wardlow, 1967). В табл. 92 приводятся данные, свидетельствующие о том, что прекращение полива растений сказывается значительно сильнее на фотосинтезе листьев, чем колосьев. Например, фотосинтез листьев уменьшался в 3—7 раз, а колосьев лишь на 20—30%. По данным И. А. Тарчевского (1964), в некоторых случаях обезвоживание растений вызывало торможение фотосинтеза листьев, но не сказывалось, а иногда даже несколько стимулировало интенсивность фотосинтеза зеленых элемен-

тов колоса. У засухоустойчивых сортов интенсивность фотосинтеза колосковых и цветочных чешуй оказалась выше, чем у менее устойчивых, особенно на первых этапах формирования зерна (Полимбетова, Мамонов, 1966). У остистых форм она выше, чем у безостых (Сынанбеков, 1965). Показано, что ости могут поглощать около 14% от всего $C^{14}O_2$, усвоенного колосьями твердой пшеницы в процессе фотосинтеза (Mc Donough, Gauch, 1959).

Таблица 92

Действие водного дефицита на фотосинтез верхних листьев и колосьев пшеницы

Состояние растений	Истинный фотосинтез, мг $CO_2/дм^2/час$	Фотосинтез	Дыхание
		мг CO_2 на 1 колос в 1 час	
	верхние листья	колосья	
До завядания листьев	29,5	6,6	3,2
Слабое завядание	21,0	6,2	3,2
Сильное завядание	7,1	5,0	3,3

С. В. Тагеева (1946) отмечала, что полив пшеницы обеспечивает достаточно высокую ассимиляционную способность у листьев и колосьев в течение более длительного периода, по сравнению с неполиваемыми растениями. Колосья играют особенно большую роль в конце вегетационного периода, когда листья отсыхают. Доля колоса в общей фотосинтетической активности изменялась с возрастом от 15 до 29% у остистого сорта яровой пшеницы и от 10 до 15% у безостого (Birecka, Dakic-Wlodkowska, 1964).

По оценке других авторов (Carr, Wardlow, 1965), у остистого сорта пшеницы сразу после цветения колос поглощал 25% $C^{14}O_2$, а у безостого — 12—14%. Через четыре недели после цветения у первого доля колоса в фотосинтезе всего растения увеличивалась до 40%, а у второго — до 24—29%.

По имеющимся данным (Kriedemann, 1966), весьма интенсивный фотосинтез может осуществляться колосьями и при отсутствии CO_2 в атмосфере за счет рефиксации углекислого газа, образующегося в процессе интенсивного дыхания колосьев. Был сделан вывод, что рефиксируется 50—60% CO_2 , выделяющейся в процессе дыхания тканей колоса. Благодаря эффекту рефиксации не наблюдается значительной потери веса зерновками, если колос находится на свету в атмосфере, лишенной CO_2 (табл. 93). Интенсивное дыхание колосьев в темноте и на свету обнаружено с помощью инфракрасного газоанализатора Г. Н. Торном (Thorpe, 1965).

Действие исключения света или углекислого газа (в течение 9 дней)
на урожай зерна пшеницы (Kriedemann, 1966)

Вариант опыта	Вес зерна в колосе		Средний вес зерна		Число зерен в колосе
	сухой вес, г	в % от варианта 1	сухой вес, мг	в % от варианта 1	
1. Освещение колосьев +CO ₂	0,6996	100	15,9	100	44
2. Освещение колосьев без CO ₂	0,6930	99,06	15,4	96,85	45
3. Колосья в темноте	0,4890	68,61	10,0	62,89	48

Представление о высокой фотосинтетической активности колосьев пшеницы позволило выдвинуть в последние годы гипотезу о том, что зеленые элементы колоса играют положительную роль в наливе зерна и эта функция колосьев, по-видимому, может считаться важнейшей после функции, которая обычно приписывается цветочным и колосковым чешуям пшеницы — защите воспроизводительных органов растений от внешних неблагоприятных факторов (Рожевиц, 1935).

ХИМИЗМ УСВОЕНИЯ УГЛЕКИСЛОГО ГАЗА

Особенности химизма усвоения CO₂ растениями пшеницы четко вырисовываются уже при рассмотрении функциональной перестройки пластид в процессе зеления растений. До освещения и в первые часы после начала освещения в этиолированных проростках пшеницы наблюдается нефотосинтетическая («темновая») фиксация CO₂. Необходимо заметить, что все клетки, все ткани надземных и подземных органов пшеницы на всем протяжении онтогенеза способны к нефотосинтетической фиксации углекислого газа, осуществляющейся с большей или меньшей интенсивностью в любое время суток.

Несмотря на то что нефотосинтетическая фиксация CO₂ едва ли может играть сколько-нибудь существенную роль в углеродном и энергетическом балансе растений, некоторые авторы склонны придавать достаточно большое физиологическое значение «темновым ассимилятам» листьев (Мокроносов, Пономарева, Логвина, 1963).

Интенсивность поглощения C¹⁴O₂ различными органами растений в темноте неодинакова. Например, в фазе цветения у яровой твердой пшеницы Гордеиформе 189 в дневные часы после 40 мин пребывания в атмосфере C¹⁴O₂ (3 мкюри на 1 л воздуха) удельная радиоактивность тканей различных органов была следующей (в тыс. имп/мин на 1 г сырого веса) (Тарчевский, 1964): листьев — 400, колосьев — 252, корней — 40. Интенсивность темновой фиксации листьев пшеницы

ночью относилась к величине того же показателя днем и к интенсивности дневного фотосинтеза как 1:2:30. В связи с тем, что величина темновой фиксации листьев может достигать нескольких процентов от величины фотосинтеза, при изучении химизма последнего процесса имеет смысл определять также интенсивность и химизм нефотосинтетической фиксации $C^{14}O_2$.

При самых коротких (например, 5 и 30 сек) экспозициях листьев в $C^{14}O_2$ в темноте C^{14} обнаруживается в аспарагиновой и яблочной кислотах и в неидентифицированном соединении, находящемся на двухмерных бумажных хроматограммах в зоне органических фосфатов. По мере увеличения продолжительности выдерживания листьев в атмосфере $C^{14}O_2$ в темноте процентное содержание C^{14} в аспарагиновой кислоте снижается, а в яблочной — повышается (табл. 94). Набор

Таблица 94

Распределение C^{14} среди продуктов темновой фиксации CO_2 (в % от общей радиоактивности растворимых в этаноле и воде соединений) в листьях пшеницы Горденформе 189

Соединение	Продолжительность темновой фиксации	
	10 мин	20 мин
Аспарагиновая кислота	65,0	53,6
Глутаминовая кислота	9,6	14,9
Аланин	5,5	2,4
Серин	3,6	1,2
Яблочная кислота	16,3	27,9

продуктов темновой фиксации $C^{14}O_2$ во всех исследованных органах пшеницы оказался одинаковым, хотя и были обнаружены различия в соотношении этих продуктов. Например, при 20-минутной экспозиции в корнях гораздо больше радиоактивного углерода включается в состав глутаминовой кислоты, аргинина и меньше — в состав аспартата (табл. 95). Это изменение количества соединений, накопленных в процессе темновой фиксации, может объясняться различными емкостями их обменных фондов, различной активностью ферментов, катализирующих соответствующие, например, конкурентные реакции, а также условиями внутриклеточной среды.

Основным акцептором углекислого газа при нефотосинтетической фиксации является фосфоенолпировиноградная кислота, главным поставщиком которой служит процесс гликолиза. В роли продукта фиксации CO_2 в этом случае выступает

щавелевоуксусная кислота, быстро превращающаяся в яблочную или аспарагиновую. Отношение C^{14} -малат/ C^{14} -аспартат может быть достаточно чувствительным показателем величины соотношения НАДФ⁺/НАДФ·Н. При недостаточном количестве восстановителя больше C^{14} включается в состав аспартата, при избытке — в состав малата (Graham, Walker, 1962).

Таблица 95

Распределение C^{14} в продуктах темновой фиксации CO_2 в колосьях и корнях пшеницы (в % от общей радиоактивности водно-спиртовой вытяжки)

Соединение	Колосья		Корни	
	Продолжительность темновой фиксации CO_2			
	20 мин	40 мин	20 мин	40 мин
Аспарагиновая кислота	56,5	37,6	39,7	18,8
Глутаминовая кислота	5,1	8,2	22,7	22,9
Аланин	2,0	Следы	Следы	Следы
Серин	2,6	2,6	Следы	Следы
Аргинин	Следы	0,9	16,3	Следы
Валин	Следы	Следы	Следы	14,3
Яблочная кислота	28,3	32,6	21,3	44,0
Щавелевая кислота	5,5	18,1	Следы	Следы

Влияние условий существования растений пшеницы на интенсивность и химизм темновой фиксации изучено очень мало. Было показано, что под влиянием почвенной засухи снижается интенсивность и изменяется направленность нефотосинтетической фиксации CO_2 (Тарчевский, Неуструева, 1960). Последнее проявлялось в повышении содержания C^{14} в малате и снижении — в аспартате, а также снижении содержания радиоактивного углерода во фракции высокополимерных соединений и повышении — в низкополимерных.

В течение первых четырех часов освещения еще не наблюдается включения C^{14} в состав продуктов фотосинтеза, несмотря на то, что листья образовали уже значительные количества хлорофилла (Tolbert, Gailey, 1955). В это время радиоактивный углерод обнаруживался в составе типичных продуктов темновой фиксации $C^{14}O_2$: аспартата, малата и глутамата. Наблюдалось лишь усиление образования на свету этих соединений.

Первым интенсивно метящимся продуктом фотосинтеза после 4-часового освещения была фосфоглицериновая кислота. На пятый час освещения C^{14} появлялся не только в ФГК, но и в больших количествах в аланине (рис. 70). После 5—6 час освещения радиоактивный углерод со все увеличивающейся интенсивностью начинал появляться в гексозофосфатах и сахарозе (рис. 71). Начиная с 9—12 час непрерывного

освещения содержание радиоактивного углерода (в процентах от общего количества поглощенного C^{14}), включающегося в ФГК, гексозофосфаты и сахарозу, оставалось постоянным. Абсолютное количество поглощаемого $C^{14}O_2$ составляло в это

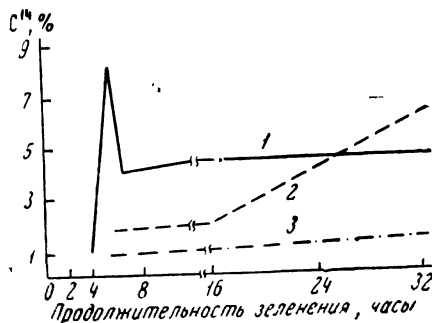


Рис. 70. Распределение C^{14} среди продуктов 10-минутного фотосинтеза в процессе зеленения (в % от общей радиоактивности)
1 — аланин; 2 — серин; 3 — глицин



Рис. 71. Образование C^{14} -продуктов фотосинтеза в процессе зеленения
1 — аспартат; 2 — малат; 3 — сахароза

время только $1/4$ часть этой величины, по сравнению с нормальными зелеными растениями.

В процессе дальнейшего развития растений подобный только что описанному процесс замены темновой фиксации CO_2 на фотосинтетическое усвоение углекислого газа (плюс нефотосинтетическое, осуществляющееся на свету не в хлоропластах, а в остальных участках клеток) осуществляется каждое утро. Ночью радиоактивный углерод включается в основном в аспартат и малат. В сумеречную часть суток наряду с этими соединениями много C^{14} обнаруживается в составе ФГК и, особенно аланина, днем главным образом в сахарозе, крахмале и гексозофосфатах.

Необходимо отметить, что в процессе зеленения метка не появлялась в больших количествах в серине, пока не завершился период активации оксидазы гликолевой кислоты, что указывает на особенности генезиса серина. В состав серина обычно

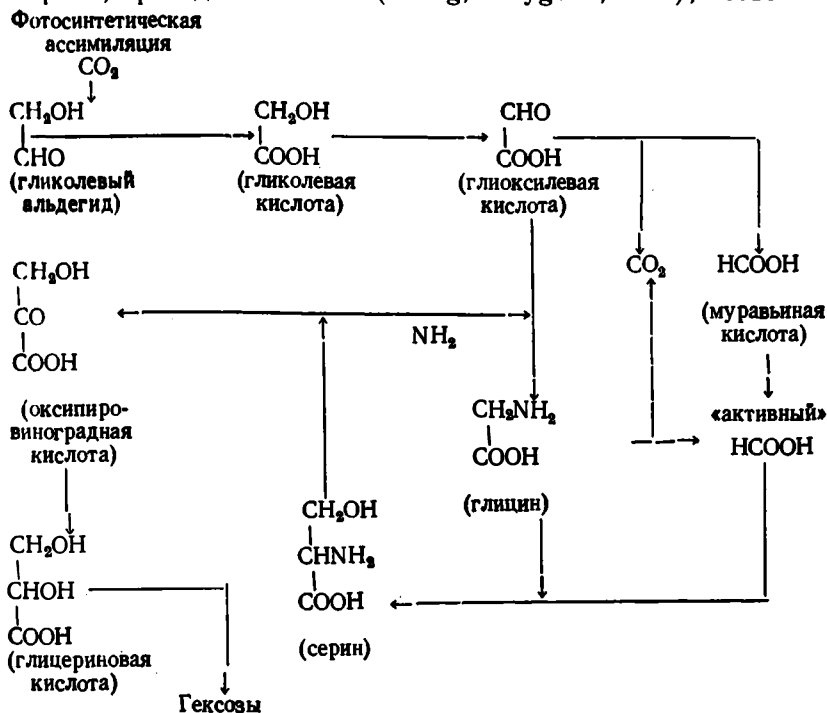
включается лишь несколько процентов от всего радиоактивного углерода, поглощенного в процессе 5- или 10-минутного фотосинтеза. Однако в некоторых случаях, например, при сильном повышении освещенности или при значительном увеличении концентрации O_2 в воздухе доля углерода в серине может увеличиваться и достигать $1/5$ части от всей радиоактивности.

Было обнаружено, что C^{14} довольно быстро «проскакивает» через серин (т. е. серин быстро превращается в другие

соединения). Попытки установить метаболические пути образования и превращения серина привели к представлению о глиоксилатно-сериновом пути: глиоксилат→гликокол→серин→гексозы.

Отдельные звенья глиоксилатно-сериновой схемы, применимой, по-видимому, ко всем растениям, были расшифрованы при изучении метаболизма меченых соединений в листьях пшеницы. Например, когда в листьях пшеницы вводился 2-С¹⁴-гликолат, он быстро превращался в глицин и серин (Wang, Burris, 1963). Серин, в свою очередь, быстро образовывался из глицина (за 10 мин в состав серина включалось до 39% от радиоактивности всех аминокислот, в то время как в исходном меченом соединении — глицине — оставалось лишь 25%). Обратное превращение глицина из 1-С¹⁴-серина и из 3-С¹⁴-серина было очень медленным. Однако, как показал анализ фракции органических кислот, меченый серин мог с высокой скоростью превращаться в глицериновую кислоту. Представляет интерес факт образования довольно больших количеств фосфосерина, особенно в связи с тем, что в дальнейшем радиоактивный углерод попадает в состав гексоз, которые синтезируются из трехуглеродных производных серина.

Общая схема образования и дальнейшего превращения серина, приведенная ниже (Wang, Waygood, 1962), позволяет



понять последовательность образования не только этого соединения, но и нескольких других продуктов фотосинтеза.

Обычно в составе продуктов кратковременного (5-минутного) фотосинтетического усвоения $C^{14}O_2$ в листьях обнаруживаются следующие соединения: фосфоглицериновая кислота, фосфорилированные гексозы (например, фруктозо-1,6-дифосфат и глюкозо-1-фосфат), сахароза, глюкоза, фруктоза, аспаргат, аланин, глицин, серин, глутамат, малат, глицерат, гликолат. Эти соединения легко извлекаются из листьев пшеницы с помощью 80%-ного этанола или последовательного промывания гомогената листьев 80%-ным, 30%-ным этанолом и водой (Woodward, Rabideau, 1953). Часть радиоактивного углерода, поглощенного листьями в процессе фотосинтеза, остается в составе фракции нерастворимых соединений: липидов и высокополимерных веществ — белков и полисахаридов (крахмала и клетчатки).

По-видимому, не проводилось специальных опытов по изучению изменения направленности фотосинтетического усвоения CO_2 в онтогенезе пшеницы при постоянных условиях выращивания. Можно ожидать, что у пшеницы по мере старения будет проявляться та же тенденция, что была обнаружена у других растений: уменьшение с возрастом аминокислотно-белковой и усиление углеводной направленности фотосинтеза.

Это может рассматриваться как проявление свойственной для хлоропластов способности в определенных условиях достаточно сильно изменять характер распределения C^{14} среди продуктов фотосинтеза. В свое время было выдвинуто положение о том, что в зависимости от типа растений, их физиологического состояния, условий питания, температур, освещения пути превращения первичных продуктов фотосинтеза могут быть различными и приводить к образованию конечных продуктов фотосинтеза различного состава и качества (Ничипорович, 1953, 1955). Предполагалось, что изменение «состава и качества» ассимилятов может иметь большое физиологическое значение, предопределяя сдвиги в нефотосинтетическом обмене веществ.

Необходимо отметить, однако, что набор продуктов фотосинтеза, т. е. тех соединений, в которые включается углерод при кратковременном фотосинтезе в $C^{14}O_2$, оказался очень стабильным. Лишь при некоторых предлетальных необратимых состояниях может наблюдаться выключение той или иной реакции фотосинтетического метаболизма углерода, что приводит к искажению набора меченых соединений. В то же время с помощью тех или иных воздействий можно легко вызвать изменение в характере распределения C^{14} среди различных продуктов фотосинтеза.

Обширная информация, имеющаяся в опубликованных к настоящему времени работах, позволяет признать доказанной

возможность и специфичность изменений направленности фотосинтетического превращения углекислого газа под влиянием различных факторов, довольно тонкую «настроенность» фотосинтеза на условия жизни растений. Причины этого заключаются в большой функциональной сложности фотосинтетического аппарата, существовании большого количества конкурентных реакций, зависимости скоростей их протекания от процессов доставки в отдельные участки хлоропластов исходных субстратов и удаления конечных продуктов различных фотосинтетических реакций, что, в свою очередь, может определяться состоянием структуры фотосинтетического аппарата. Определенную роль могут играть и другие причины, например, конкурентные взаимоотношения между хлоропластами и другими участками клеток за АТФ или неорганический фосфат и т. д.

Соотношение количеств образующихся в процессе фотосинтеза соединений может быть сильно изменено с помощью удобрений. Например, усиленное азотное питание способствует более интенсивному включению C^{14} из углекислого газа в аминокислоты и белки (Андреева, 1955; Незговорова, 1956; Андреева, Нальборчик, 1957; Ваклинова, Доман, Рубин, 1958; Незговорова, 1962; Карпилов и др., 1964; Мокроносков, 1964). Обильное фосфатное или калийное питание вызывает усиление образования углеводов, особенно сахарозы (Леонтьева, 1963, 1964; Анисимов, Дубовская, Добрякова, 1964; Мокроносков, 1964). Наоборот, калийное (Оканенко, Берштейн, 1963) и фосфатное (Карпилов, Недопекина и др., 1964) голодание помимо снижения интенсивности фотосинтеза приводит к большому накоплению среди продуктов фотосинтеза аминокислот. Сходное с этим усиление аминокислотной направленности фотосинтеза наблюдается во время сильного снижения освещенности. При этом происходит не только уменьшение включения C^{14} в состав углеводов, но и перераспределение радиоактивного углерода среди соединений этой фракции: уменьшается содержание C^{14} -сахарозы и увеличивается — C^{14} -гексоз (Тарчевский, 1965).

Особенно сильные изменения в направленности фотосинтетического усвоения CO_2 обнаруживаются при действии на растения пшеницы различных неблагоприятных факторов, например почвенной или атмосферной засухи. Эти изменения в фотосинтетическом метаболизме углерода проявляются чаще всего при торможении фотосинтеза, но могут наблюдаться и при неизменном уровне интенсивности поглощения CO_2 .

Сильное влияние на направленность фотосинтетического усвоения CO_2 у пшеницы оказывает почвенная засуха (табл. 96; Тарчевский, 1958). Основной чертой перераспределения углеводов среди соединений низкополимерной фракции является уменьшение включения C^{14} в сахарозу и усиление —

в аланин. Наблюдается также уменьшение интенсивности образование нерастворимых в разбавленном этаноле и воде соединений, особенно белков. Интересно отметить, что включение радиоактивного углерода в состав клетчатки даже увеличивалось.

Если в первое время эффект усиления фотосинтетического образования аланина, вызванный действием почвенной засухи, объясняли замедлением потребления C^{14} -аланина на синтез белков, то проведенные позже расчеты баланса изменения радиоактивности в аланине и белках листьев пшеницы заста-

Таблица 96
Влияние почвенной засухи на распределение C^{14} среди
продуктов 5-минутного фотосинтеза листьев пшеницы

Соединение	Радиоактивность, % от суммы указанных в таблице соединений	
	контроль	почвенная засуха
Фосфорные эфиры	23,8	16,2
Сахароза	54,2	35,6
Аланин	15,2	37,2
Аспарагиновая кислота	6,8	11,0

вили отказаться от этого представления. Так, например (Тарчевский, 1958), в листьях пшеницы, испытывающих действие почвенной засухи, радиоактивность аланина была выше на 5,3%, а белков ниже всего на 0,6% по сравнению с контрольными растениями (в процентах от общей радиоактивности листьев).

У листьев пшеницы в условиях атмосферной засухи наиболее заметными изменениями в распределении углерода были следующие (Тарчевский, 1958): меньше C^{14} обнаруживалось в составе группы органических фосфатов, в белках и липоидах, и больше — в аланине, сахарозе и клетчатке. Эти изменения вызваны в основном повышением температуры листьев (вследствие возрастания освещенности и температуры воздуха во время атмосферной засухи), а не их полуденным обезвоживанием. В рассматриваемом опыте содержание воды в листьях изменилось незначительно (с 76,1% в контрольном варианте до 74,7% во время атмосферной засухи).

Изменение соотношения радиоактивности в органических фосфатах и сахарозе под влиянием атмосферной засухи может быть вызвано большей скоростью протекания последовательных реакций: продукт фиксации CO_2 → фосфорные эфиры сахаров → сахароза. В результате относительно больше радио-

активного углерода накапливается в конечном продукте фотосинтеза — сахарозе.

Необходимо заметить, что при действии атмосферной засухи на растения, которые выращивались в условиях недостаточного водоснабжения, «аланинный эффект» резко уменьшается или не проявляется совсем. Это хорошо видно при изучении дневного хода включения C^{14} в состав аланина (Тарчевский, 1958). В пасмурные дни процент C^{14} в составе аланина (рис. 72), всегда выше у листьев пшеницы, выращенной в условиях недостаточного водоснабжения (почвенной засухи). В дни с атмосферной засухой в полуденные часы наблюдался сильный «аланинный эффект» у растений, находившихся в условиях оптимального водоснабжения, но не почвенной засухи. По всей вероятности, у растений во время почвенной засухи вырабатывается большая устойчивость не только к обезвоживанию, но и к действию повышенных температур (вследствие неспецифического характера закаливания). Этим объясняется, по-видимому, и тот факт, что у растений пшеницы, выращивавшихся в оптимальных условиях водоснабжения, на более поздних фазах развития (например, во время цветения, по сравнению с фазой кущения) полуденная атмосферная засуха вызывает менее значительные сдвиги в направленности фотосинтеза.

Имеются сведения о действии на фотосинтетический метаболизм углерода у пшеницы таких экстремальных факторов, которые не встречаются в природной обстановке и могут быть созданы лишь в искусственных, лабораторных условиях. К числу таких факторов могут быть отнесены, например, высокие концентрации кислорода. Известно, что концентрация кислорода в межклетниках листьев может изменяться в зависимости от соотношения интенсивностей фотосинтеза и дыхания, работы устьичного аппарата и т. д. Однако величины этих отклонений от нормы не приводят к созданию в клетках угрожающей для фотосинтеза ситуации и, по всей вероятности, не в состоянии изменить направленность фотосинтетического усвоения CO_2 . Опыты по изучению действия чрезвычайно большого избытка или недостатка O_2 в атмосфере, проведенные с листьями яровой твердой пшеницей Гордеиформе 496, показали следующее. Сильный дефицит кислорода в атмосфере не оказывал влияния на интенсивность фотосинтеза, в то время как избыток кислорода приводил к депрессии фотосинтеза (Тарчевский, 1964; Forrester, Krotkov, Nelson, 1966).

Отсутствие влияния низкой концентрации кислорода может быть объяснено тем, что в условиях высокой освещенности происходит быстрое насыщение хлоропластов и клеток листьев эндогенным кислородом, образующимся в процессе фотосинтеза. Низкая концентрация O_2 не вызвала достоверных изменений и в распределении C^{14} среди различных продуктов фо-

тосинтеза (табл. 97; Тарчевский, 1964), в то время как повышенная концентрация значительно уменьшила содержание радиоактивного углерода в сахарозе и повысила — в аланине, аспартате, глюкозе, глицине и малате. Обращает на себя внимание эффект перераспределения C^{14} между сахарозой и свободными гексозами. Этот эффект наблюдался также при действии на листья пшеницы Гордениформе 496 сильных магнитных и электрических полей (рис. 73; Тарчевский, 1964).

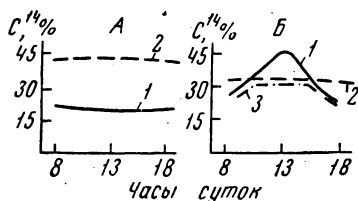


Рис. 72. Суточный ход фотосинтетического включения C^{14} в аланин (в % от радиоактивности соединений, растворимых в этаноле и воде) А — пасмурный день; Б — атмосферная засуха в полуденные часы; 1 — контроль: растения пшеницы в условиях оптимального водоснабжения; 2 — почвенная засуха; 3 — растения контрольного варианта, но на более поздних фазах развития

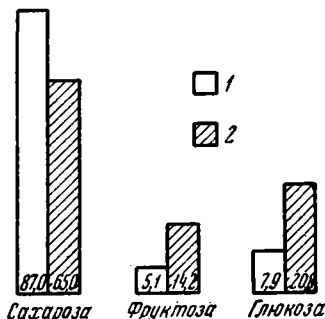


Рис. 73. Влияние магнитного поля на распределение C^{14} среди свободных сахаров (в % от суммарной радиоактивности) 1 — контроль; 2 — магнитное поле напряженностью 4000 эрстед

Специфичность изменений в направленности превращения CO_2 зависит от меры воздействия того или иного фактора внешней среды. Представ-

ляется особенно интересным, что при увеличении меры воздействия различных факторов и приближении их к экстремальным значениям в распределении C^{14} среди продуктов фотосинтеза начинают нарастать и, в конце концов, становятся наиболее заметными неспецифические изменения, проявляющиеся чаще всего при торможении фотосинтеза.

Неспецифичность проявляется в следующем: 1) снижается интенсивность регенерации акцептора CO_2 , вследствие чего снижается интенсивность фотосинтеза; 2) меньший процент C^{14} обнаруживается в составе фракции соединений, нерастворимых в разбавленном этаноле и воде, особенно в составе белков; 3) повышается содержание радиоактивного углерода в аланине (иногда в аспартате и малате); 4) происходит перераспределение C^{14} между свободными сахарозой и гексозами (снижается содержание C^{14} в сахарозе и повышается в глюкозе и фруктозе).

Влияние содержания кислорода в воздухе на распределение C^{14} среди продуктов 5-минутного фотосинтеза (в % от суммарной радиоактивности водно-спиртовой фракции)

Соединение	Содержание кислорода, %				
	3	21	60	21	95
	Опыт 1			Опыт 2	
Фосфорные эфиры	8,7	3,7	0,6	Следы	
Сахароза	55,8	61,4	35,2	60,3	17,2
Глюкоза	6,4	4,2	13,9	Следы	2,9
Аланин	6,0	7,5	10,5	7,7	23,1
Серин	9,9	9,1	11,9	28,5	34,8
Глицин	6,8	5,6	8,5		
Аспаргат	2,6	2,0	6,8	2,1	16,2
Аргинин	3,8	6,5	7,1	Следы	
Малат	0	0	1,7	Следы	1,8
Глицерат	0	0	3,8	1,4	1,4

Так как неспецифические изменения фотосинтетического метаболизма углерода наблюдаются при сильном снижении освещенности, когда фотосинтез лимитируется недостаточной интенсивностью образования АТФ, а также при действии ингибиторов и разобщителей фотосинтетического фосфорилирования, то эффект неспецифичности стали объяснять дефицитом АТФ в хлоропластах клеток растений (Тарчевский, 1964; 1965). Неблагоприятные (экстремальные) факторы могли вызывать или снижение интенсивности фотосинтетического фосфорилирования или разобщение образования АТФ и восстановления (уменьшение отношения АТФ : НАДФ · Н). Последнее объяснение представляется тем более вероятным, что неспецифические изменения в фотосинтетическом метаболизме углерода вызваны торможением следующих реакций, требующих для своего осуществления затраты АТФ (см. схему на стр. 342):

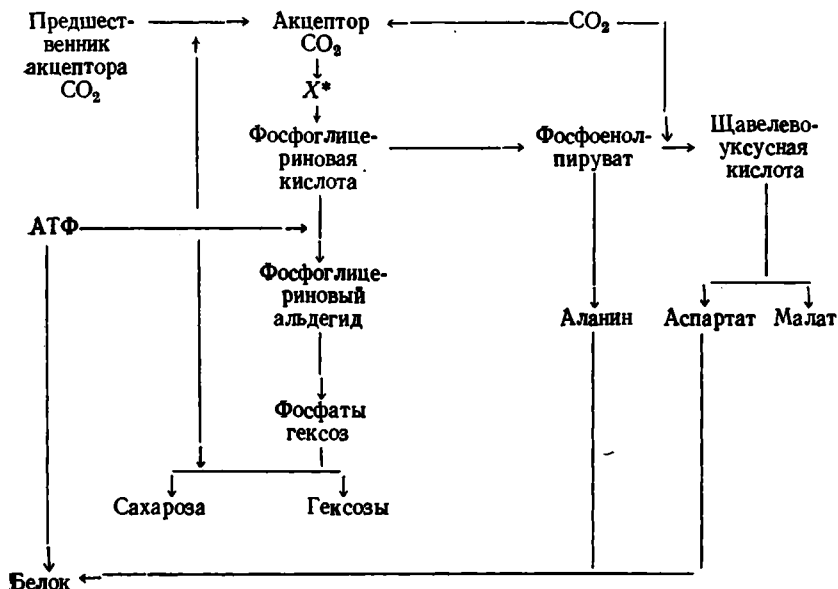
1. Регенерации акцептора CO_2 (в результате должна снизиться интенсивность фотосинтеза).

2. Восстановления фосфоглицериновой кислоты в фосфоглицериновый альдегид. В этом случае больше C^{14} -фосфоглицериновой кислоты будет использоваться в конкурентной реакции образования фосфоенолпировиноградной кислоты (ФЕП). Известно, что ФЕП является активным акцептором аммиака (Кретович, 1961), поэтому можно ожидать, что реакция ФЕП → аланин будет протекать очень интенсивно и в составе аланина будет обнаруживаться большое количество C^{14} . Так как ФЕП является также акцептором CO_2 , то можно ожидать известного усиления образования малата (из щавелевоуксусной кислоты) или аспартата.

3. Образование сахарозы из фосфорных эфиров гексоз (АТФ необходим для регенерации УТФ и через него УДФГ). В этом случае повышается вероятность дефосфорилирования и образования свободных гексоз, а также вероятность синтеза крахмала (в связи с тем, что реакция синтеза крахмала из глюкозо-1-фосфата без участия АДФГ в достаточной степени вероятна).

4. Образование белков из свободных аминокислот.

Схема использования АТФ в реакциях фотосинтетического метаболизма углерода



* X—нестабильный продукт фиксации CO₂.

В настоящее время предложенное выше объяснение причин неспецифических изменений фотосинтетического усвоения CO₂ находит все больше подтверждений. Действительно, под влиянием различных неблагоприятных факторов может происходить снижение интенсивности образования АТФ в процессе фотосинтетического фосфорилирования (Тарчевский, 1965). К сожалению, большинство работ по фосфорилированию выполнено на хлоропластах, изолированных из клеток листьев шпината и бобов, а не пшеницы, поэтому в большинстве случаев трудно представить данные, подтверждающие причинную зависимость между фотофосфорилированием и усвоением CO₂ у пшеницы. Правда, имеются данные о сходстве процесса фотосинтетического фосфорилирования у хло-

ропластов шпината и других видов растений (Whatley, Allen, Trebst, Arnon, 1960), в том числе пшеницы (Shen, Shen, 1962).

О взаимосвязи фотосинтетического фосфорилирования и направленности фотосинтетического восстановления CO_2 у пшеницы можно судить по двум интересным работам, одна из которых посвящена становлению фотофосфорилирования в процессе зеленения, а другая — особенностям образования АТФ и восстановителя в зависимости от освещенности.

В первой из этих работ (Shen, Hung, 1964) показано, что в процессе зеленения фотосинтетическое фосфорилирование обнаруживается спустя 1 час после начала заметного накопления хлорофилла в этиолированных проростках пшеницы. Через 10 час зеленения интенсивность фотосинтетического фосфорилирования становится постоянной. Интересно, что на ранних стадиях зеленения при фотофосфорилировании образуется меньше АТФ, чем можно было бы ожидать, если судить по интенсивности возбуждаемого светом потока электронов в хлоропластах. В этом случае считают, что образование АТФ слабо сопряжено с нециклическим транспортом электронов в хлоропластах. По мере увеличения продолжительности зеленения величина отношения $P/2e^-$ (показателя степени сопряжения) увеличивается:

Интенсивность фотофосфорилирования, мкМ АТФ на 1 мг хлорофилла в 1 час	Продолжительность зеленения, час	
	4	6
циклического	57,6	113,8
нециклического	4,9	32,2
Величина отношения $P/2e^-$	0,16	0,45

С синтезом АТФ и повышением отношения АТФ/восстановитель связано образование фотосинтетического акцептора CO_2 (рибулозо-1-фосфат + АТФ → рибозуло-1,5-дифосфат + АДФ) и все большее повышение интенсивности его регенерации в цикле Кальвина, а также переход от аминокислотной к углеводной направленности фотосинтеза в зеленеющих проростках пшеницы (рис. 71; Tolbert, Gailey, 1955). Последнее связано с тем, что увеличивается скорость реакции $\text{ФГК} \rightarrow \text{ФГА}$, требующей затраты АТФ, причем это происходит за счет снижения скорости конкурентной реакции $\text{ФГК} \rightarrow \text{ФЕП}$, от которой в основном зависит аминокислотная направленность фотосинтеза.

Вторая работа является продолжением исследований, в ходе которых было обнаружено, что квантовый расход фотофосфорилирования в хлоропластах пшеницы прогрессивно увеличивается после уменьшения освещенности ниже определенного предела (Jin, Shen, Shen, Yang, Chin, 1961). Оказалось (табл. 98), что при понижении освещенности также про-

исходит уменьшение отношения $P/2e^-$ в процессе нециклического фосфорилирования (Shen, Shen, 1962), причем образование восстановителя не затормаживается. Этот «эффект освещенности», таким образом, является типичным случаем разобщения образования АТФ и использования энергии фотозвужденных электронов (как известно, ингибиторами фосфорилирования называются такие факторы или вещества, которые затормаживают образование и АТФ, и восстановителя, а разобщителями — такие, которые затормаживают образование АТФ, но не восстановителя, или даже повышают интенсивность образования последнего).

Авторы допускали возможность того, что уменьшение отношения $P/2e^-$ могло быть вызвано не разобщающим действием низких освещенностей, а иными причинами. Одной из них могло быть быстрое использование АТФ внутри хлоропластов, так как они обладают определенной АТФ-азной активностью. Если при высоких освещенностях доля АТФ, расходуемого в этом процессе, составляла очень небольшую величину от синтезируемой АТФ, то при низких освещенностях она могла сильно возрастать в результате снижения интенсивности фотофосфорилирования. Добавление в суспензию хлоропластов больших количеств АТФ, «защищавшего» вновь образованный радиоактивный АТФ, показало, что интенсивность фотосинтетического фосфорилирования не изменилась, и дело не в АТФ-азной активности.

Таблица 98

Влияние освещенности на квантовый расход фотосинтетического фосфорилирования и реакции Хилла и на степень сопряжения образования АТФ с транспортом электронов

Освещенность, тыс. $\text{эрг}/\text{см}^2/\text{сек}$	Квантовый расход фотофосфорилирования	Величина отношения $P/2e^-$
5,8	4,9	1,11
3,5	6,3	0,82
2,3	13,8	0,42
1,3	23,0	0,27

Другой причиной могло быть преимущественное использование для синтеза АТФ неорганического нерадиоактивного фосфата, небольшие количества которого имеются в хлоропластах, а не $\text{H}_2\text{P}^{32}\text{O}_4^-$, находящегося в реакционной среде. В связи с этим количество меченого по фосфору АТФ могло уменьшаться, что создавало кажущееся уменьшение $P/2e^-$. Для выяснения этого вопроса был поставлен опыт, в котором сначала с помощью сильного света исчерпывался фонд нерадиоактивного неорганического фосфата в хлоропластах, а уже затем определялась интенсивность фотофосфорилирования

при слабом освещении. В связи с тем, что и в этом случае было весьма небольшим количество АТФ, образующегося при невысокой освещенности, можно считать, что вторая причина тоже не играет роли в «эффекте освещенности».

Интересно, что снижение интенсивности фотофосфорилирования особенно сильно проявляется в условиях прерывистого слабого освещения суспензий хлоропластов пшеницы. Это свидетельствует о том, что «эффект освещенности» вызван распадом или обходом каких-то промежуточных продуктов фотофосфорилирования. Подтверждением этой гипотезы могут служить опыты с предварительным освещением суспензий хлоропластов, которые освещались сильным светом в течение 15 сек в присутствии тех или иных субстратов, а затем в темноте сразу же или через 5 сек после освещения в них добавлялись остальные субстраты, необходимые для образования АТФ. В этой реакционной смеси в темноте хлоропласты находились в течение 5 сек, после чего фиксировались. Результаты опыта представлены в табл. 99 (Shen, Shen, 1962). Можно

Таблица 99

Интенсивность фотосинтетического фосфорилирования в зависимости от набора субстратов в суспензии хлоропластов во время и после освещения

Состав освещаемой суспензии	Субстраты, добавленные после освещения	Фотофосфорилирование, мкМ АТФ/мг хлорофилла за 1 час
Хлоропласты, Mg ⁺⁺ , ФМС	Сразу же АДФ и P ³²	27,3
	АДФ и P ³² через 5 сек темноты	0,0
Хлоропласты, Mg ⁺⁺ , ФМС, P ³²	Сразу же АДФ	37,3
	АДФ через 5 сек темноты	16,2

сделать вывод о том, что в темноте в отсутствие АДФ и неорганического фосфата происходит быстрый распад какого-то промежуточного продукта фотофосфорилирования.

Авторы этой работы присоединяются к представлению о трех этапах фотосинтетического фосфорилирования: 1) образование высокоэнергетического нефосфорилированного вещества (или состояния. — И. Т.) Z*, 2) соединение Z* с неорганическим фосфатом с образованием макроэргического фосфата Z~P; 3) перенос макроэргической фосфатной связи на АДФ с образованием АТФ.

Данные табл. 99 заставляют считать, что наименее стабильным промежуточным соединением или состоянием является Z*, в то время как промежуточный продукт Z~P более устойчив. Стабилизация (удлинение времени жизни) Z*

может быть достигнута понижением температуры в опытах с предварительным освещением.

Ответственным за разобщающее действие пониженной освещенности авторы признают наименее стабильный продукт (состояние) Z^* , а его концентрацию определяют в 20—40 $\mu\text{M}/\text{mg}$ хлорофилла, т. е. около одной молекулы на 25—50 молекул хлорофилла.

Можно сделать предположение, что при действии на растения пшеницы неблагоприятных факторов тоже происходит разрушение Z^* . Это доказывается большим сходством в изменении фотофосфорилирования и фотосинтетического усвоения CO_2 под влиянием как низкой освещенности, так и экстремальных факторов.

Последовательность нарушений в структуре и функциях хлоропластов при действии различных экстремальных факторов может быть представлена следующим образом: крайние условия существования → денатурационные (конформационные) изменения белков хлоропластов → нарушение упорядоченности расположения элементов структуры хлоропластов → выход из строя механизма фотосинтетического фосфорилирования (затруднение образования Z^* и вследствие этого АТФ) → дефицит АТФ → неспецифические изменения в фотосинтетическом метаболизме углерода.

В условиях дефицита АТФ следует ожидать сильного обострения конкуренции различных эндогенных реакций за этот макроэргический фосфат. Немаловажную роль в конкуренции должна играть биохимическая топография хлоропластов. По всей вероятности, наибольшее уменьшение скорости таких реакций, для осуществления которых необходим АТФ, будет наблюдаться в участках хлоропластов, сильно удаленных от мест образования АТФ.

В связи с тем что меньше всего при действии экстремальных факторов тормозится интенсивность фотосинтеза, можно сделать вывод: реакция регенерации акцептора CO_2 расположена вблизи от мест образования АТФ, а реакция, например, синтеза сахарозы из гексозофосфатов — значительно дальше, так как обычно перераспределение C^{14} среди свободных сахаров является одной из самых чувствительных к действию неблагоприятных факторов реакций фотосинтетического усвоения CO_2 .

В последнее время предпринимаются попытки с помощью различных воздействий (сопрягающих агентов или повышающих интенсивность образования АТФ) увеличить в хлоропластах абсолютное количество АТФ и величину отношения АТФ/НАДФ·Н и за счет этого предотвратить неспецифические изменения фотосинтетического метаболизма углерода при действии неблагоприятных условий (Тарчевский, Безуглов, Галеева, Заботин, Сиянова, Чернов, 1966). Такими воз-

действиями могут быть повышенные концентрации CO_2 (Bat-
ta, Jagendorf, 1965), повышенные освещенности, усиленное
калийное питание (Семененко, 1964).

Интересно, что одно из очень важных для озимой пшени-
цы воздействий — пониженные, и в том числе отрицательные,
температуры — могут приводить к повышению отношения
 $\text{АТФ/НАДФ}\cdot\text{Н}$ за счет того, что интенсивность образования
 $\text{НАДФ}\cdot\text{Н}$ уменьшается больше, чем образования АТФ (Hall,
Агноп, 1962). Этим можно объяснить факты углеводной (са-
харозной) направленности фотосинтеза при низких положи-
тельных или отрицательных температурах (Тарчевский, Ма-
зурова, Петрова, 1959; Годнев, Ротфарб, 1960; Доман, 1963).
В одном из предыдущих разделов настоящей главы уже го-
ворилось об особой положительной роли фотосинтеза в зака-
ливании озимых при постепенном повышении температуры в
осенние месяцы. Можно считать, что накоплению сахарозы в
листьях растений в это время способствует не только осу-
ществление фотосинтеза, но и его углеводная (сахарозная)
направленность.

Необходимо обратить внимание на то, что связь между
структурой и фотосинтетическим обменом веществ в хлоро-
пластах обоюдная. До сих пор мы акцентировали внимание
на необходимости определенной структуры для осуществления
эффективного фотофосфорилирования и восстановления CO_2 .
Однако справедливо и мнение о том, что для нормального
функционирования клеток необходимо поддержание структу-
ры протоплазмы и органоидов (хлоропласты, митохондрии) в
определенном (нативном) состоянии с помощью энергии,
черпающейся из процессов жизнедеятельности клеток (Курси-
нов, 1940).

Это представление подкрепляется данными об изменении
в хлоропластах зависящей от образования макроэргических
соединений конформации белков мембран (Jzawa, Itoh,
Shibata, 1963; Packer, 1963; Packer, Marchaut, Mukochata,
1963). Особенно интенсивно это направление разрабатывает-
ся в последнее время в работах А. Т. Ягендорфа (Jagendorf,
1967) с сотрудниками, которые исследуют взаимосвязь целого
ряда процессов в хлоропластах: поглощения света, появления
высокоэнергетического состояния, образования АТФ , измене-
ния структуры мембран, проницаемости мембран для ионов
и т. д.

РОЛЬ ФОТОСИНТЕЗА И СВЯЗАННЫХ С НИМ ПРОЦЕССОВ В ОБРАЗОВАНИИ УРОЖАЯ ПШЕНИЦЫ

За счет фотосинтетической деятельности различных орга-
нов пшеницы в течение вегетации создается определенный
запас органических веществ — так называемый биологиче-

ский урожай $У_{\text{биол}}$. На смену ранним представлениям о том, что биологический урожай определяется исключительно величиной интенсивности фотосинтеза, пришли взгляды, в соответствии с которыми не меньшее значение принадлежит площади листьев и ее изменению во время вегетации, а также продуктивности фотосинтеза.

Давно замечено отсутствие пропорциональной зависимости между $У_{\text{биол}}$ и урожаем зерна у пшеницы. Выход зерна $K_{\text{хоз}}$ при возрастании урожая общей биомассы изменяется по одновершинной кривой (табл. 100), или, если значения биологического урожая не достигают очень больших величин, одновершинная зависимость не проявляется, но хорошо заметно прогрессирующее уменьшение приростов $K_{\text{хоз}}$ (Мединец, 1963, 1965). К сожалению, селекционеры только в последнее десятилетие приступили к направленному отбору растений на повышение $K_{\text{хоз}}$. Правда, сортосмена и у нас в стране (табл. 100; Мединец, 1963) и за рубежом (Dobben, 1962) шла в направлении увеличения $K_{\text{хоз}}$, но специального внимания на это не обращали. Можно считать, что в будущем повышение урожая будет осуществляться не за счет увеличения $У_{\text{биол}}$, а с помощью более рационального использования вегетативной массы на построение зерна.

По мнению В. Д. Мединца (1966), причины снижения $K_{\text{хоз}}$ при высокой продуктивности фотосинтеза и соответственно большом значении $У_{\text{биол}}$ помимо полегания заключаются в ухудшении освещения листьев внутри посева, высокорослости растений (с чем связан большой расход органических веществ на построение механической ткани стебля), несоответствии между высокой водообеспеченностью и недостаточным минеральным питанием. Повышение $K_{\text{хоз}}$ может быть достиг-

Таблица 100

Зависимость урожая и выхода зерна пшеницы ($K_{\text{хоз}}$) от величины урожая общей биомассы

Урожай общей сухой массы, ц/га	Местная красноколосая остистая (Полтавская опытная станция) 1886—1900 гг.		Одесская 3 (Красноградский сортоучасток) 1938—1939 гг.		Веселоподольская 499 (Красноградский сортоучасток) 1954—1961 гг.	
	урожай зерна, ц/га	выход зерна, %	урожай зерна, ц/га	выход зерна, %	урожай зерна, ц/га	выход зерна, %
21—40	8,6	29	9,5	32	8,7	29
41—60	15,2	30	—	—	17,5	35
61—80	21,4	31	25,0	36	—	—
81—100	24,0	27	33,0	37	36,9	41
101—120	24,8	23	38,0	35	49,5	45
121—140	—	—	41,5	32	—	—
141—160	—	—	—	—	49,5	33
161—180	—	—	46,0	27	49,3	29

нуто применением соответствующих приемов агротехники, например, внесением фосфорно-калийных удобрений и азотных удобрений в поздние сроки (в фазе колошения). В то же время внесение азотных удобрений под озимую пшеницу в ранние сроки — осенью или весной — приводит к сильному развитию вегетативной массы и снижению $K_{хоз}$.

Предлагается применение «парных» агроприемов, один из которых повышает общий биологический урожай, а другой — значение $K_{хоз}$ (Мединец, 1963), например: посев по хорошим предшественникам (занятый пар и кукуруза) и внекорневая подкормка; навоз и фосфорно-калийные удобрения; вынужденный поздний посев и повышение нормы высева.

Размеры $У_{хоз}$ и $K_{хоз}$ зависят (Ничипорович, 1966) от интенсивности фотосинтеза, площади листьев, быстроты развития и продолжительности работы фотосинтезирующей поверхности, качественной направленности процесса фотосинтеза, доли фотосинтетической продукции, расходуемой на дыхание, интенсивности и направленности процессов передвижения и использования ассимилятов, фотосинтетической работы не листьев, а других органов, таких, как стебли и колосья. Если добавить к этому, что в зависимости от климатических, погодных условий, агротехнических мероприятий величину урожая и выхода зерна будет лимитировать то один, то другой из перечисленных выше показателей, то станет очевидным, что вопрос о причинах, непосредственно определяющих значение $K_{хоз}$, достаточно сложен.

Например, при нормальном водоснабжении часто наблюдается прямая корреляция между урожаем зерна и площадью листьев в посеве или показателями фотосинтетических потенциалов, в то время как при недостаточном водоснабжении, когда листовой индекс невелик, наибольшее значение имеют интенсивность и чистая продуктивность фотосинтеза (Ничипорович, 1966). Изменение температурных условий тоже может сильно изменить характер корреляции между урожаем и теми или иными показателями фотосинтетического аппарата растений. Так, З. Ф. Ляпшина (1966, 1967), основываясь на результатах многолетних опытов с яровой мягкой пшеницей Акмолинка, считает, что урожай находится в прямой зависимости от размеров листовой поверхности в период от фазы трубкования до фазы молочной спелости. Однако эта зависимость наблюдается лишь при оптимальной температуре воздуха (15,6—18,7°) в период формирования и налива зерна. При более высокой (больше 20°) температуре воздуха урожай зерна не зависит от размеров листовой поверхности.

Можно согласиться с мнением В. Д. Мединца (1966), что теоретическая разработка проблемы повышения $K_{хоз}$ пока еще отстает от практических запросов растениеводства, несмотря даже на то, что этой проблеме уделяется большое

внимание (Ничипорович, 1955, 1956; Дорохов, 1957; Ничипорович и др., 1961; «Фотосинтез и вопросы продуктивности растений», 1963; «Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности», 1966).

В перечисленных работах подробно обсуждаются особенности формирования урожая различных сельскохозяйственных растений, в том числе пшеницы. Здесь же мне хотелось обратить внимание лишь на три вопроса, которые стали интенсивно разрабатываться в последнее время и важность которых очевидна: 1) интенсивность фотосинтеза посевов пшеницы; 2) отток транспортных продуктов фотосинтеза и 3) роль фотосинтеза колосьев в образовании урожая зерна.

Изучение посевов позволило выявить интересные и иногда неожиданные особенности фотосинтеза этих систем по сравнению с отдельными растениями. За счет объемной структуры фотосинтетический аппарат посева может гораздо более эффективно использовать энергию падающего света по сравнению с одним сплошным слоем листьев, причем степень эффективности тем выше, чем равномернее распределена площадь листьев по высоте посева (Ничипорович, 1966). О характере размещения листьев и других фотосинтезирующих органов пшеницы можно составить представление по рис. 74 (Росс, Нильсон, 1966).

Необходимо отметить, что у посевов пшеницы по сравнению с отдельными листьями наблюдается сдвиг световых кривых фотосинтеза: повышение уровня светонасыщения фотосинтеза и понижение — компенсационного пункта, что можно рассматривать как показатель наилучшей способности к утилизации света высокой интенсивности (Yip et al., 1959). Разумеется, величины этих показателей зависят от степени «насыщенности» хлоропластами единицы объема посевов.

В посевах многих культур, например, клевера, наблюдается четко выраженная одновершинная зависимость интенсивности фотосинтеза (отнесенной к единице площади посева) от величины листового индекса. Это объясняется сильным затенением нижних листьев, у которых интенсивность дыхания начинает преобладать над интенсивностью фотосинтеза. Для пшеницы свойственно отсутствие такого оптимума. Чистая ассимиляция посева не уменьшается при увеличении листового индекса до 6,5 (Wang, Wei, 1964), до 8 (Stoy, 1965) и более 10 (King, Evans, 1967), как это видно из рис. 75.

Этот эффект объясняется в первую очередь небольшой интенсивностью дыхания у нижних листьев посева, в результате чего у них компенсационный пункт находится в области относительно низких значений освещенности. В расчете же на единицу листовой площади интенсивность дыхания уменьшается с увеличением листового индекса, что частично объясняется уменьшением веса единицы площади листьев (в основном, за

счет запасных веществ, которые могут использоваться в качестве дыхательного материала). Правда, имеется некоторое несоответствие между уменьшением веса единицы площади листьев и интенсивностью дыхания. Например, если максимальное значение уменьшения первого показателя составляет

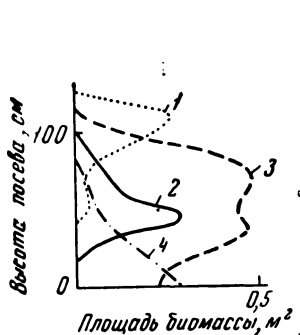


Рис. 74. Вертикальное распределение площади биомассы у пшеницы
1 — колосья; 2 — зеленые листья; 3 — стебли; 4 — отмершие листья

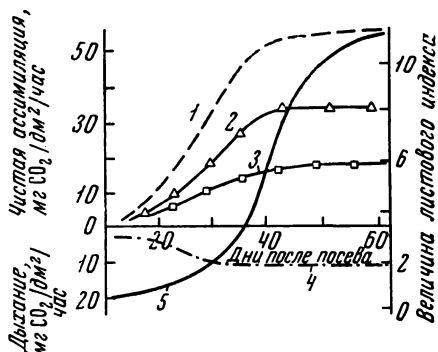


Рис. 75. Зависимость фотосинтеза посева от листового индекса и освещенности. Фотосинтез при освещенности: 1 — 35 тыс. лк; 2 — 24 тыс. лк; 3 — 12 тыс. лк; 4 — интенсивность дыхания посева; 5 — листовая индекс

28—37%, то второго — около 90% (Kind, Evans, 1967). Интересно, что интенсивность дыхания (в расчете на площадь посева) повышается не пропорционально увеличению листового индекса, но асимптотически (рис. 75).

Отсутствие одновершинной зависимости интенсивности фотосинтеза посева от листового индекса определяется еще тем, что благодаря особенностям структуры посева пшеницы освещенность нижних листьев уменьшается не настолько сильно, как например, у клевера. По данным Р. Кинга и Л. Эванса (Kind, Evans, 1967), наивысшая интенсивность фотосинтеза в посевах пшеницы соответствовала поглощению 12,8% света и была равна 48,5 мг СО₂/дм² поверхности посева за 1 час, в то время как интенсивность дыхания — 14,5 мг. Интересно, что испарение воды единицей площади посева пшеницы почти не увеличивается при возрастании листового индекса с 3—4 до 10 (рис. 76).

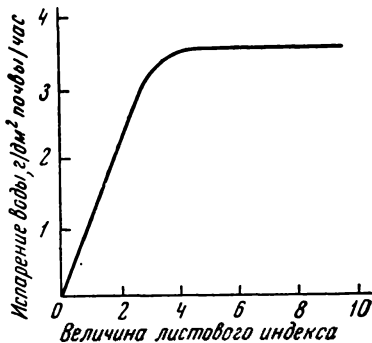


Рис. 76. Зависимость испарения воды посеvom от величины листового индекса

Тезис о том, что величина урожая зерна может определяться качественной направленностью фотосинтеза и что благодаря различиям в качественной направленности фотосинтеза в разных условиях светового режима, создаваемого внутри посевов, даже высокие урожаи могут быть сильно обесценены низким их качеством (Ничипорович, 1966), представляется сомнительным или во всяком случае недоказанным. Дело в том, что до сих пор неясно, как влияет изменение направленности фотосинтетического превращения CO_2 на соотношение транспортных продуктов фотосинтеза, диффундирующих из хлоропластов в цитоплазму и, тем более, оттекающих из листьев и других фотосинтезирующих органов в зерновки.

Изучение оттока ассимилятов из фотосинтезирующих в другие органы у пшеницы в последние годы привлекает все большее внимание исследователей. Получена интересная информация о наборе транспортных продуктов фотосинтеза, интенсивности и направленности их передвижения по растениям, роли в наливе зерна.

Основным транспортным продуктом фотосинтеза у пшеницы, как и у большинства других растений, является сахароза, выступающая обычно в роли первого свободного (нефосфорилированного) сахара, образующегося при фотосинтезе. C^{14} из углекислого газа в процессе фотосинтеза обнаруживается в сахарозе даже раньше, чем в других углеводах (крахмале или гексозах).

Сахароза, оттекающая днем из листьев в другие органы, не является соединением вторичного характера, образующимся, например, из продуктов гидролиза крахмала. В соответствии с представлениями С. Д. Львова (1950), Асада с сотрудниками (Asada et al., 1960), отток углеводов из листьев в форме сахарозы предотвращает потерю накопленной в процессе фотосинтеза энергии, так как за счет глюкозидной связи может происходить использование молекул сахарозы на синтез крахмала или других полисахаридов (в результате реакции трансгликозилирования).

В проводящих тканях растений пшеницы кроме сахарозы найдены и другие меченые соединения: сахара, органические кислоты и аминокислоты (Тарчевский, 1958; Asada et al., 1960).

В связи с тем, что эти соединения обнаруживаются также и среди продуктов фотосинтеза листьев (получают метку C^{14} в процессе кратковременного фотосинтеза), бывает трудно решить, являются ли они транспортными продуктами фотосинтеза или обязаны своим появлением использованию C^{14} -сахарозы в проводящих путях и окружающих их тканях. Даже если принять (а данные ряда авторов не позволяют этого сделать), что последнее не играет роли, можно видеть, что доля участия других продуктов фотосинтеза в оттоке чрезвы-

чайно мала. Например, материалы табл. 101, приведенной в работе Асада и сотрудников (Asada et al., 1960), свидетельствуют, что чем ближе от фотосинтезирующего в атмосфере радиоактивной углекислоты листа находится анализируемый участок растения, тем больше C^{14} обнаруживается в сахарозе и меньше в гексозах и других соединениях.

Таблица 101

Содержание C^{14} в соединениях, извлеченных из различных органов пшеницы, расположенных по маршруту оттока транспортных продуктов фотосинтеза из верхнего листа (в % от общей радиоактивности меченых соединений)

Соединение	Влагалище верхнего листа		Стебель	Зерновки
	верхняя часть	нижняя часть		
Сахароза	95,3	93,2	89,6	88,2
Глюкоза + фруктоза	3,9	4,3	5,6	8,2
Другие соединения	0,8	2,5	4,8	3,6

Есть основание считать, что у растений пшеницы имеется два потока C^{14} -сахарозы, оттекающей из листьев в колосья: один быстрый, но обладающий небольшой емкостью, другой — медленный, но очень емкий. Подобное же явление было описано у картофеля А. Т. Мокроносным (1966), предполагающим существование даже трех самостоятельных (имеющих разную скорость) потоков транспортных продуктов фотосинтеза.

Можно принять, что отток транспортных продуктов фотосинтеза из листьев в колосья представляет собой активный перенос, так как передвижение идет против градиента концентрации (содержание сахарозы на единицу сухого веса в колосьях больше). Высокие скорости передвижения ассимилятов свидетельствуют о том же. Средние скорости передвижения ассимилятов у пшеницы могут быть приняты равными 50—100 см/час. Так, по И. Уордлоу (Wardlow, 1965) передвижение C^{14} -ассимилятов в колос по междоузлиям имеет скорость 80—100 см/час, а по влагалищам листьев — вдвое меньше.

Обнаружено, что в молодых растениях трех видов пшеницы осуществляется интенсивный отток углеводов в развивающиеся побеги, но они становятся автотрофными после удлинения стебля.

Эффективность, с которой углеводы оттекают в зерновки, увеличивается в течение первых четырех недель после цветения, а затем снижается (Lupton, 1966). Верхние листья снабжают ассимилятами в основном зерновки, в то время как из-

второго и третьего сверху листьев отток осуществляется как в зерновки, так и в корни.

Этот автор пришел к выводу, что C^{14} , усвоенный в процессе фотосинтеза, слабо передвигается в колос из нижних листьев, сильнее из средних, и тем более верхних листьев, и никуда не оттекает при ассимиляции $C^{14}O_2$ колосьями.

Интересно, что удаление зерен из колоса уменьшало поступление в него ассимилятов и способствовало их возвращению в стебель, но не влияло на интенсивность оттока из листьев (Wardlow, 1965).

В фазе цветения может наблюдаться интенсивное накопление ассимилятов в стебле (в основном, в верхнем междоузлии) в виде водорастворимых соединений. В последующие фазы они подвергаются вторичному использованию (реутилизации) и передвигаются в зерновки (Stoy, 1965).

К сходному выводу пришли Х. Бирецкая и Л. Дакич-Владковская (Birecka, Dakic-Wlodkowska, 1964), обнаружившие, что значительная часть ассимилятов, накопленных в стебле в первые фазы после цветения, в последующий период передвигается в колос.

Иного характера данные получены И. Уордлоу и Х. Портер (Wardlow, Porter, 1967), показавшими, что ассимилирован-

Таблица 102

Отток ассимилятов из верхних и вторых сверху листьев пшеницы, фотосинтезировавших в атмосфере $C^{14}O_2$ на третий день после цветения (в % от общей радиоактивности)

Орган растения	Через 2—3 дня после фотосинтеза в $C^{14}O_2$		Через 32 дня после фотосинтеза в $C^{14}O_2$	
	отток из верхнего листа	отток из второго сверху листа	отток из верхнего листа	отток из второго сверху листа
Колосья	13,0	1,3	37,3	10,0
Верхние междоузлия	30,5	1,7	26,7	1,5
Вторые междоузлия	34,1	8,8	13,7	3,7
Нижние междоузлия	4,0	36,9	2,1	20,2
Корни и узел кушения	3,9	16,4	6,1	22,9
Побеги	—	—	10,2	37,3
Верхний лист	14,5	—	3,9	0,5
Второй сверху лист	—	33,5	—	3,9

ный листьями пшеницы углерод накапливается в междоузлиях стеблей в виде нерастворимых в воде соединений (табл. 102). Во время развития колоса и налива зерна транспортные продукты фотосинтеза передвигаются из листьев в интенсивно растущие части колосьев: зерновки, ости, причем радиоактивный углерод накапливается, в основном, во фракции веществ, не растворимых в горячей воде. Авторы поме-

щали в фотосинтетические камеры с $C^{14}O_2$ верхние или вторые сверху листья пшеницы во время цветения или через 1—4 дня после цветения. Распределение радиоактивности между различными органами пшеницы учитывалось через 5—6, 20 и 35 дней. Учет изменения общей радиоактивности растений позволил прийти к выводу, что за 35 дней потеря радиоактивного углерода в виде $C^{14}O_2$, выделяющегося в процессе дыхания целым растением, составляет не больше 10%. Оставшаяся часть распределяется таким образом, что через 35 дней в составе колосьев обнаруживается больше 37,3% всей радиоактивности. Небольшая часть (10,2%) включается во вновь образовавшиеся побеги. Интересно, что из второго сверху листа в колосья через 35 дней попадает лишь 10% от всего C^{14} , имеющегося в растениях, зато во вновь образованные побеги включается 37,3% C^{14} .

Тенденция обслуживания первым листом колосьев и вообще верхней части растений, а вторым листом — нижней, особенно хорошо видна из табл. 102. Из второго листа через 35 дней в верхнем междоузлии и колосе обнаруживается всего 11,5% C^{14} , в то время как из первого листа — 64%. В нижнем междоузлии, корнях и новых побегах содержание C^{14} было равно соответственно 80,4 и 18,4%.

По всей вероятности, происходит гидролиз полисахаридов стебля и отток в колосья или нижние органы растений тех транспортных соединений, которые образовались из продуктов гидролиза. Возможность подобного рода мобилизации полисахаридов стеблей, даже клетчатки, была в свое время показана А. М. Палеевым (1955).

Интенсивность оттока ассимилятов из листьев в колосья у злаковых пропашных культур зависит от видовой принадлежности, причем имеются данные о том, что, например, у пшениц и, особенно, у ячменей, продукты фотосинтеза листьев в гораздо меньшей степени используются на образование колосьев, чем у риса.

Имеются видовые и сортовые различия в оттоке ассимилятов и у пшениц. Так, по данным Ф. А. Полимбетовой (1964), отток пластических веществ из вегетативных органов в колосья у твердой пшеницы (Гордеиформе 10) был более низким, чем у мягкой (Акмолинка 1). Автор делает вывод о том, что слабая мобилизация резерва пластических веществ на налив зерна у твердой пшеницы — одна из причин ее меньшей продуктивности по сравнению с мягкой. Более того, выдвигается тезис о том, что это главный физиологический недостаток твердой пшеницы, на который должны обратить внимание селекционеры.

Правда, в одной из следующих работ, в которой сравнивалось уже несколько сортов яровых твердых и мягких пшениц, Ф. А. Полимбетова и Л. К. Мамонов (1967) вносят зна-

чительные коррективы в это заключение. Вместе с подтверждением меньшей интенсивности сообщается о более высокой эффективности оттока у твердых пшениц, что заключается в поступлении в зерно почти одинакового с мягкими пшеницами количества ассимилятов. Можно заметить, что лучше было бы говорить не об «эффективности оттока», а о большей или меньшей эффективности использования ассимилятов на формирование зерна.

Л. Г. Добрунов (1959) использует для обозначения того же эффекта термин «продуктивность оттока». В этой же работе он сообщает о том, что при сравнении обычной, ветвистой и крупноколосой пшениц интенсивность и продуктивность оттока имели более высокие значения у обычной пшеницы. В связи с этим становится объяснимым доминирование вегетативных органов над репродуктивными у ветвистой и крупноколосой форм.

Интенсивность и «продуктивность» оттока ассимилятов сильно зависят от условий существования растений и могут изменяться даже в большей степени, чем интенсивность фотосинтеза. Имеются данные о действии на интенсивность оттока транспортных продуктов фотосинтеза у пшеницы элементов минерального питания (макро- и микроудобрения), почвенной и атмосферной засухи, различного температурного и водного режима, некоторых биологически активных веществ и т. д.

Интенсивность оттока ассимилятов зависит от прохождения стадий развития. В. С. Цибулько (1964) пришел к выводу, что причина задержки образования генеративных и вегетативных органов у озимых неярковизированных форм по сравнению с яровыми заключается в замедленном оттоке ассимилятов и в связи с этим в голодании точек роста. Интересно, что отток у яровых форм осуществлялся в основном днем, а у озимых — ночью. А. А. Анисимов наблюдал ускорение передвижения ассимилятов из листьев при переходе к колошению растений пшеницы Лютесценс 62, причем в этой фазе развития наибольшая интенсивность притока продуктов фотосинтеза к колосьям была у растений на полной питательной смеси, меньшая — у голодавших по фосфору и еще меньшая — по азоту. Сходные данные были получены А. А. Анисимовым, Т. А. Булатовой, М. С. Каманиной (1964), которые нашли, что у пшеницы на питательных смесях с исключением азота, фосфора или калия снижается интенсивность передвижения меченых ассимилятов по проводящим тканям. Эти же авторы сообщили о торможении оттока ассимилятов из листьев пшеницы при внекорневой азотной подкормке и ускорении — под влиянием фосфатной или калийной. Повышение интенсивности оттока ассимилятов при дополнительном калийном питании обнаружила и А. Н. Леонтьева (1964).

Нарушения в передвижении транспортных продуктов фотосинтеза происходят при действии на растения засухи. Данные о торможении под влиянием почвенной засухи оттока ассимилятов из листьев пшеницы были получены в опытах без применения радиоактивных изотопов (Алексеев, 1939). Последующие работы с использованием радиоактивного углерода подтвердили и детализировали этот вывод (Жолкевич, 1954; Тарчевский, 1958; Жолкевич, Прусакова, Лизандр, 1958). По данным этих авторов, продолжительная почвенная засуха задерживает освобождение листьев от ассимилятов и передвижение их в колосья пшеницы. Это вызывает переполнение листьев ассимилятами, торможение фотосинтеза и стимуляцию дыхания.

Таблица 103

Влияние завядания на распределение среди различных органов пшеницы продуктов 30-минутного фотосинтеза

Орган растения	Содержание C^{14} , % от общей радиоактивности	
	контрольные растения	завядшие растения
Ассимиляты верхнего листа		
Верхний лист	26,4	57,4
Колос	34,7	33,7
Верхнее междоузлие . .	5,2	3,0
Нижнее междоузлие . .	17,5	2,9
Корни и узел кушения .	16,3	3,1
Ассимиляты второго сверху листа		
Второй лист	28,9	46,5
Колос	6,0	15,1
Верхнее и второе междоузлие	3,7	5,8
Нижние междоузлие . .	12,4	9,8
Корни и узел кушения .	49,1	22,4

И. Уордлоу (Wardlow, 1967) тоже обнаружил, что под влиянием почвенной засухи происходит торможение оттока ассимилятов из завядающих верхних или вторых сверху листьев (табл. 103), сопровождающееся перераспределением ассимилятов между различными органами растений: если поступление C^{14} -продуктов фотосинтеза в колосья не изменялось или даже увеличивалось, то в корни и нижние междоузлие затормаживалось в 2—5 раз (т. е. происходило усиление снабжения колоса за счет нижних органов растений). Любопытно, что наряду с уменьшением интенсивности повышалась скорость передвижения ассимилятов по проводящим

путям растений пшеницы. Оказалось, что при завядании, вызывающем уменьшение интенсивности фотосинтеза с 12,30 до 7,15 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2/\text{час}$, скорость передвижения транспортных продуктов фотосинтеза через влагалище верхнего листа повышалась с 33 до 39 см/час, а через верхнее междоузлие с 45 до 72 см/час, соответственно. Эти факты привели автора к оригинальному выводу о том, что под влиянием завядания передвижение ассимилятов в проводящих путях не ингибируется, но замедляется переход C^{14} -соединений из ассимилирующих тканей в проводящие. По мнению Н. С. Петинова (1963), торможение оттока при действии недостаточного водоснабжения объясняется слабым развитием флоэмы в сосудистых пучках. Так, например, если площадь поперечного сечения флоэмы у яровой пшеницы при 40% влажности почвы от полной влагоемкости принять за 100%, то при 70% влажности почвы площадь поперечного сечения будет равна 193%.

На интенсивность передвижения транспортных продуктов фотосинтеза оказывает влияние и атмосферная засуха (Гарчевский, 1964). В дневные часы во время атмосферной засухи интенсивность оттока ассимилятов из листьев и притока их в зерновку была относительно низкой. Вечером и ночью отток осуществлялся гораздо более интенсивно, и в зерновках обнаруживалось во много раз больше C^{14} , чем в первом случае (удельная радиоактивность зерновок была больше в 10 раз).

Интенсивность уменьшения радиоактивности листьев в постфотосинтетический период (так мы называем время после кратковременного фотосинтеза листьев в атмосфере C^{14}O_2) и притока C^{14} в зерновку во время атмосферной засухи зависит от предшествующих условий водоснабжения растений. Если 10-часовой постфотосинтетический период приходится на вечерние или ночные часы, когда растения не подвергаются действию атмосферной засухи, то более интенсивно уменьшается радиоактивность листьев (рис. 77, А) и накапливаются меченые по углероду соединения в зерновках (рис. 77, Б) растений, развивавшихся в условиях оптимального водоснабжения. Если же постфотосинтетический период приходится на дневные часы во время атмосферной засухи, то большая интенсивность уменьшения радиоактивности листьев (рис. 77, В) и более интенсивное накопление ассимилятов в зерновках (рис. 77, Г) наблюдается у растений, подвергающихся действию почвенной засухи. Таким образом, и почвенная, и атмосферная засуха вызывают торможение передвижения транспортных продуктов фотосинтеза, но неблагоприятное действие атмосферной засухи проявляется значительно сильнее у растений с оптимальным водным режимом, чем у растений, предварительно закаленных постепенно нарастающей почвенной засухой.

Снижение интенсивности оттока во время засухи часто объясняли замедлением потребления ассимилятов в конечных пунктах транспорта (например, колосьях) вследствие торможения синтетических процессов. Однако наиболее вероятна другая причина. Так как передвижение транспортных продуктов фотосинтеза связано с метаболической активностью

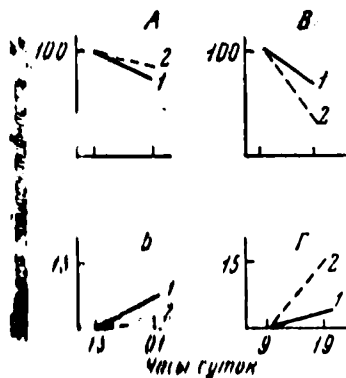


Рис. 77. Влияние атмосферной и почвенной засухи на отток ассимилятов из листьев (А, В) и поступление их в зерновки (1, 2) у пшеницы (в % от удельной радиоактивности листьев, фотосинтезирующих в $^{14}C_6$)
1 — контроль, оптимальное увлажнение; 2 — почвенная засуха

фотосинтеза не только в листьях, но и в стеблях, то можно прийти к выводу о том, что нарушение транспорта продуктов фотосинтеза из листьев в другие органы во время засухи объясняется в первую очередь дефицитом макроэргических фосфатов в проводящих путях растений (Тарчевский, 1964; Wardlaw, 1967).

Сильное торможение оттока ассимилятов из листьев пшеницы наблюдается при поражении их ржавчиной (Doodson, Manners, Myers, 1965). После 3-часового оттока количество C^{14} , переместившегося из пораженных ржавчиной листьев, составило лишь 0,87% от контрольных. Сильное уменьшение оттока (рис. 78) приводит к значительному снижению урожая зерна пшеницы за счет уменьшения общего числа и процента оплодотворенных цветков, снижения абсолютного веса зерна (Doodson, Manners, Myers, 1964).

Интенсивность оттока ассимилятов из листьев зависит и от густоты стояния растений в посевах. Имеется мнение (Крав-

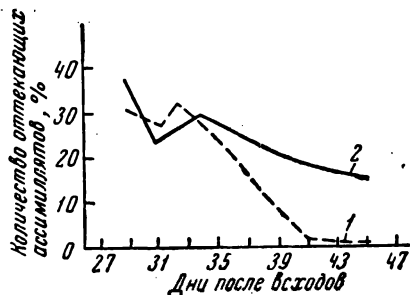


Рис. 78. Влияние заражения ржавчиной на интенсивность оттока ассимилятов у пшеницы (в % от образовавшихся в листьях)
1 — растения, зараженные ржавчиной; 2 — не зараженные растения

проводящих путей и затратой АТФ (Павлинова, 1961) и так как во время почвенной и атмосферной засухи снижается интенсивность образования АТФ в процессах фотосинтетического и окислительного фос-

цова, 1957), что скорость оттока из листьев пшеницы в зерновки у растений загущенных посевов выше, хотя масса оттекающих ассимилятов меньше, чем у растений разреженных посевов. Существуют данные противоположного характера (полученные не на пшенице, а на других культурах), что в загущенных посевах в условиях затенения скорость оттока ассимилятов меньше, чем в разреженных. Однако этот вопрос, по-видимому, невозможно решить однозначно. Показано, например (Тарчевский, 1964), что больше ассимилированного углерода оттекает из листьев верхнего и второго сверху ярусов у растений с большей степенью загущенности, а во время атмосферной засухи, наоборот, у растений разреженных посевов. Интересно, что интенсивность притока ассимилятов в зерновки пшеницы во всех случаях во много раз выше у растений разреженных посевов, что определяет гораздо больший урожай зерна с одного растения в разреженных посевах по сравнению с обычными.

Возможность экспериментального изменения в нужную сторону направленности оттока представляет большой практический интерес. Такой эффект может быть при действии на растения минеральных удобрений и некоторых физиологически активных веществ. Например, обнаружено (Birečka, 1966), что с помощью 10^{-5} — 10^{-4} М раствора хлористого хлорхолина у пшеницы, обработанной через неделю после начала стеблевания, можно уменьшить содержание оттекающих из листьев ассимилятов в стеблях и увеличить — в корнях и колосьях.

В последнее время накапливается все больше данных о том, что роль листьев в наливе зерна у пшеницы не столь велика, как это считалось раньше. Значительная доля ассимилятов, используемых для налива зерна, образуется в самом колосе. Для определения величин поставок ассимилятов из зеленых элементов колоса на налив зерновок используют в основном следующие методы:

1. Измерение потери в весе при полном затемнении колоса, когда устраняется отток в зерновки из фотосинтезирующих элементов колоса. В этом случае на урожай будут влиять интенсивность и продолжительность притока ассимилятов из других органов пшеницы.

2. Дефолиация. Применение этого и первого метода неизбежно привносит определенную ошибку, вызванную тем, что затемнение части ассимилирующей поверхности или дефолиация могут оказать стимулирующее действие на фотосинтез освещенных органов (компенсаторные возможности растений очень велики).

3. Применение радиоактивных индикаторов, позволяющих избежать погрешностей предыдущих методов.

Величины, характеризующие долю участия колоса в урожае зерна пшеницы, сильно варьируют, в зависимости от

видовой и сортовой принадлежности, климатических условий и т. д.

Среди зерновых злаков наибольшее «самообслуживание» колоса зарегистрировано у ячменя, меньшее у пшеницы и, наконец, наименьшее—у риса. У европейских пшениц доля участия фотосинтеза колоса в образовании урожая зерна значительно меньше, чем у австралийских или индийских; велики и сортовые различия (табл.104).

Таблица 104

Роль фотосинтеза колоса и листьев в образовании урожая зерна у пяти сортов индийских пшениц (Asana, Mani 1949)

Показатель	Новая Пуза 710	Новая Пуза 165	Пенджаб 9Д	Местный	Новая Пуза 735
Наклад ассимилятов колоса в вес зерна, %	43,3	15,3	23,2	23,9	59,4
Наклад ассимилятов колоса в общий сухой вес, %	20,3	7,5	12,3	12,3	20,4
Уменьшение числа зерен, приходящихся на колосок, при затемнении колоса, %	19,5	10,6	15,4	12,4	37,3
Уменьшение числа зерен, приходящихся на колосок, при дефолиации, % . . .	9,1	14,1	9,4	10,0	18,7
Уменьшение веса 1000 зерен при затемнении колоса, %	19,1	6,9	3,9	12,4	42,9
Уменьшение веса 1000 зерен при дефолиации, %	11,4	13,9	10,4	14,4	7,7

Роль листьев и колоса закономерно изменяется по мере развития и созревания зерна. Было, например, обнаружено (Buttrose, 1962), что в течение первых трех недель после начала цветения у мягкой пшеницы фотосинтез чешуек обеспечивает накопление примерно 50% всего сухого веса зерновок. В остальной период созревания зерна — до 60% сухого веса зерновок.

Величины использования ассимилятов колоса на налив зерна сильно отличаются у остистых и безостых сортов пшеницы. Среди ассимилятов, накопленных в зерне яровой пшеницы, продукты фотосинтеза колоса у растений остистого сорта составили 30—35%, а у безостого — 7—14% (Birecka, Dakic-Wlodkowska, 1964). По данным других авторов (Carr, Wardlow, 1965), количество углерода, поступающего в зерновки из колосковых чешуй и верхнего листа, было примерно одинаковым у растений безостого сорта, в то время как у остистого из верхнего листа притекало гораздо меньше C^{14} -ассимилятов, чем из колосковых чешуй. Доля фотосинтеза остей, как, впрочем, и всего колоса, в налив зерна может быть особенно большой в засушливых условиях. Имеются сведения (Asana, 1961), что в условиях засухи в связи с пожелтением листьев и стеблей передвижение из них ассимилятов в колос обеспечивало только 10% привеса зерна.

А. Н. Павлов (1967) отмечает, что остистые сорта пшеницы имеют тенденцию давать более высокие урожаи, чем безостые, особенно в засушливых условиях. Вероятно, поэтому, первые сосредоточены в основном в области степей и полупустынь.

Роль фотосинтеза колоса в образовании урожая зерна повышается и при увеличении освещенности (Buttrose, May, 1965). Оказалось, что колосья обезлиственных главных побегов пшеницы обеспечивают (в оранжерейных условиях) до 51% сухого веса зерна в летнее время и до 28% — в зимнее. С повышением освещенности доля фотосинтеза колоса увеличивается до 85% в летнее время и до 59% — в зимнее.

Полученные к настоящему времени данные свидетельствуют о значительной роли фотосинтеза колоса в наливе зерна у пшеницы, что диктует необходимость обратить на это самое серьезное внимание физиологов растений и селекционеров.

Вполне вероятно, что повышение $U_{\text{хоз}}$ может быть достигнуто в результате агротехнических мероприятий, проводимых на последних фазах развития пшеницы и направленных на повышение интенсивности фотосинтеза колосьев (а не только верхних листьев) и эффективности использования ассимилятов колоса в процессах налива зерна.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев А. М. Уч. зап. Казанск. гос. ун-та, 1937, 97, 5—6; Уч. зап. Казанск. пед. ин-та, 1939, 1; Водный режим растения и влияние на него засухи, Казань, Таткнигоиздат, 1948; Изв. АН СССР, сер. биол., 1952, 3; Уч. зап. Казанск. гос. ун-та, 1954, 114, 3. Алексеев А. М., Гусев Н. А. Влияние минерального питания на водный режим растений. М., Изд-во АН СССР, 1957. Андреева Т. Ф. ДАН СССР, 1955, 102, 1. Андреева Т. Ф., Нальборчик Э. Я. ДАН СССР, 1957, 114, 3. Анисимов А. А., Булатова Т. А., Каманина М. С. Тезисы совещ. «Теоретические основы регулирования минерального питания растений». М., «Наука», 1964. Анисимов А. А., Дубовская И. С., Добрякова Л. А. Физиология растений, 1964, 11, 5. Аронов С. Изотопные методы в биохимии. М., ИЛ, 1959. Ахунбаева Б. О., Исхакова Н. А. В сб.: «Физиолого-биохимические особенности сахарной свеклы и злаковых растений в условиях полива». Фрунзе, 1964. Беликов П. С. Докл. ТСХА, 1960, 57, 5. Беликов П. С., Моторина М. В., Куркова Е. Б. Изв. ТСХА, 1961, 5(42). Бриллиант В. А. Фотосинтез как процесс жизнедеятельности растений. М., Изд-во АН СССР, 1949. Ваклинова С. Г., Доман Н. Г., Рубин Б. А. ДАН СССР, 1958, 114, 3. Вальтер О. А., Бровцына В. Л., Лебединцева Е. В. Тр. Лаборатории физиологии и биохимии растений АН СССР, 1934, 1. Ветштейн Д. Структура и функция фотосинтетического аппарата. М., ИЛ, 1962. Воскресенская Н. П. Фотосинтез и спектральный состав света. М., «Наука», 1965. Генкель П. А. Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева, АН СССР, 1946, 5, 1. В сб.: «Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью». М., Изд-во АН СССР, 1963. Гладышева О. М., Полимбетова Ф. А. В сб. «Физиология устойчивости растений». М., Изд-во АН СССР, 1960. Годнев Т. Н. Тр. Московск. Дома ученых, 1940, 4. Годнев Т. Н., Ротфарб Р. М. ДАН СССР, 1960, 134, 4. Гортикова Н. Н., Сапожников Д. И. Сов. ботаника, 1940, 5—6.

Гринфельд Э. Г. Тезисы докл. конф. по физиологии устойчивости растений. М., Изд-во АН СССР, 1959. Гусев Н. А. Некоторые закономерности водного режима растений, М., Изд-во АН СССР, 1959. Гюббенет Е. Р. Растение и хлорофилл. М., Изд-во АН СССР, 1951. Добрунов Л. Г. В сб. «Проблемы фотосинтеза», М., Изд-во АН СССР, 1959. Доман Н. Г. 1-й Всес. биохимический съезд. Тезисы докл. 1963. Дорохов Б. Л., Барщина И. И., Махаринец С. Н. Физиология растений, 1966, 13, 1. Дорохов Л. М. Тр. Кишиневск. с.-х. ин-та, 1957, 13; В сб. «Проблемы фотосинтеза», М., Изд-во АН СССР, 1959. Жемчужников Е. А. Склякин Ф. Д. Тр. Северо-кавказ. ассоциации н.-и. ин-тов, 1927, 28; 1928, 53. Жолкевич В. Н., Прусакова Л. Д., Лизандр А. А. Физиология растений, 1958, 5, 4. Заблуда Г. В. Тр. Чебоксарск. с.-х. ин-та, 1938, 1, 1. Зайцева А. А. Изв. АН СССР, сер. 7, 1935, 1; сер. биол., 1936, 1; Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1945, 4, 2. Иорданов И. Т., Беликов П. С. Изв. Ин-та биологии АН НРБ, 1962, 12, 6. Карпилов Ю. С., Недопекина И. Ф., Котова Н. Ф., Зарянская Е. И., Чумаков И. В. Теоретические основы регулирования минерального питания растений. Тезисы. М., «Наука», 1964. Казарян В. О. Стабильность развития и старения однолетних растений. Ереван, 1952. Крисновский А. А., Кособуцкая Л. М. ДАН СССР, 1952, 85, 1; Биохимия, 1959, 21. Красновский А. А., Дроздова Н. Н., Пакинни Е. В. Биохимия, 1960, 25, 2. Кравцова Б. Е. ДАН СССР, 1957, 113, 6. Кружидин А. Н. Физиология растений, 1963, 10, 2. Курсанов А. Л. Обратимое действие ферментов в живой растительной клетке. М., Изд-во АН СССР, 1940. Леонтьева А. Н. Уч. зап. Горьковск. гос. ун-та, 1963, 63. Тезисы совещ. «Теоретические основы регулирования минерального питания растений», М., «Наука», 1964. Лимарь Р. С., Никулина Г. Н. Бот. журн. 1965, 50, 1. Литвин Ф. Ф., Красновский А. А., Рихирева Г. Т. ДАН СССР, 1959, 127. Литвин Ф. Ф. В сб. «Биохимия и биофизика фотосинтеза», М., «Наука», 1965. Львов С. Д. Тимирязевские чтения, 8. М., Изд-во АН СССР, 1950. Ляпина Э. Ф. Физиология растений, 1966, 13, 2; 1967, 14, 1. Максимов И. А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. 1. Водный режим и засухоустойчивость растений. М., Изд-во АН СССР, 1962. Мясков Ф. Ф. В сб. работ, посвященных памяти акад. И. И. Дибиченко. Этюды по физиологии яровых пшениц. М., Изд-во АН СССР, 1939. Мединец В. Д. Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. М., 1963. В сб. «Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности», М., «Наука», 1966. Мокроносов А. Т. 2-я конф. физиологов и биохимиков Сибири и Дальнего Востока. Тезисы докл. Иркутск, 1964; Фотосинтетическая и гетеротрофная ассимиляция углерода в онтогенезе растений. Докт. дисс. 1966. Мокроносов А. Т., Пономарева Р. П., Догваля М. Г. Физиология растений, 1963, 10, 5. Незговорова Л. А. Физиология растений, 1956, 3, 6; Связь процесса ассимиляции углерода растениями с клеточным метаболизмом. Докт. дисс. 1962. Ничипорович А. А. Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1953, 8, 1; Световое и углеродное питание растений (фотосинтез). М., Изд-во АН СССР, 1955. Тимирязевские чтения, 15. М., Изд-во АН СССР, 1966; В сб.: «Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности», М., «Наука», 1966. Ничипорович А. А., Строгонова Л. Е., Чморс С. П., Власова М. П. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. М., Изд-во АН СССР, 1961. Новиков В. А. Тр. комиссии по приращению, 1934, 3. Новиков В. А., Витковская В. В. В сб. «Проблемы фотосинтеза», М., Изд-во АН СССР, 1949. Оканенко А. С., Берштейн Б. И. 1-й Всес. биохимический съезд. Тезисы докл. М., Изд-во АН СССР, 1963. Оканенко А. С., Починок Х. Н. В сб. «Проблемы фотосинтеза», 1959. Олейникова Т. В. В сб.: «Цитологические основы приспособления растений к факторам среды», М., «Наука», 1964; Вестн. с.-х. науки, 1962, 12. Осипова О. П. В сб. «Биохимия и биофизика фотосинтеза», М., «Наука», 1965. Осипова О. П., Ашур Н. И. В сб. «Проблемы

экологии и физиологии лесных растений». 1963. Павлинова О. А. Изв. АН СССР, сер. биол., 1961, 2. Павлов А. Н. Накопление белка в зерне пшеницы и кукурузы. М., «Наука», 1967. Палеев А. М. Роль компонентов клеточной оболочки в обмене веществ растений. Докт. дисс. 1955. Петин Н. С. ДАН СССР, 1938, 18, 1; Изв. АН СССР, сер. биол., 1954, 5; Физиология орошаемой пшеницы. М., Изд-во АН СССР, 1959; В сб. «Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью». М., Изд-во АН СССР, 1963. Полимбетова Ф. А. Тр. Ин-та ботаники АН Каз. ССР, 1964, 20. Полимбетова Ф. А., Мамонов Л. К. Физиология растений, 1967, 14, 1. Попов К., Македонска Ц. Изв. Ин-та биол. АН НРБ, 1960, 10. Починко Х. Н., Оканенко А. С. В сб.: «Проблемы фотосинтеза», М., Изд-во АН СССР, 1959. Проценко Д. Ф., Мишустина П. С. В сб. «Физиология устойчивости растений». М., Изд-во АН СССР, 1960. Проценко Д. Ф., Процко Р. Ф., Белоконов Н. В. В сб. «Физиология устойчивости растений». М., Изд-во АН СССР, 1960. Рихтер А. А. Журн. опыт. агрономии Юго-Востока, 1927, 4, 2. Роголев И. А. В сб. «Проблемы фотосинтеза». М., Изд-во АН СССР, 1959. Рожевиц Р. Ю. Культурная флора СССР, 1. Хлебные злаки. Пшеница, 1935. Росс Ю., Нильсон Т., Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности, М.—Л., «Наука», 1966. Рубин Б. А. В сб. «Проблемы фотосинтеза». М., Изд-во АН СССР, 1959. Сапожников Д. И. В сб. «Биохимия и биофизика фотосинтеза». М., «Наука», 1965. Сказкин Ф. Д. Уч. зап. Ленинградск. пед. ин-та, 1937, 4; В сб. «Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью». М., Изд-во АН СССР, 1963. Судьина Е. Г. В сб. «Проблемы фотосинтеза». М., Изд-во АН СССР, 1959. Сынанбеков К. Ж. Бот. журн. 1965, 50, 12. Сэледжану Н. Атанасиу Л. Бюлл. научн. инф. Естеств. науки. АН РНР, 1963, 1, 28. Тагеева С. В. Соц. зерн. хоз-во, 1935, 2; Уч. зап. Саратовск. гос. ун-та, 1941, 15, 6; Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1946, 4, 1. Тагеева С. В., Данилевич Г. М. Тр. Всес. ин-та зерн. хоз-ва, 1936, 8. Тарчевский И. А. Фотосинтез и засуха. Казань, 1964; В сб. «Взаимоотношение растений в растительном сообществе». Изд-во Казанск. гос. ун-та, 1964; Биохимия и биофизика фотосинтеза. М., «Наука», 1965. Тарчевский И. А., Мазурова Л. П., Петрова Л. П. Научная конф. по вопросам морфофизиологической периодичности древесных растений (рефераты и тезисы докл.). Уфа, 1959. Тарчевский И. А., Неуструева С. Н. Физиология растений, 1960, 7, 5. Туманов И. И. Зимостойкость растений. М.—Л., Сельколхозгиз, 1931; Физиологические основы зимостойкости культурных растений. Л., Сельхозгиз, 1940. Удольская Н. Л. Засухоустойчивость сортов яровой пшеницы. Омгиз, 1936. Федоров А. К. Физиология растений, 1963, 10, 5. Федосеева М. П. Зап. Пушкинск. с.-х. ин-та, 1938, 8. Хуан Ды Мин, Дилов Х. Докл. Болгарск. Академии наук, 1961, 14, 1. Цибулько В. С. Укр. бот. журн., 1964, 21, 5. Шатилов И. С., Рачинский В. В., Поликарпова Л. Г. Изв. ТСХА, 1957, 3, 16. Шлык А. А. В сб. «Биохимия и биофизика фотосинтеза». М., «Наука», 1965. Шульдин А. Ф. В сб. «Физиология устойчивости растений». М., Изд-во АН СССР, 1960. Эйдельман З. М., Попова О. Ф., Ширяева Г. А., Черняева И. И. Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1963, 4, 16. Andersson G. Lund., 1944, 1. Asada K., Konoshi S., Kawashima Y., Kasai Z. Memoirs of the Res. Institute for Food Science. Kyoto Univ., 1960, 22, 1. Asana R. D. Arid Zone Res., 1961, 16. Asana R. D., Mani V. S. Nature, 163, 4142. Batra P., Jagendorf A. Plant Physiol., 1965, 40, 6. Bidwell R. G. S., Turner W. B. Plant Physiol., 1966, 41, 2. Birecka H. Bull. Polon. Sci., Ser. Sci. Biol., 1966, 14, 4. Birecka H., Dakić-Włodkowska L. Acta Soc. Bot. Poloniae, 1964, 33, 2. Björn L. O. Physiol., Plant., 1967, 20, 2. Buttrose M. S. Austral. J. Biol. Sci., 1962, 15, 4. Buttrose M. S., May L. H. Ann. Bot., 1965, 29, 113. Carr D. J., Wardlow I. F. Austral. J. Biol. Sci., 1965, 18, 4. Dexter S. T. Plant Physiol., 1933, 8. Dobben van, W. H. J. Agric. Sci., 1962, 10, 5. Doodson J. K., Manners J. G., Myers A. Ann. Bot.,

1964, 28; J. Exptl. Bot., 1965, 16, 47. Drennan D. S., Krishnamurthy K. Nature, 1964, 203, 4950. Forrester M. L., Krotkov G., Nelson C. D. Plant Physiol., 1966, 41, 3. Friend D. J. Physiol. Plant., 1960, 13, 4. Gabrielsen E. K. Physiol. Plant., 1948, 1, 5. Graham D., Walker D. A. Biochem. J., 1962, 82. Hall D., Arnon D. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1962, 48, 5. Izawa S., Itoh M., Shibata K. Biochim. et Biophys. Acta, 1963, 75, 3. Jagendorf A. T. Federat. Proc., 1967, 26, 5. King R. W., Evans L. T. Austral. J. Biol. Sci., 1967, 20, 3. Kriedemann P. Ann. Bot., 1966, 30, 119. Lal K. N., Sah J. D., Jha J. D. J. Ind. Bot. Soc., 1946, 25, 2. Livne A. Plant Physiol., 1964, 39, 4. Lucas R. E. Soil Sci., 1948, 65, 6. Lupton F. G. Ann. Appl. Biol., 1966, 57, 3. McDonough W. T., Gauch H. G. Bull. Md. Agric. Exptl. Sta., 1959, 103. Packer L. Biochim. et Biophys. Acta, 1963, 75, 1. Packer L., Marchant R. H., Mucocata Y. Biochim. et Biophys. Acta, 1963, 75, 1. Perkins H. J., Roberts D. W. Biochim. et Biophys. Acta, 1960, 45; 1962, 58. Rudolph H. Planta, 1933, 21, 1. Sande-Bakhuysen H. L. Studies on wheat ground under constant conditions. Food Res. Inst., Stanford, 1937. Shen Y. K., Hung Y. C. Sci. Sinica, 1964, 13, 10. Shen Y. K., Shen G. M. Sci. Sinica, 1962, 11, 8. Stoy V. Physiol. Plant., 1963, 16, 4; 1965, Suppl. 4. Thomas M. D., Hill G. R. Plant Physiol., 1937, 12. Thorncroft N. Ann. Bot., 1965, 29, 115. Tolbert N. E., Galley F. B. Plant Physiol., 1965, 40, 6. Vin H. C., Wang T. D., Shen Y. G., Qin G. X., Li Y. L., Shen G. M., Yang S. Y. Acta Agric. Sinica, 1959, 10, 5. Vin H. C., Shen Y. K., Shen G. M., Yang S. Y., Chin K. S. Sci. Sinica, 1961, 10. Vin H. C. Physiol. Plant., 1961, 14; Photochem. and Photobiol., 1961, 2, 2; Physiol. Plant., 1966, 19, 1; 1967, 20, 2. Wang D., Burris R. H. Plant Physiol., 1963, 38, 4. Wang D., Waygood E. R. Plant Physiol., 1962, 37, 6. Wang T. D., Wei J. Acta Bot. Sinica, 1964, 12. Wardlow I. F. Austral. J. Biol. Sci., 1965, 18, 2; 1967, 20, 1. Wardlow I. F., Porter H. K. Austral. J. Biol. Sci., 1967, 20, 2. Watson D. J., Wilson J. H., Ford M. A., French S. A. New Phytol., 1966, 65, 4. Wolf F. T., Plant Physiol., 1963, 38. Woodward C. C., Rabideau G. S. Plant Physiol., 1953, 28, 3.

Дыхание — одно из наиболее важных и характерных свойств живого организма. Оно представляет собой совокупность процессов превращения органического вещества при участии свободного кислорода и сопровождается выделением энергии, содержащейся в молекуле органического соединения. Энергия дыхания необходима клетке для осуществления различных реакций обмена. Наиболее интенсивно дышат растущие органы растения, исключительно высокой дыхательной активностью отличаются бактерии, мицелии ряда плесневых грибов. Среди высших растений пшеница выделяется высоким уровнем дыхания. Например, дыхание листьев и молодых корешков пшеницы соответственно составляет 138,7 и 53,4 мг CO_2 на 1 г сухого вещества за 24 часа. Дыхание листьев пшеницы в 3—5 раз интенсивнее дыхания некоторых зерновых бобовых (например, вики, гороха) и в 60—80 раз интенсивнее дыхания кактусов (цереуса, мамиллярии).

Одна из характеристик дыхания — величина дыхательного коэффициента (ДК). Если дыхательный коэффициент равен единице, то это значит, что дыхательный субстрат по восстановленности соответствует уровню восстановленности молекулы сахара. Это наблюдается и при нормальном обеспечении клетки кислородом и тогда, когда дыхание идет до образования конечных продуктов расщепления сахара (CO_2 , H_2O). В прорастающих семенах пшеницы ДК равен единице.

Большое влияние на величину ДК оказывает обеспеченность ткани кислородом. Зависимость интенсивности дыхания от этого фактора осложнена тем, что ткани растения могут дышать как в атмосфере кислорода, так и при его отсутствии. Согласно данным, полученным для проростков пшеницы, уменьшение содержания кислорода в атмосфере от 20,8 до 3,0% сопровождалось возрастанием величины ДК от 0,98 до 3,34.

Изменение величины ДК при выращивании проростков пшеницы в разное время года установлено Самборским и Шоу

(Samborski, Shaw, 1956). На примере сорта Литтл Клуб авторы показали изменение величины ДК в зависимости от возраста проростков.

При изучении процессов выделения CO_2 зародышами пшеницы Ченг с сотрудниками (Cheng, Linko, Milmer, 1960) наблюдали, что значительное выделение углекислого газа зародышами пшеницы в основном обусловлено активированием декарбоксилазы глутаминовой кислоты.

Очень важен вопрос о связи между интенсивностью дыхания живой ткани и содержанием в ней воды. От содержания влаги в зерне зависит и оптимальная температура его дыхания.

В работе В. Л. Кретоновича (1942) показано, что оптимальная зона температуры для процессов дыхания зерна пшеницы находится в пределах $50-55^\circ$, но это наблюдается только для зерна с влажностью не выше $16-17\%$. Дыхание зерна более высокой влажности ($18-23\%$) существенно снижается уже через несколько часов после пребывания не только при 55° , но и при 50° . Следовательно, с повышением влажности зерна температурный оптимум его дыхания понижается. При этом влияние, оказываемое на дыхание влажностью зерна, неодинаково при различной температуре. При низкой температуре наблюдаются незначительные изменения интенсивности дыхания. При повышенной температуре возрастание влажности сопровождается чрезвычайно резким усилением дыхания (рис. 79). Характер реакции растительной ткани на потерю воды зависит от общего состояния организма. Эти реакции определяются и возрастом ткани или органа. Известно, что подвядание тканей (в зависимости от его степени) вызывает стимуляцию дыхания, тогда как у старых тканей дыхание в тех же условиях может и не изменяться.

Установлено, что с повышением температуры интенсивность процесса поглощения кислорода возрастает медленнее, чем процесса выделения CO_2 . Однако согласно результатам, полученным Е. В. Арциховской, Q_{10} поглощения O_2 и выделения CO_2 листьями яровой пшеницы в разных интервалах температуры составлял:

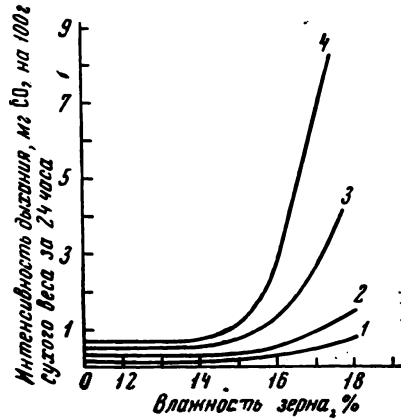


Рис. 79. Интенсивность дыхания зерна пшеницы различной влажности в зависимости от температуры (по Кретоновичу, 1942)
1 — 10° ; 2 — 15° ; 3 — 20° ; 4 — 25°

Интервал температур	10 — 20°	20 — 30°
Q_{10} поглощения O_2	1,85	2,13
Q_{10} выделения CO_2	2,28	2,64

Одно из определяющих условий дыхания — наличие в ткани необходимых органических соединений. Углеводы — основной дыхательный материал в зеленых растениях.

Из работы Кроткова (Krotkov, 1939) известно, что в остатке из листьев пшеницы после спиртовой экстракции содержатся свободные сахара. Во фракции сахаров, растворимых в спирте, после мягкого щелочного гидролиза инвертированных сахаров больше, чем восстанавливающих.

Качественный состав углеводов в зерне пшеницы изучали Кох, Геддес и Смит (Koch, Geddes, Smith, 1951). Используя метод бумажной хроматографии, авторы обнаружили глюкозу (0,01%), фруктозу (0,02%), сахарозу (0,10%), мальтозу (0,08%), два компонента мелибиозы и раффинозы (соответственно 0,18 и 0,07%). В опытах Коха с сотрудниками количество невосстанавливающих углеводов составляло 1,0%. Авторы работали с зернами пшеницы на ранней фазе зрелости.

Все вышеизложенное указывает на то, что условия, необходимые для оптимального протекания процесса дыхания, непостоянны. Факторы внешней среды взаимосвязаны, и действие одного зависит от состояния другого. Кроме этих факторов большое значение имеют особенности растения, стадия развития и т. д. Важную роль играет способность тканей, органов использовать кислород атмосферы, вовлекать его в обмен веществ. В свою очередь, эта способность обусловлена качественными особенностями ферментных систем, катализирующих отдельные реакции дыхания.

ФЕРМЕНТНЫЕ СИСТЕМЫ ПШЕНИЦЫ

Группа ферментов, активирующих кислород в тканях пшеницы, многочисленна. Основную роль в этой группе выполняют медь и железопротеиды. В тканях пшеницы широко представлена также группа окислительных ферментов, которые непосредственно не ответственны за конечную реакцию восстановления кислорода.

ПОЛИФЕНОЛОКСИДАЗА

До недавнего времени оставался открытым вопрос о наличии полифенолоксидазы в тканях пшеницы. Данные, полученные в последние годы, позволяют считать, что ткани пшеницы содержат этот фермент, но активность его выявляется в определенных условиях и лишь в отношении отдельных субстратов. В. Е. Соколова и О. Н. Савельева (1956) показа-

ли, что срезы листьев пшеницы интенсивно окисляют хлорогеновую кислоту, но только при пониженной температуре (10°), тогда как при 40° , как правило, не удается обнаружить полифенолоксидазную активность. Браун и Годард (Brown, Goddard, 1941), Уейгуд (Waygvd, 1950), исследовавшие пшеничные зародыши, не нашли полифенолоксидазы.

Противоположные результаты были получены Н. М. Сицианом и Н. А. Васильевой (1954) Фаркашем с сотрудниками (Farkas, Kiraly, Solymosy, 1958; Farkas, 1961; Kiraly, 1959), обнаружившими активность этого фермента не только в зерне, но и в листьях взрослых растений на разных фазах их развития. Е. И. Петроченко и П. А. Колесников (1961) определили полифенолоксидазную активность при прорастании семян пшеницы, используя для окисления различные субстраты. Авторы установили, что озимая пшеница ППГ 559 обладает более высокой полифенолоксидазной активностью, чем яровая пшеница Московка, если в качестве субстрата используют флороглюцин. С пирокатехином, напротив, почти на той же стадии развития растений фермент яровой пшеницы был активнее, чем озимой. Возможно, что здесь сказываются особенности фенольных систем двух различных типов пшениц, каждая из которых приспособлена к особому типу обмена. Согласно данным, полученным Е. И. Петроченко и П. А. Колесниковым (1961), по мере развития растений (от сухих семян до 16-дневных проростков) происходит нарастание активности полифенолоксидазы, если субстратами были флороглюцин, пирогаллол и аскорбиновая кислота. Опыты с галловой кислотой показали, что в сухих и набухших семенах полифенолоксидаза отсутствует. Обнаруживается она у проростков длиной 1 см и достигает максимума у 7-дневных проростков (длина 4—8 см). В опытах с пирокатехином незначительная полифенолоксидазная активность обнаружена и в сухих семенах. Е. И. Петроченко и П. А. Колесников приходят к выводу, что изменение субстратной специфичности обусловлено различной природой полифенолоксидазы.

В настоящее время известно, что полифенолоксидаза может находиться в клетке в растворимом и нерастворимом состоянии. Установлено также, что фермент может быть прочно связан с теми или иными структурными элементами клетки. Аналогичные результаты получил Кирай (Kiraly, 1959). Он обнаружил полифенолоксидазу в пшенице, используя в качестве субстрата галловую кислоту. В другой серии опытов, когда использовались пирокатехин и гидрохинон, полифенолоксидазная активность не наблюдалась.

При изучении полифенолоксидазной активности в проростках пшеницы Н. Б. Попова (1966) использовала 0,02 М растворы флороглюцина, резорцина, гидрохинона, пирокатехина и галловой кислоты. Полифенолоксидазная активность

была обнаружена лишь на отдельных этапах развития растений, причем различия между видами пшеницы были связаны также с различной специфичностью фермента по отношению к пирокатехину и галловой кислоте. В тканях обоих изучаемых видов пшеницы обнаружена высокая флороглюциноксидазная активность. Связано ли это с новообразованием белка-фермента на определенных стадиях развития растений, или это обусловлено изменениями содержания флороглюцина — субстрата действия полифенолоксидазы, пока неясно.

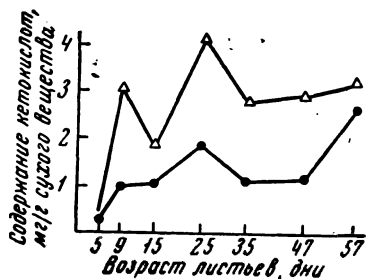


Рис. 80. Изменение содержания фенольных кислот в нерастворимой в спирте фракции из корней пшеницы (по Basyoni, Towers, 1964)

1 — феруловая кислота; 2 — n-кумаровая кислота

Во всяком случае сейчас установлено, что способностью окислять флороглюцин обладает не только полифенолоксидаза, но и пероксидаза (Рубин, Иванова, 1963). Аналогичные опыты проведены В. В. Чигриным и Е. П. Алешиным (1965) на пшенице сортов Вернал и Кубанка 3. Авторы использовали несколько полифенолов и показали, что галловая кислота, пирогаллол и особенно флороглюцин стимулировали, а резорцин, гидрохинон и пирокатехин подавляли поглощение кислорода гомогенатами из листьев. Тирозин и фенилаланин не оказывали заметного влияния на поглощение кислорода.

Полифенолоксидазная активность обнаруживается в тканях пшеницы не всегда и не при всех условиях, но отдельные органы пшеницы все же содержат заметные количества различных фенольных соединений.

Бардинской и Шуберт (1962) в экстрактах из соломы злаков было обнаружено несколько фенольных соединений из группы фенолкарбоновых кислот. Авторы показали, что в основном вещества содержались в связанном виде. Среди этих соединений были найдены n-кумаровая, феруловая, синаповая, n-оксibenзойная, ванилиновая кислоты, а также следы кофейной и протокатеховой кислот. Феруловая и n-кумаровая кислоты найдены в виде обоих изомеров: *транс*- и *цис*-формы.

Басиони и Тауэрс (Basyoni, Towers, 1964) проводили количественные определения n-кумаровой, феруловой, кофейной, синаповой, n-гидроксибензойной, ванилиновой кислот, щелочно-кислотных дериватов в спиртовых экстрактах из тканей пшеницы. Нерастворимый в спирте остаток (клеточные стенки) содержал фенольные кислоты, обнаруживаемые после щелочного гидролиза. В этой фракции из 25-дневных проростков пшеницы содержались сравнительно большие коли-

чества *n*-кумаровой и феруловой кислот (1,8 и 4,0 мг/г сухого вещества); количество зависело от возраста ткани (рис. 80). Количество фенольных кислот растворимой в этаноле фракции достигало максимума на девятый день прорастания. С возрастом их содержание снижалось.

Последующая работа Басиони и Тауэрса (Basyoni, Towers, 1964) была посвящена исследованию ортоферуловой кислоты. Авторы выделили ее в небольших количествах (5 мг на 300 г сырого веса) из щелочного гидролизата спиртовой фракции корневой пшеницы. Эта фенольная кислота была найдена в корнях только на определенных стадиях роста, ее не было в зародышах и зернах пшеницы.

АСКОРБАТОКСИДАЗА

Кроме полифенолоксидазы к группе медьсодержащих белков, обнаруженных в тканях пшеницы, принадлежит аскорбатоксидаза. Аскорбатоксидаза тканей капусты впервые описана Сент-Дьердьи в 1931 г. Наиболее широко она распространена в растениях (особенно в тыквенных и крестоцветных). Известно, что аскорбатоксидаза может быть завершающей при передаче электрона на молекулярный кислород. В настоящее время накапливается все больше фактов о существовании аскорбатоксидазной системы, непосредственно участвующей в окислении пиридиннуклеотидов.

Еще в ранних работах Уэйгуд (Waygood, 1950) показал, что босклеточные препараты из тканей пшеницы содержат аскорбатоксидазу. На рис. 81 изображена система переносчиков для растений пшеницы, включающая коэнзим I, флаavin, пигмент и аскорбиновую кислоту. *In vitro* доступ кислорода в системе катализируется аскорбатоксидазой в реакции, устойчивой к температуре и катализируемой медью. По мнению Уэйгуда, в тканях пшеницы аскорбатоксидаза — одна из возможных терминальных оксидаз.

Подобной точки зрения придерживается Джеймс (James, 1954), показавший, что проростки ячменя содержат активную аскорбатоксидазу, которая легко выделяется и связана с системами, способными окислять такие биологически важные соединения, как молочная кислота, фосфоглицеральдегид и коэнзим I (НАД). Позднее авторы обнаружили аскорбатоксидазу и в тканях пшеницы, подтвердив результаты Уэйгуда об участии данного фермента в дыхании.

Джеймс считает, что аскорбатоксидаза не всегда активна в тканях и в определенные периоды роль завершающей выполняет какая-либо иная оксидаза. Согласно нашим данным, проростки пшеницы содержат активную аскорбатоксидазу. В процессе развития первых листьев двух видов пшеницы на-

блюдались определенные изменения в активности фермента (Попова, Рубин, 1966).

В опытах Н. М. Сисакяна и Н. А. Васильевой (1954) по изучению окислительно-восстановительных процессов у твердых и мягких пшениц обнаружен одинаковый набор окислительных ферментов, однако по мере развития между ними

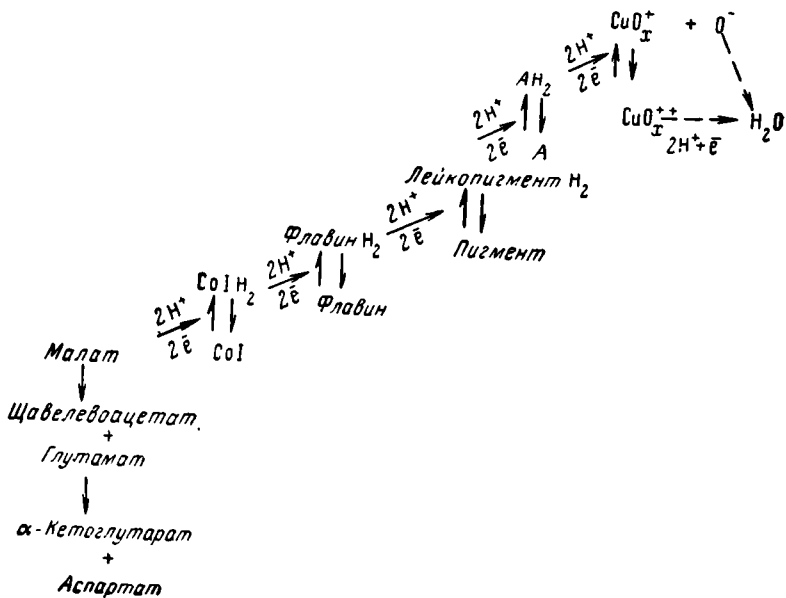


Рис. 81. Предполагаемая система дыхательных переносчиков для растений пшеницы, участвующих в окислении яблочной кислоты и трансаминировании глютаминовой кислоты (по Waygood, 1950)

возникают определенные различия. У твердой пшеницы в первые сутки функционирует активная цитохромоксидаза, а затем она заменяется аскорбатоксидазой и полифенолоксидазой. Установлена также определенная зависимость между содержанием аскорбиновой кислоты и развитием растений. Например, замечено, что количество аскорбиновой кислоты возрастает по мере роста растений и не зависит от разновидности яровой или озимой пшеницы (Michniewicz, Rowicka, 1961). Различия в содержании витамина С, как показали авторы, зависели от физиологических условий, стадии роста и развития растений.

Определенный интерес представляют исследования по биохимическим процессам в ходе яровизации, в частности по изменению активности аскорбатоксидазы (Devay, 1965). Семена

озимой пшеницы яровизировали при 0° в течение 12, 18, 24 и 36 дней, что соответствовало 25, 50, 75 и 100% яровизации. Когда растения достигали фазы двух листьев, в гомогенатах корней и листьев определяли аскорбатоксидазную активность. По мере прохождения яровизации снижался температурный оптимум действия энзима, достигая 0° при 50% яровизации. Как показал Дивей, с функционированием аскорбатоксидазы связано 87% расхода аскорбата в ткани. На основании данных по ингибированию аскорбатоксидазы хлорамфениколом и 2,4-динитрофенолом и изменению оптимума температуры делается вывод, что при яровизации происходит синтез фермента какого-то нового типа. Дивей (Devay, 1965) предлагает схему, связывающую в единое целое функционирование аскорбатоксидазы, накопление дегидроаскорбата и регулирование уровня сульфгидрильных соединений с зимо- и морозостойкостью растений.

КАТАЛАЗА И ПЕРОКСИДАЗА

К группе железопротеидов, обнаруженных в тканях пшеницы, относятся каталаза и пероксидаза. Действие обоих ферментов направлено, как известно, на превращение перекиси водорода. Обычно, каталаза рассматривается как агент, устранивающий токсическое действие перекиси на протоплазму растений. Каталазная активность тканей пшеницы исследована мало. В опытах Н. И. Березницкой (1940, 1959) установлено, что менее морозостойкие сорта пшеницы характеризуются более высокой активностью каталазы и ферментов, связанных с углеводным обменом. Автор также показал, что среди эликовых растений пшеница отличается высокоактивной каталазой. По мнению Джиоканелли (Giosanelli, 1951), содержание каталазы (например, в зерновке пшеницы) определяется не только условиями внешней среды, в которых выращивались растения, но и некоторыми факторами наследственности.

На распределение каталазной активности среди клеточных компонентов в листьях пшеницы, как показали Хаген и Джонес (Hagen, Jones, 1952), влияет рН сахарозной среды, в которую компоненты переходят при растирании. Так при рН 5,0 каталазная активность наблюдается во фракции хлоропластов, а при рН 3,3 — во фракции растворимых компонентов. Авторы установили, что при снижении кислотности среды до рН 6,9 с течением времени происходит возрастание активности каталазы в суспензии, что, по мнению Хагена и Джонеса, указывает на «десорбцию» энзима с частиц. Значительная активность каталазы обнаружена в водных суспензиях из эндосперма пшеницы в опытах Ирвина с сотрудниками (Irvin, Bushuk, Anderson, 1954).

Согласно литературным данным, значительная активность каталазы обнаруживается и в листьях пшеницы. В опытах И. И. Станиславского (1963) активность каталазы обнаруживается в листьях пшеницы в возрасте от 1 до 20 дней. В опытах использовали яровую, а также яровизированную и неяровизированную озимую пшеницу. В различных температурных условиях одну часть растений выращивали при 16-часовом освещении, другую — в темноте. До 10-го дня растения находились при 30°, а затем при 18°. В другом варианте растения содержали 10 дней при 18°, а впоследствии при 30°. В опытах И. И. Станиславского определение активности каталазы проводили через каждые 48 час. Автору не удалось обнаружить разницы в активности между тремя типами изучаемой пшеницы. По сравнению с растениями, находившимися при 18°, в растениях, развивавшихся при 30°, обнаружена высокая активность каталазы во всех вариантах. По данным И. И. Станиславского, у растений, освещенных в течение 16 час, установлен более высокий максимум каталазной активности, чем у этилированных растений. Однако автор не делает никаких выводов о характере связи между активностью фермента и условиями освещения.

Другим ферментом, катализирующим превращение перекиси водорода, является пероксидаза. Пероксидаза найдена почти во всех тканях и органах пшеницы. Ланцани и Галанте (Lanzani, Galante, 1964) обнаружили пероксидазную активность в рибосомах зародышей растений пшеницы. Используя метод дифференциального центрифугирования, эти авторы показали, что в зародыше пшеницы присутствуют две формы фермента: растворимая и локализованная во фракции рибосом. Количественное определение нуклеиновых кислот в каждой из форм пероксидазы свидетельствует о незначительном содержании рибонуклеиновой кислоты в препаратах растворимой пероксидазы.

Значительное количество пероксидазы (10—20 мкМ энзима на 1 л суспензии корней) обнаружено в корнях пшеницы Люндегордом (Lundegardh, 1958). Выделенная пероксидаза характеризовалась тем же спектром поглощения, что и пероксидаза хрена: наибольший максимум при 404 нм сдвигался к 437 нм при восстановлении фермента дитионитом. Люндегорд наблюдал также поглощение в области 500 нм, которое замещалось максимумом при 556 нм в результате введения в систему дитионита. Количественно пероксидаза преобладает над всеми энзимами, обнаруженными в корнях пшеницы. Автором установлено, что пероксидаза, выделенная из корней 2—3-недельных проростков пшеницы, окисляет различные субстраты, в том числе и полифенолы. Для активности пероксидазы, как было показано Люндегордом и другими авторами, большое значение имеют ионы марганца, а

также комплексы, которые она образует с рядом органических соединений.

В наших опытах (Попова, 1966) определялась активность пероксидазы в первых листьях проростков пшеницы:

Возраст растений, дни	Активность фермента, отн. ед.
10	24,0
13	70,3
17	65,4

По нашим данным, с возрастом растений наблюдаются определенные изменения в активности пероксидазы. Значительную активность пероксидазы в листьях пшеницы обнаружили Кирай и Фаркаш (Király, Farkas, 1958), а также Г. А. Евтушенко (1960).

В последнее время работами отечественных ученых установлено, что наряду со способностью вести окисление за счет перекисного кислорода очищенные препараты растительной пероксидазы функционируют как специфическая оксидаза. Используя неактивированный молекулярный кислород, пероксидазы окисляет один из фенолов — флороглюцин (Рубин, Панинов, 1960, 1963; Попов, 1960). Вопрос о том, какое место она занимает в дыхательной цепи, изучен еще мало. Ясно, что пероксидаза имеет большое значение, катализируя окисление восстановленных никотинамиддинуклеотидов, а также глутаттона, цитохрома с, индолилуксусной кислоты, аспартата, аскорбиновой кислоты и других соединений.

В наших опытах определение флороглюциноксидазной активности пероксидазы проводилось на ферментных препаратах, приготовленных из первых листьев проростков разного возраста. Не использовалась фракция (фильтрация через гель марки Сефадекс Г-75), соответствующая большей величине соотношения белок: нуклеиновые кислоты и большей пероксидазной активностью (с бензидином). Мы получили следующие результаты:

Возраст растений, дни	Активность фермента, мкл O ₂ на ед. белка
10	75,6
13	153,4
17	257,3

Из этих данных видно, что по мере развития растений наблюдается возрастание флороглюциноксидазной активности пероксидазы.

СИСТЕМА ЦИТОХРОМОКСИДАЗЫ

Системе цитохромоксидазы отводится основная роль в группе ферментов, функция которых заключается в активировании кислорода. Известно, что цитохромоксидаза, а также

цитохромы, широко распространены в высших растениях. Вопрос об участии цитохромоксидазы в дыхательном процессе, о механизме ее действия до сих пор остается открытым. Показано, что цитохромоксидаза является деятельным компонентом дыхательной системы лишь в эмбриональных тканях и на ранних стадиях развития растений.

При исследовании окислительно-восстановительных процессов у твердых и мягких пшениц установлено, что инактивирование цитохромоксидазы в 5-дневных проростках — явление временное, так как в двухмесячных растениях пшеницы вновь была обнаружена цитохромоксидаза высокой активности (Сисакян, Васильев, 1954). Подобные же данные относительно ее участия в дыхании тканей взрослых растений получены и во многих других исследованиях.

Из пшеничных зародышей был выделен цитохром *c* (Godard, 1944). Согласно Годдарду, цитохром *c* из пшеницы имел тот же максимум поглощения, что и цитохром из сердца быка. Пшеничный цитохром *c* окислялся каталитически цитохромоксидазой и восстанавливался цитохромредуктазой.

По мнению Джеймса (James, 1954), дыхание зародышей пшеницы катализируется в основном цитохромоксидазой. Автору удалось выделить ее из зародышей пшеницы, ячменя, риса, кукурузы, очистить и показать, что она способна окислять такие субстраты как *n*-фенилендиамин и гидрохинон посредством добавленного цитохрома *c*. В зародыше пшеницы Джеймс обнаружил характерные полосы поглощения восстановленных цитохромов *a*, *b* и *c*. В опытах с ингибиторами установлено, что в дыхании зародышей пшеницы существенная роль принадлежит цитохромоксидазной системе. Некоторые авторы считают, что цитохромная система продолжает функционировать как терминальная оксидаза во время прорастания и раннего периода роста пшеницы.

Джеймс (James, 1954), выделивший активную цитохромоксидазу из кончиков корня пшеницы, установил, что наиболее высокая активность фермента обнаруживается при 2°. При повышении температуры до 15—20° происходила большая потеря активности. В экстрактах из корней Джеймс обнаружил характерные для цитохромов линии поглощения:

a_{α}	b_{α}	c_{α}
600 — 605 $\mu\mu$	560 $\mu\mu$	548 $\mu\mu$

В опытах с ингибиторами Джеймс выяснил, что в корнях пшеницы цитохромоксидаза так же активна, как и в зародышах.

Фритц и Биверс (Fritz, Beevers, 1955) отмечают, что экстракты из этиолированных проростков пшеницы содержат цитохромоксидазу на всех стадиях развития, начиная с

12-го дня. Содержание цитохромоксидазы в проростках коррелировало с изменениями дыхательной активности. Количество фермента, выделенные из корней, не стимулировали поглощение кислорода, несмотря на то, что энзим присутствовал в растениях на всех стадиях развития.

По данным Лундегорда (Lundegardh, 1958), только цитохромы *b* и *a*₃, найденные в митохондриях корней пшеницы, являются переносчиками электронов. После мягкой обработки митохондрий содержание цитохромов *c* и *c*₁ значительно снижалось. Лундегорд установил также, что наряду с цитохромами *c* и *c*₁ в супернатант вымывалась пероксидаза, более или менее значительная часть флавопротеинов и энзимы, действие которых сопряжено с окислением и восстановлением НАД.

В процессе спектрофотометрических исследований корней пшеницы Лундегорд (Lundegardh, 1958b) обнаружил полосу при 571 мμ, проявившуюся в условиях полного анаэробноза. Наблюдения автора над восстановлением цитохромов в зависимости от времени показали, что эта полоса возникает из и полосы цитохрома *b* в области 560—562 мμ. Поскольку соотношение характеризовалось γ-, β- и α-полосами (424, 540, 571 мμ) и обладало свойствами цитохромов, Лундегорд рассматривает это соединение как цитохром *dh*. Рассматривая результаты последующих опытов, он высказал предположение, что цитохром *dh* возможно представляет собой комплекс пероксидазы, обнаруживающийся при крайне анаэробных условиях. Важным этапом в расшифровке природы комплекса явилось наблюдение, что он, как правило, не обнаруживается в микросомальной фракции гомогената из корней. В митохондриях обнаруживается спектр цитохрома *b*, в то время как спектры, характерные для цитохрома *c*, пероксидазы и флавопротеина, наблюдаются в растворимой фракции. Выше указывалось, что в надосадочную жидкость переходит также часть энзимов, связанных с НАД.

В нормальных митохондриях окисление НАД·Н происходит через флавопротеин, цитохром *c* и цитохромоксидазу. Это самый эффективный внутриклеточный механизм окисления НАД·Н и продуктов разложения углеводов, белков и жиров. В немитохондриальных фракциях протоплазмы окисление осуществляется посредством других катализаторов. В микросомах из органов животных обнаружен цитохром *b*₅, который переносит электроны от восстановленного пиридиннуклеотида непосредственно на молекулярный кислород. В растительных микросомах такую роль выполняет цитохром *b*₃ наряду с другими окислительными системами, не связанными ни с цитохромом *c*, ни с цитохромоксидазой. Вследствие структурных особенностей цитохромы *b*₅ и *b*₃ малочувствительны к цианиду и другим ингибиторам гемо-

протеиновых ферментов. В немитохондриальных фракциях цитоплазмы растительной клетки кроме цитохромов b_5 и b_3 функционируют другие окислительно-восстановительные системы, способные переносить электроны с НАД·Н непосредственно на молекулярный или перекисный кислород и, очевидно, чувствительные к ядам, связывающим тяжелые металлы. Как показали Д. М. Михлин и А. А. Мутузкин (1959), в пшеничных проростках система, окисляющая НАДФ·Н и НАД·Н без участия цитохрома c , содержит в качестве одного из компонентов пероксидазу. Согласно данным, полученным авторами, немитохондриальное окисление восстановленных пиридиннуклеотидов осуществляется: 1) флавопротеиновой оксидазой, переносящей водород с пиридиннуклеотида на кислород; 2) пероксидазой, которая дополняет окисление за счет перекиси водорода, образованной при действии флавопротеина. Подобная двухкомпонентная система НАД·Н—оксидазы (флавопротеиновая оксидаза+пероксидаза) была обнаружена Д. М. Михлиным и А. А. Мутузкинским в корнях ячменя.

ОКСИДАЗА ГЛИКОЛЕВОЙ КИСЛОТЫ

Оксидаза гликолевой кислоты — пока еще недостаточно изученный фермент, обнаруженный в высших растениях. В литературе почти не упоминается об оксидазе гликолевой кислоты в тканях пшеницы. Фаркаш и Кирай (Farkaš, Király, 1957) нашли гликолькоксидазу в первых листьях 14-дневных проростков пшеницы. При изучении дыхания *Triticum persicum* и *Triticum timopheevii* было показано, что с возрастом проростков активность оксидазы гликолевой кислоты изменяется (Попова, 1966).

ОСОБЕННОСТИ НАЧАЛЬНЫХ ПУТЕЙ ДЫХАНИЯ

Согласно современным данным, об участии гликолиза и пентозофосфатного цикла в дыхательном процессе судят по чувствительности дыхания к фториду. Как известно, фтористый натрий оказывает подавляющее действие не только на реакцию энолизации, но и на некоторые ферментные системы (Massart, Dufait, 1942; Bonner, Thimann, 1960; Slater, Bonner, 1952; Stumpf, 1953; Hackett, 1960). В большинстве случаев фторид используется как ингибитор энолазы; он образует неактивный комплекс энзиммагний — фосфат (Ross, Wiebe, Miller, 1962; Lustinec, Pokorna, Ruzicka, 1962).

Обычно применяют довольно высокие концентрации этого ингибитора (порядка $1 \cdot 10^{-1}$ М). В опытах Люштинец с автомами (Lustines, Pokorna, Ruzicka, 1962) максимальной кон-

пестрицей, ингибировавшей дыхание, была $3 \cdot 10^{-2}$ М. Согласно данным Боннера и Тиманна (Bonner, Thimann, 1960), подавление дыхания колеоптилей овса на 50% достигалось с помощью фторида в концентрации $8 \cdot 10^{-3}$ М. В наших опытах (Рубин, Попова, 1966) с проростками пшеницы использовали раствор фторида в концентрации $6 \cdot 10^{-2}$ М (табл. 105).

Таблица 105

Влияние фторида натрия на дыхание проростков пшеницы
(в $\mu\text{мл O}_2$ на 10 $\mu\text{г}$ сухого вещества в 1 час)

Вид	Возраст пшеницы, дни	Буфер рН 7,2	Фторид, рН 6,2	
			O ₂	% ингибирования
<i>Triticum perardicum</i>	1,0	109,5	33,6	69
	13	102,3	36,6	64
	17	153,8	34,8	77
<i>Triticum timopheevii</i>	10	85,6	20,5	76
	13	96,8	33,9	64
	17	133,7	41,6	69

По нашим данным, по мере развития проростков обоих видов пшеницы наблюдается неодинаковая чувствительность их дыхания к фториду. Однако во многих работах приводятся данные о стимулирующем эффекте фторида на дыхание некоторых тканей. Так, Мак Нулти и Лордс (цит. по Ross, Wiebe, Miller, 1962) считают, что активирование дыхания может быть обусловлено количеством доноров.

В настоящее время считается, что ферменты апотомического пути дыхания не ингибируются фторидом и моноидиноглатом. Дыхание, устойчивое к этим ядам, принимается за пентозофосфатный путь окисления, а дыхание, подавляемое данными ингибиторами, приходится на долю гликолиза (Рубин, Озерцовская, 1959). При изучении влияния моноидиноглата на дыхание первых листьев проростков пшеницы (Рубин, Попова, 1955) установлено, что этот ингибитор влияет на дыхание так же, как и фторид натрия. По мере развития растений наблюдается изменение активности пентозофосфатного пути дыхания. Соотношение начальных путей в общем дыхательном процессе связано со спецификой изучаемых видов пшеницы.

В опытах Чжан Чжень-цзиня с сотрудниками (1966) относительную активность гликолитического и апотомического пути дыхания изучали с помощью инфильтрации зерновок глюкозой, меченой по углероду в 1 и 6-м положении. Потребление кислорода измеряли в присутствии соответствующих ингибиторов. В качестве субстрата дыхания авторы исполь-

зовали рибозо-6-фосфат, глюкозо-6-фосфат, сахарозу, глюкозу, фруктозу. Пробы брали в течение 35 дней после цветения. Результаты свидетельствуют, что гликолиз играл ведущую роль в дыхании во время всего периода исследования. Апопомический же путь дыхания, слабо выраженный в начале созревания, со временем усиливался и составлял примерно $\frac{1}{3}$ в конце созревания. Наиболее высокая активность пентозофосфатного цикла установлена Чжан Чжень-цинем в фазе молочной спелости, когда происходит глубокая перестройка углеводного обмена. Полученные результаты подтвердились данными о количестве выделенной $C^{14}O_2$.

При изучении метаболизма ЗС-интермедиатов начальных этапов дыхания, как правило, определяют специфическую активность ферментов, непосредственно связанных с превращениями подобных промежуточных соединений. Маргэ (Margerie, 1960) изучал влияние глюкозы на активность альдолазы и триозофосфатдегидрогеназы — двух ферментов гликолиза. Автор использовал корни 3-дневных проростков пшеницы. Отрезки корней длиной 1 см помещали в жидкую питательную среду в колбы Эрленмейера. Спустя 4 час в среду добавляли глюкозу в концентрации $1 \cdot 10^{-1}$ М (вариант А) и $1 \cdot 10^{-3}$ М (вариант В). В качестве источника ферментов использовали ацетоновые порошки. Активность триозофосфатдегидрогеназы была достаточно высокой, а скорость восстановления НАД в присутствии фруктозо-6-фосфата зависела от активности альдолазы (табл. 106).

Таблица 106

Активность альдолазы и триозофосфатдегидрогеназы в отрезках корней пшеницы (в $\mu\mu\text{M}$ восстановленного НАД в 1 мин на 100 корней)

Реакционная система	Вариант		
	А	В	$\frac{A-B}{B}$ (в %)
Экстракт + НАД	0	0	0
Экстракт + НАД + фруктозо-6-фосфат	66	26	154
Экстракт + НАД + фруктозо-6-фосфат-альдолаза	340	275	24

Маргэ считает, что в варианте А синтез альдолазы индуцирован глюкозой или продуктами ее метаболизма. У многих высших растений известны случаи индуцированного синтеза ферментов. В листьях некоторых злаков отмечалось активирование гликолькоксидазы при добавлении гликолевой кислоты.

Конечным продуктом гликолитического распада глюкозы является пировиноградная кислота, которая в зависимости от

условий может подвергаться различным превращениям (Stumpf, 1953). Имеющиеся в литературе данные о метаболизме пирувата в тканях пшеницы, кроме участия в цикле Кребса, в основном касаются двух процессов — декарбоксилирования и переаминирования.

Билинский и Мак Коннелл (Bilinski, Mc Connell, 1958), изучавшие превращение пирувата в растениях пшеницы, установили, что приблизительно половина меченого углерода, введенного в стебли пшеницы в форме пирувата-2- C^{14} , оставалась в растениях вплоть до созревания. Около 90% радиоактивности обнаружено в большом количестве компонентов: белке, крахмале, в материале, растворимом в эфире. Аминокислоты зерна отличались друг от друга специфической активностью. Глутаминовая кислота, аргинин и пролин были наиболее активны.

ЦИКЛ ТРИКАРБОНОВЫХ КИСЛОТ — ОСНОВНОЙ ПУТЬ ДАЛЬНЕЙШЕГО ПРЕВРАЩЕНИЯ ПИРУВАТА В ТКАНЯХ ПШЕНИЦЫ

Пирииноградная кислота — узловым промежуточным продуктом в окислении углеводов. Среди многочисленных путей ее дальнейшего превращения особое значение приобретает вступление пирувата в цикл органических кислот — основной путь биологического окисления. Цикл, открытый Кребсом в 1931 г., в настоящее время хорошо изученное звено метаболизма. Кислоты цикла обнаружены в тканях пшеницы в значительных количествах. Дыхание тканей пшеницы чувствительно к милоновой кислоте. Это указывает на функционирование цикла трикарбонных кислот.

При работе с растительными тканями используются высокие концентрации малоната — от $1 \cdot 10^{-2}$ до $5 \cdot 10^{-2}$ М (Hackett, 1960; Weevers, 1961). В наших опытах применялся $5 \cdot 10^{-2}$ М раствор малоновой кислоты. Различная чувствительность дыхания к действию малоната свидетельствует о неодинаковой активности цикла трикарбонных кислот на отдельных этапах развития растений.

В некоторых растениях накапливаются заметные количества милоновой кислоты, которая может превращаться в CO_2 и кислоты цикла Кребса. Доказано, что диссимилиация малоната сопровождается переходом его в дериваты коэнзима А, на чем следует декарбоксилирование до ацетил-коэнзима А и CO_2 . Например, в опытах Бентлей (Bentley, 1952) сообщалось о содержании некоторых органических кислот в листьях люцерны и пшеницы. Содержание малоновой кислоты в пшенице составляло 2,1 мг на 1 г сырого вещества.

К настоящему времени в литературе об окислительном обмене в тканях пшеницы все чаще стали появляться данные, касающиеся энзиматических систем, катализирующих дальнейшее превращение малоната. Хетч и Штумпф (1962) описали свойства карбоксилазы ацил-коэнзима А из зародышей пшеницы, которая оказалась активной при использовании ацил-коэнзима А. Другие соединения типа ацил-коэнзима А также карбоксилируются.

При изучении действия малоната на дыхательный газообмен пшеницы нами установлено значительное возрастание дыхательного коэффициента под влиянием малоната (от 1,0 до 2,8). По мере развития проростков пшеницы величина ДК снижалась от 2,80 до 2,18. Каковы возможные причины, которые определяют значительное возрастание ДК? Известны факторы, которые могут быть ответственны за это. Из литературных данных следует, что дыхательный коэффициент будет возрастать, если, например, образование этилового спирта сопровождается потреблением кислорода. В высших растениях это можно вызвать и в экспериментальных условиях путем понижения концентрации кислорода до величины, которая обычно меньше, чем 5%. Значительное возрастание дыхательного коэффициента под влиянием малоновой кислоты отмечалось в работах с другими злаковыми растениями (Thomas, 1960; Beevers, 1961). При этом Биверс (Beevers, 1961), например, обнаружил, что параллельно с возрастанием ДК в корнях кукурузы, обработанных малоновой кислотой, накапливаются этанол и ацетальдегид.

Работами по раскрытию механизма влияния малоновой кислоты значительно дополняются наши знания о способе действия сукцинатдегидрогеназы — одного из основных катализаторов цикла трикарбоновых кислот. Цикл Кребса, как известно, является источником сукцинил-КоА — предшественника важнейших соединений клетки. В настоящее время детально изучены этапы цикла, связанные с окислительным декарбоксилированием α -кетоглутаровой кислоты до янтарной. На VI Международном биохимическом конгрессе Бойером (1965) были приведены данные, согласно которым превращение сукцинил-КоА в сукцинат происходит при участии фермента сукцинилтиокиназы. Согласно литературным данным, сукцинатоксидазная и сукцинатдегидрогеназная система в настоящее время наиболее изученные системы биологического окисления.

Данных об активности этих ферментов в тканях пшеницы очень мало. Нами установлено, что активность сукцинатдегидрогеназы в проростках пшеницы разного возраста неодинакова; различия в активности фермента свойственны также отдельным видам пшеницы.

В некоторых случаях об активности цикла Кребса судят

косвенно, исследуя изменение содержания отдельных кислот. Так, Крупка и Тауэрс (Крупка, Towers, 1958), изучившие содержание кетокислот в растениях пшеницы разного возраста, обнаружили заметные количества α -кетоглутаровой и пировиноградной кислоты во все сроки взятия проб. Вместе с тем содержание щавелевоуксусной кислоты оказалось очень низким. Крупка и Тауэрс предполагают существование в тканях пшеницы этой кислоты, но считают, что из-за низкой концентрации ее трудно обнаружить. Присутствие аспарагиновой кислоты, соответствующей щавелево-ацетату аминокислоты, подтверждает эту точку зрения. Превращение аспартата- C^{14} в щавелево-ацетат- C^{14} в водных гомогенатах, по мнению авторов, свидетельствует о том, что аминокислота является источником дополнительного количества кетокислоты. Поскольку это превращение предотвращалось кипячением гомогената, то возможно, что оно энзиматическое. Крупка и Тауэрс показали, что α -бензохинон катализирует неэнзиматическое дезаминирование глицина, а включение в смесь глицина либо аланина с катехолом и фенольной приводит к образованию глиоксиловой кислоты. Менее, что возрастание количества пирувата, щавелево-ацетата и α -кетоглутарата в гомогенатах обусловлено такими дезаминированиями (рис. 82). Рассмотрение реакций с участием щавелевоуксусной кислоты может помочь разобраться в причинах низкого содержания ее в тканях пшеницы. Превращение

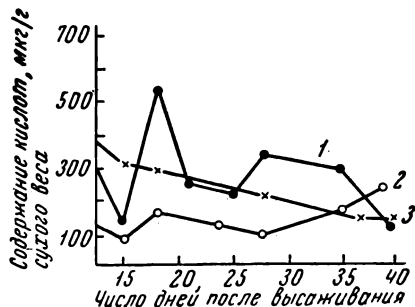


Рис. 82. Изменение содержания кислот в проростках пшеницы в зависимости от возраста (по Крупка, Towers, 1958)
 1 — глиоксиловая кислота; 2 — пировиноградная кислота; 3 — α -кетоглутаровая кислота

катализирует неэнзиматическое дезаминирование глицина, а включение в смесь глицина либо аланина с катехолом и фенольной приводит к образованию глиоксиловой кислоты. Менее, что возрастание количества пирувата, щавелево-ацетата и α -кетоглутарата в гомогенатах обусловлено такими дезаминированиями (рис. 82). Рассмотрение реакций с участием щавелевоуксусной кислоты может помочь разобраться в причинах низкого содержания ее в тканях пшеницы. Превращение

Таблица 107

Содержание кетокислот (в $мг/г$ сухого вещества) в корнях, листьях и coleoptiles 4-дневных этилированных проростков пшеницы

Орган	Кетокислота		
	α -кетоглутаровая	пировиноградная	глиоксиловая
Корни	140	270	540
Лист	330	170	700
Коллеоптиле . .	310	380	1300

щавелевоуксусной кислоты в малат (маликдегидрогеназа), цитрат (конденсированный энзим) или в пируват и CO₂ (декарбоксилаза щавелево-ацетата); сопровождается уменьшением свободной энергии. В работе Крупки и Тауэrsa приведены данные по содержанию органических кетокислот в различных органах пшеницы (табл. 107). Обращает на себя внимание высокое содержание органических кислот в колеоптилях пшеницы, в особенности глиоксиловой.

Изучению состава органических кислот в пшенице посвящена работа французских исследователей (Coic, Lesaint, Le Roux, 1961). Авторы получили следующие данные:

	Сухое вещество	Общее содержание кислот, <i>мэкс</i> на 100 г сырого вещества
Листья	22,0	35,6
Узлы	16,0	36,6
Междоузлия	24,5	10,0

Коик с сотрудниками установили, что незадолго до цветения содержание органических кислот в междоузлиях пшеницы понижается в 6 раз по сравнению с листьями — 20,8 *мэкс*, а в узлах — 16,1 *мэкс*. Характерным является то, что стебель не содержит аконитовую кислоту (или ее следы). Распределение органических кислот в узлах несколько отличается от их распределения в листьях. В частности, в узлах не обнаружена аконитовая кислота, в них мало фумаровой, но больше щавелевой кислоты. В междоузлиях примерно то же количество лимонной кислоты, что и яблочной; сумма хинной и шикимовой кислот относительно больше, чем в узлах, а глицириновой кислоты очень мало.

В литературе имеются немногочисленные данные о дегидрогеназах тканей пшеницы — катализаторах отдельных реакций цикла Кребса. В опытах с этиолированными проростками пшеницы (Гельман, 1950) наблюдалась более высокая дегидрогеназная активность, чем в покоящемся зерне. Вытяжки из эндоспермов характеризовались высокой дегидрогеназной активностью в противоположность вытяжкам из ростков, активность которых незначительна. Вытяжки из покоящихся семян пшеницы обладают чрезвычайно слабыми дегидразами. Процесс резко активизируется добавлением кипяченого дрожжевого сока и донаторов водорода. Данные, полученные при изучении дегидрогеназной активности созревающей пшеницы, свидетельствуют о быстром снижении активности ферментов по мере созревания. При этом введение дополнительных количеств субстрата или фермента не оказывает никакого влияния на активность (Гельман, 1950).

При подробном исследовании дегидрогеназ цикла Кребса выяснено, что в зародышах пшеницы содержится активная

малатдегидрогеназа. В наших опытах активность малатдегидрогеназы определялась в первых листьях проростков *Triticum persicum*:

Возраст растений, дни	Активность фермента, мкл O ₂ на 10 мг сухого вещества
10	68,6
13	153,9
17	148,4

Изменение малатдегидрогеназной активности наблюдается в процессе развития растений. По нашему мнению, активирование малатдегидрогеназы на более поздних этапах роста растений может быть связано с качественными изменениями в цикле Кребса.

Активирование малатдегидрогеназы в наших опытах очевидно можно объяснить возрастанием количества яблочной кислоты за счет дополнительного источника ее синтеза, в частности в глиоксилатном пути дыхания, где происходит образование яблочной кислоты из глиоксилата и ацетил-коэнзима А при участии малатсинтетазы.

Согласно современным представлениям, дыхание является центром, в котором скрещиваются и соединяются в одно целое звенья и направления обмена. Важная роль принадлежит, например, дыханию в связывании процесса обмена углеводов и азотистых веществ клетки. Особое место принадлежит в этом случае кетокислотам, образующимся при гликолитическом распаде гексоз, а затем в цикле Кребса. Пировиноградная, α -кетоглутаровая и щавелевоуксусная кислота, аминируясь, превращаются в соответствующие аминокислоты, играющие центральную роль в синтезе и обмене аминокислот и белковых веществ в целом.

В работе Бидвелла (Bidwell, 1963) изучались альтернативные пути синтеза амидов и аминокислот в листьях пшеницы. Листьям давали оукцинат, меченный в положении 1, 4 и 2, 3, пируват, меченный во всех трех положениях, C¹⁴O₂ и глутамат-1-C¹⁴; в аланине, аспартате, глутамате, аспарагине и глутамине определялось общее содержание метки. Результаты свидетельствуют о том, что аминокислоты и амиды образовывались большей частью из соответствующих промежуточных продуктов цикла Кребса. Углерод поступал в цикл большей частью как в результате декарбоксилирования пирувата, так и его карбоксилирования. Другие пути, включающие превращение янтарной кислоты через семи-альдегид в глутаминовую кислоту и γ -аминобутират, в тканях пшеницы не обнаружены. Количество глутаминовой и γ -аминонмсляной кислоты, как показано в работе Вайнбергера и

Година (Weinberger, Godin, 1964), изменяется в зависимости от физиологического возраста каждого из трех первых листьев *Triticum vulgare*. Активность декарбоксилазы glutаминовой кислоты зависела как от возраста листьев, так и от их онтогенетического развития.

Исследованию метаболизма углерода меченых аминокислот, связанных с дыханием листьев пшеницы, посвящена работа Ванга и Уейгуда (Wang, Waygood, 1962). Авторы обнаружили, что скорость синтеза сахаров из ряда меченых кислот, например, гликоксилата- C^{14} , значительно снижалась из-за добавления глицина и серина.

Дыхательные субстраты, включающиеся в цикл Кребса, сами по себе не реагируют с молекулярным кислородом. Электроны, освобождающиеся при их окислении, транспортируются переносчиками до соединений, способных передать их на кислород.

ЭНЕРГЕТИКА ДЫХАНИЯ И МЕТАБОЛИЗМ НУКЛЕОТИДОВ

Доказано, что лишь около 55% энергии, освобождающейся при окислении субстратов дыхания, первоначально консервируется в виде макроэргических связей, а остальная, как правило, рассеивается в виде тепла. Для живой клетки значение окисления определяется в основном тем, что оно сопряжено с фосфорилированием, т. е. с процессом синтеза такого аккумулятора легко доступной энергии, каким является аденозинтрифосфорная кислота. Согласно литературным данным, большинство фосфатных соединений, ранее обнаруженных в животных и низших организмах, присутствует в тканях пшеницы. Однако мало известно относительно средней концентрации большинства фосфорных соединений и их количественных изменений в связи с различными физиологическими состояниями растительного организма. Имеются лишь указания, что концентрация пиридиннуклеотидэнзимов, например в пшеничных зародышах, в течение первой недели прорастания изменяется от $2 \cdot 10^{-5}$ до $5 \cdot 10^{-5}$ мкМ (Marre, 1961).

При изучении фосфатного метаболизма в листьях пшеницы идентифицировано несколько фосфорилированных соединений (Runeckles, 1958). Кроме некоторых интермедиатов гликолиза и фотосинтеза, автору удалось идентифицировать несколько соединений фосфолипидной группы: фосфорилхоллин, фосфорилэтанолламин и их α -глицероэфир.

Кислая фосфатаза, обнаруженная в листьях пшеницы, не является единственным энзимом, связанным с фосфатным обменом. В опытах Робертса (Roberts, 1957) испытывалась устойчивость ферментов фосфатного обмена, наиболее актив-

ниях при pH 5,7 к нагреванию. Автор предполагает, что температурное воздействие на энзимы может так изменить их свойства, что активность в отношении некоторых субстратов полностью подавляется, а в отношении других только снижается. Однако результаты, полученные Робертсом, не позволяют еще судить о множественности кислых фосфатаз в соке из листьев пшеницы. По предварительным данным, сок из листьев содержит изодинамические фосфатазы с различной устойчивостью к нагреванию. Это свойство автор использовал для того, чтобы отделить одну фосфатазу от другой.

Меркис и Приалгаускайте (1963) обнаружили в проростках пшеницы не только кислую, но и щелочную фосфатазу, которая катализировала, например, реакцию гидролиза α -глицерофосфата и других соединений. Авторы определили только ацириазную (АТФ-азную) активность. Согласно данным Меркиса и Приалгаускайте, фаза колошения — цветения пшеницы отличается пониженной активностью исследованной фосфатазы. Понижение активности изученных ферментов объясняется возможным их переходом из неактивной формы в активную или же появлением активаторов в связи с усилением гидролитических процессов.

Ацириазнофосфатазная активность при прорастании пшеницы обнаружена в опытах Пономаревой (1958). Автор установила, что при прорастании пшеницы в отсутствие света и поступлении в виде питательных веществ активность АТФ-азы в экстрактах побегов значительно больше, чем в корешках и эндосперме, причем наибольшая активность в побеге наблюдалась на 4-й день прорастания. К 10-му дню активность АТФ-азы уменьшилась почти в 6 раз. В первые дни прорастания на свету гидролитическая активность АТФ-азы в побеге возрастает и достигает максимума на 7-й день. Пономарева показала, что к 15-му дню активность фермента понижается примерно в три раза.

В проростках пшеницы характерны определенные возрастные закономерности изменения интенсивности обмена не только фосфора, находящегося в ряде соединений в виде пирофосфатной группировки, но и фосфора, входящего в состав нуклеотидной фракции (Kristev, 1961; Heitefuss, Fuchs, 1961; Heitefuss, Fuchs, 1962). В развивающемся эндосперме и перикарпии наблюдались определенные соотношения между неорганическим фосфором и кислоторастворимым органическим фосфором и водой (Jennings, Morton, 1963). Авторам удалось обнаружить в клетках перикарпия как ДНК, так и РНК, причем в процессе развития изменения в содержании РНК в этой ткани согласовывались с изменением скорости синтеза белка. Колебания в количестве липидов и липидного фосфора Дженнингс и Мортон рассматривают как результат увеличения числа внутриклеточных мембран.

В опытах Рийвена (Rijven, 1964) показано, что после возрастания содержания фосфора в околоплоднике его количество постепенно уменьшается до 3,8% от общего количества в зерне. Согласно данным Рийвена, в целом зерне пшеницы содержится до 148 *мкг* неорганического фосфора.

Изменения в содержании фосфора различных фракций в зависимости от возраста растений установлены в опытах Михайловича с сотрудниками (Mihailovic, Antic, Hadzije, 1965). Авторы изучали скорость распада фитина и состав образующихся при этом продуктов при прорастании семян высоко- и низкоурожайных сортов пшеницы. Разрушение фитина и накопление ортофосфата у высокоурожайного сорта начинается раньше, а затем происходит менее интенсивно. На 7-й день прорастания у обоих сортов распадалось около 80% исходного количества фитина. Содержание ортофосфата составляло 80—90% от неорганического фосфата распавшегося фитина. Это, по мнению авторов, объясняется частичным использованием ортофосфата в процессах окислительного и фотосинтетического фосфорилирования. Вторичное использование минерального фосфора в семенах высокоурожайных сортов происходило интенсивнее, чем у семян низкоурожайных сортов. Изучение механизма распада фитина показало, что при прорастании происходит ступенчатое расщепление фитина с образованием всех возможных промежуточных продуктов — пента-, тетра-, три-, ди- и монофосфатов инозита. Конечными продуктами расщепления фитина были свободный инозит и ортофосфат.

Существенное влияние на изменение количества фосфора различных фракций оказывает не только возраст, но условия яровизации пшеницы. В опытах Марковского и Маджи (Markowski, Madej, 1962) определялось содержание фосфорных соединений в течение яровизации семян озимой пшеницы Остка злотоклоса и яровой пшеницы Остка хлопца. Семена проращивали в чашках Петри при 1,5° от 7 до 70 дней и при 20° в течение 48—122 *час*. Авторы подобрали время прорастания при 20° с таким расчетом, чтобы масса ростков была примерно такая же, как и масса, полученная в соответствующие периоды при 1,5°. В ростках, высушенных в вакууме, определялось общее содержание фосфора и фосфора различных фракций. В зависимости от пересчета этих величин на 1 росток или на 100 *г* сухого вещества Марковский и Маджи наблюдали различные закономерности в изменении фосфора. Среди изученных пшениц яровая оказалась более чувствительной к изменению температуры, при которой проращивались семена. Это выразилось в значительных количественных изменениях не только общего фосфора, но в особенности органического. С физиологической точки зрения интересны результаты, выявляющие непосредственную зависи-

мость между исследованными изменениями в содержании фосфорных соединений и процессом яровизации озимой пшеницы.

Начальные периоды прорастания семян пшеницы, как показал Малешевский (Maleszewski, 1965), характеризуются заметным активированием энергетических процессов (табл. 108).

Таблица 108

Общая энергия, выделяемая при дыхании, и энергия, рассеиваемая в виде тепла в первые дни прорастания семян пшеницы *Triticum vulgare* VIII.

Дни прорастания	Общая энергия (кал/час) из		Тепло (в кал) из		Количество тепла в общей энергии, %
	100 семян	1 г сухого веса семян	100 семян	1 г сухого веса семян	
Средняя температура 9,8°					
2 н	4,1	20,6	2,2	19,5	45
4 н	4,1	20,4	5,2	19,9	98
4 н	4,4	17,9	8,4	17,0	95
6 н	11,4	10,1	10,7	15,1	94
Средняя температура 19,0°					
2 н	0,1	46,9	5,6	43,1	92
4 н	11,0	46,6	11,3	45,4	97
4 н	17,8	37,0	17,5	36,4	98
6 н	24,0	32,0	23,1	30,8	96

Милешевский с помощью адиабатического микрокалориметра измерил количество энергии, выделяемое в виде тепла на начальных этапах прорастания семян пшеницы. Автор, рассчитавший отношение общей энергии, освобожденной при дыхании, к количеству энергии, освобожденной в виде тепла, показал, что эта величина не зависит ни от возраста семян, ни от температуры.

МЕТАБОЛИЗМ НУКЛЕОТИДОВ, СВЯЗАННЫХ С ПРОЦЕССАМИ ФОСФОРИЛОВАНИЯ

В настоящее время в литературе по окислительному фосфорилированию и связанными с ним процессами обмена имеется достаточно данных, полученных для различных тканей пшеницы. В опытах Данкерта с сотрудниками (Dankert, Stoneley, Recondo, 1964) из зародышей пшеницы был выделен фермент, который катализировал следующую реакцию:

$\text{АДФ} + \text{сахар} + \text{неорганический фосфат} \rightarrow \text{АФД} + \text{сахар} - \text{фосфат}$.

Максимальная активность этого фермента обнаружена при рН 8—9. Равновесие реакции при этом было сдвинуто в сторону образования АДФ. Авторам удалось показать, что фермент специфичен к АДФ-глюкозе (*d* и *l*-формы), но менее специфичен к АДФ-ксилозе и АДФ-β-глюкозе, и что неорганический фосфат включается в крайнее положение нуклеотида. Вместо неорганического фосфата мог быть использован арсенат. Авторы показали, что образование гексофосфата может происходить не только в результате фосфолиза, но и посредством реакции, которая катализируется нуклеозиддифосфатазами.

В корнях пшеницы обнаружена активная полинуклеотидфосфорилаза — фермент, который катализирует полимеризацию рибонуклеозиддифосфатов и обмен P^{32} — АДФ (Kessler, Chen, 1964). Авторы показали, что энзим активен в ядерной, митохондриальной, рибосомальной и растворимой субклеточной фракциях. Энзиматические активности этих фракций различались по их величинам K_m (константа Михаэлиса), рН, температурным зависимостям и стабильности. РНК-аза и ДНК-аза не влияли на образование полиаденозина; 2-хлорэтилтриметиламмонийхлорид и 2,4-дихлорбензилтрибутилфосфониумхлорид стимулировали полимеризацию на 50%. Кесслер и Чен установили, что энзим катализирует синтез гомополимеров и кополимеров аденозин-, гуанозин-, цитидин- и уридинмонофосфатов из соответствующих дифосфатов. Согласно данным Кесслера и Чена, для каждой субклеточной фракции были характерны свои скорости полимеризации.

Из фракции частиц и растворимой фракции, полученной из молодых корней пшеницы, была выделена фосфодиэстераза — фермент, катализирующий процессы образования нуклеотидов (Ibuki, Aoki, Matsushita, 1964). Внутриклеточное распределение этого энзима изучали с использованием РНК, ДНК и *n*-нитрофенилфосфата. Если в качестве субстрата использовали ДНК, то 50—60% активности было найдено в растворимой фракции и 30—40% в микросомальной фракции. Как показали Ибуки, Аоки и Матсushита, при добавлении ионов магния, кальция, кобальта, марганца и никеля активность фермента возрастает. Авторы установили, что благодаря действию фосфодиэстеразы в корнях пшеницы из РНК образовывалось пять нуклеотидов, если в систему добавляли ионы магния.

Изучением нуклеотидного состава прорастающих семян пшеницы занимались Кейс и Корнелиус (Keys, 1963; Keys, Corneliuss, 1965). Кейсу (Keys, 1963) удалось показать, что в процессе прорастания семян пшеницы происходит количественное перераспределение нуклеотидов. В процессе прорастания уровень нуклеотидов в эндосперме оставался низким, в то время как в зародыше содержание нуклеотидов уже через

дня дня прорастания возрастало в 30 раз. После кислотного гидролиза растворимых нуклеотидов семян пшеницы Кейс обнаружил гуанин, аденин и уридилловую кислоту. В последующих экспериментах семена пшеницы проращивали при 25° и определяли содержание свободных нуклеотидов. Содержание нуклеотидов, отнесенное к сухому весу ткани, при прорастании семян увеличивалось, через 48 час достигало максимума, а затем убывало. В начале прорастания семян во фракции растворимых нуклеотидов больше всего содержалось аденина; через 20 час прорастания уридина было больше, чем аденина. По данным Кейса и Корнелиуса в семенах, проращиваемых при 50°, количество растворимых нуклеотидов оказалось значительно ниже, чем в семенах, проращиваемых при 25°. Анализ растворимых нуклеотидов на колонке из Длуужса I показал, что большая часть аденина и уридина во фракции растворимых нуклеотидов входила в состав соответственно 5'-аденозинмонофосфата и уридиндифосфата. Кроме того, во фракции растворимых нуклеотидов были определены небольшие количества НАД и 5'-уридинмонофосфата.

Что касается синтеза обнаруженных в пшенице пуриновых оснований, то Шустером (Shuster, 1963) были получены интересные результаты о включении 4-амино-5-имидазолкарбоксамиди (АИКА) и формата в пурины зародышей пшеницы. Причем автор обнаружил, что 4-амино-5-имидазолкарбоксамид стимулирует включение меченого формата в гуанин, а не в аденин. Азасерин и аминокперин, использованные Шустером для ингибирования включения АИКА в пуриновые основания, не оказывали никакого действия на включение меченого формата как в аденин, так и в гуанин.

Подробное исследование путей биосинтеза пуриновых и пиримидиновых оснований в пшенице было проведено Робертом, Вангом и Уейгудом (Robert, Wang, Waygood, 1965). Авторы показали, что зародыши пшеницы, инкубированные в фосфате, меченном по P^{32} , быстро включали метку во фракцию свободных нуклеотидов. Около 70% метки растворимой фракции не адсорбировалось норитом; по мнению авторов, это, возможно, обусловлено включением P^{32} в фосфорилированные интермедиаы углеводного обмена. Роберт с сотрудниками установили, что АИКА является предшественником пуриновых нуклеотидов в зародышах пшеницы, вероятно, благодаря реакции переноса фосфорибозила до закрытия кольца. Эксперименты с инкубацией P^{32} и немеченой АИКА были предприняты с целью выяснить, синтезируются ли пуриновые нуклеотиды *de novo*, или они могут возникать благодаря переносу фосфорибозила или с помощью фосфорилазы или киназы. Роберт, Ванг, Уейгуд обнаружили, что АИКА не влияет на включение фосфата, меченого по P^{32} , во фракцию, растворимую в хлорной кислоте. По мнению авторов,

АИКА не конкурирует за перенос фосфорибозила и, возможно, не оказывает никакого влияния на киназную реакцию. Фосфорибозилпирофосфат, как было показано, реагирует с оротатом и бензимидазолом и с АИКА в животных тканях. Наряду с быстрым включением P^{32} в нуклеотиды аденина, цитидина, гуанина, инозина и уридина эта реакция свидетельствует также о том, что неорганический фосфат непосредственно включается в нуклеотидную фракцию. Наблюдается равновесие между количеством неорганического фосфата, рибозой и пуриновыми и пиримидиновыми основаниями и их нуклеозидами и нуклеотидами.

В настоящее время установлено, что одним из альтернативных путей синтеза уридиннуклеотидов в пшенице является реакция, где участвуют урацил и уридин. Этот путь включает оротатдекарбоксилазу — фермент, который мало изучен в живых системах.

Известно, что оротат — первый пиримидин, синтезированный в листьях пшеницы после введения в них карбамиласпартата- C^{14} . Работами Капура и Уейгуда (Капоог, Waygood, 1965) показано, что в зародышах пшеницы присутствуют еще два фермента — оротидин-5'-фосфатпирофосфорилаза и дигидрооротатдегидрогеназа, которые связаны с синтезом пиримидиннуклеотидов. Авторы детально изучили свойства пирофосфорилазы и обнаружили, что активность энзима подавлялась высокими концентрациями субстрата. Существенное влияние на активность энзима оказывали ионы меди, марганца и магния. Другой фермент, дигидрооротат-НАД-дегидрогеназа, по ряду свойств, как показали Капур и Уейгуд, отличается от аналогичного энзима дрожжей и *Zymobacterium oroticum*. Авторы установили, что синтез оротидинмонофосфата и уридинмонофосфата из оротата-6- C^{14} и Ф-рибозил-ФФ ингибируется бензимидазолом. По мнению Капура и Уейгуда, бензимидазол конкурирует с оротатом-6- C^{14} за Ф-рибозил-ФФ в реакции, катализируемой бензимидазолнуклеотид — пирофосфатфосфорибозилтрансферазой.

Капур и Уейгуд подробно изучали свойства гидролазы (НАД-нуклеозидазы), обнаруженной во фракции частиц из зародышей пшеницы. Авторы установили, что фермент катализирует реакцию расщепления N-рибозилпиримидиниевой связи НАД.

Ферментные препараты катализировали также реакцию замещения бензимидазола и никотинамидного ядра НАД. Продукты реакции, т. е. бензимидазолнуклеозид и адениннуклеотид, по мнению авторов, образуются благодаря 5'-нуклеотидазной активности на бензимидазоладениндинуклеотиде.

Изучением свойств декарбоксилазы из зародышей пшеницы, связанной с метаболизмом фосфорных эфиров уридина, занимались Кастанера и Хассид (Castanera, Hassid, 1965).

Авторам удалось лишь частично очистить декарбоксилазу уридиндифосфат- α -глюкуроновой кислоты. По данным авторов, для активности фермента не нужны какие-либо кофакторы.

Что касается связи окислительного фосфорилирования с биосинтезом ряда соединений в тканях пшеницы, то подобные данные в литературе отсутствуют. Можно привести лишь результаты, полученные польскими исследователями, включившими участие фосфорилированных соединений в синтезе пиримидиновых оснований в тканях пшеницы (Rybicka, Buchowicz, Reifer, 1966). Двоокись углерода, NH_4 и α -аспарагиновая кислота являются основными субстратами для биосинтеза пиримидинового кольца. В экспериментах *in vitro* авторы установили, что CO_2 включается после предварительного превращения в карбамилфосфат (КФ). Дegrаdация радиоактивного урацила, выделенного из животной ткани, который инкубировался с $\text{NaHC}^{14}\text{O}_3$, свидетельствовала о том, что большей частью метка определялась при втором атоме углерода пиримидинового кольца. В работе с проростками пшеницы была сделана попытка установить, могут ли растения использовать CO_2 в биосинтезе пиримидиновых дериватов. Если же проводили учет продуктов расщепления урацила, то $2/3$ радиоактивности авторы обнаружили в мочевины, и в щавелевой кислоте — нет.

В различных тканях пшеницы обнаружен набор нуклеотидов, способных присоединять богатые энергией фосфатные группировки и могущих поэтому влиять на направление и скорости отдельных процессов дыхания.

СВЯЗЬ ДЫХАНИЯ С ДРУГИМИ ПРОЦЕССАМИ ОБМЕНА

В настоящее время не вызывает сомнения тот факт, что дыхание играет определенную роль в поглощении минеральных питательных веществ корнями пшеницы. Интенсивность поглощения элементов минерального питания заметно падает при недостатке кислорода и возрастает при усилении аэрации корней, питательной среды. Стюард (Steward, 1933) первым подчеркнул стимулирующее влияние аэрации на способность тканей аккумулировать соли.

Согласно литературным данным, ингибиторы различных дыхательных ферментов значительно влияют на поглотительную деятельность корней. Особенно сильное воздействие оказывает моноокись углерода, что показано Лундегордом на корнях пшеницы (Lundegardh, 1955). Известно, что ингибиторы энзимов гликолиза или цикла трикарбоновых кислот в меньшей степени подавляют поглощение кислорода, чем поглощение солей.

Согласно точке зрения Люндегорда, поступление анионов и катионов в ткани корней пшеницы существенно зависит от градиентов окислительно-восстановительных потенциалов, возникающих при транспорте электрона от кислорода окружающей среды через цитохромоксидазу и ряд цитохромов до дегидрогеназ и глюкозы. Известны и другие теории о связи клеточного дыхания с поступлением питательных веществ в ткани корня (Robertson, et al., 1951; Курсанов, 1952; Сабинин, 1955).

Уровень снабжения растений питательными веществами, состав питательной смеси и другие факторы оказывают заметное влияние на многие стороны дыхательного процесса. В опытах с проростками пшеницы (Туркова, 1950) было установлено, что недостаток калия в питательной среде вызывал стимуляцию дыхания, а после внесения калия интенсивность дыхания и дыхательный коэффициент существенно снижались.

Значительная интенсивность дыхания обнаружена в тканях, отличающихся быстрым синтезом и интенсивным ростом. Для синтетических процессов, относящихся к росту, таких как синтез амидов, пептидов, полисахаридов и жира, необходимы макроэргические соединения, образующиеся при окислении дыхательных субстратов. Для реакций, относящихся к росту, например, для восстановительного аминирования α -кетокислот, синтеза жира, восстановления NO_3 и SO_4 требуются восстановленные пиридиннуклеотиды. Важно то, что клетки, способные обнаружить положительную реакцию роста клетки на добавление индолилуксусной кислоты, обнаруживают и повышенную интенсивность дыхания (Beevers, 1961). Каков механизм стимулирующего влияния ИУК на дыхание, до сих пор не ясно. Возникает вопрос, ограничивается ли действие ИУК только ускорением оборота АТФ в клетке. Установлено, что отношение АТФ/АДФ значительно возрастает в первые 30 мин действия ИУК. Маррэ и Форти показали, что при определенных условиях в некоторых тканях возрастание дыхания в ответ на ДНФ происходит только при добавлении индолилуксусной кислоты. Однако эта проблема остается до сих пор не решенной.

Из листьев пшеницы выделен частично очищенный энзим, который окислял индолилуксусную кислоту в присутствии ионов марганца и моногидроксифенола или резорцина. В процессе поглощения кислорода наблюдается индукционный период, затем следует быстрое поглощение кислорода (1 М O_2 на 1 М ИУК), а при выделении кислорода лаг-период не наблюдается (Waygood, Oaks, MacLachan, 1956).

В опытах польских исследователей (Michniewicz, Stanislawski, 1962) изучалось влияние 0,001%-ной ИУК и 0,005%-ной гибберелловой кислоты на активность каталазы

и двух разновидностях озимой пшеницы в период прорастания и раннего роста. Авторы показали, что изменения каталитической активности под влиянием ростактивирующих веществ не зависели от возраста растений. В опытах Элиассона по изучению связи между скоростью роста корней пшеницы и градиентом дыхания установлено соотношение между увеличением длины отрезка корней, сырым и сухим весом и содержанием в них азота (Eliasson, 1955). Автор обнаружил, что интенсивность дыхания не зависит от добавленных ростовых веществ, но продолжительность периода интенсивного дыхания тесно связана с ростом. Аналогичные опыты проводили Пиле и Дюбуше (Pilet, Dubouchet, 1961) на отрезках coleoptiles пшеницы. Авторы определяли активность оксидазы индолуксусной кислоты и установили, что активность фермента различается по зонам coleoptила и не зависит от возраста ткани. Пиле и Дюбуше обнаружили слабую активность оксиданса ИУК в интенсивно растущих сегментах. В тех участках coleoptила, где энзиматическая деградация β -ИУК значительно выражена, процент прироста ниже.

Различные зоны корня дышат с различной интенсивностью: зона растяжения поглощает больше O_2 , чем меристематическая ткань. Элиассон и Матиссен (Eliasson, Mathiesen, 1956) изучали ответную реакцию различных частей корня пшеницы на действие ингибиторов дыхания. Как было показано, окислительная способность ткани зависит от концентрации АТФ, содержащейся в ткани. Авторы установили, что концентрация ДНФ $5 \cdot 10^{-5}$ М стимулировала дыхание, а $2 \cdot 10^{-4}$ М -- подавляла. И эффект стимуляции, и эффект ингибирования дыхания динитрофенолом могут быть объяснены снижением концентрации АТФ. Элиассон и Матиссен предполагают, что действие ДНФ не распространяется на структуру митохондрий. В результате обработки тканей динитрофенолом наблюдалось изменение проницаемости клеточных мембран, увеличение скорости выделения ряда веществ из клетки. Поэтому авторы делают вывод, что ингибирующее действие ДНФ обусловлено его влиянием на структурную организацию клетки. Очевидно, это нельзя считать основным действием ДНФ. Разрушение структуры, по мнению Элиассона и Матиссена, может рассматриваться как вторичное воздействие, обусловленное низкой концентрацией АТФ. Согласно результатам, полученным Элиассоном и Матиссеном, соотношение между синтезируемой и разрушаемой АТФ в растущих тканях ранее становится отрицательным, чем в зрелых; молодые ткани сильнее подвержены ингибирующему действию 2,4-ДНФ и менее стимулирующему действию.

Условия роста, как показал Линдблад (Lindblad, 1959), оказывали значительное влияние на содержание рибонуклеиновой кислоты и количество митохондрий в корнях пшеницы.

Наибольшие концентрации кальция способствовали увеличению митохондриальной фракции, в то время как регуляторы роста не влияли на образование митохондрий. Содержание РНК не зависело от кальция и ростовых веществ. Наблюдались различия в растворимости РНК при выращивании растений на питательной среде и дистиллированной воде.

Наряду с общими закономерностями, характерными для дыхания большинства растительных организмов, дыхательные процессы тканей и органов пшеницы отличаются рядом особенностей. Прежде всего пшеница выделяется довольно высоким уровнем дыхания с характерным дыхательным коэффициентом, равным единице. На интенсивность дыхания существенное воздействие оказывают такие факторы, как условия внешней среды, содержание воды в клетках, количество и качество органических соединений, могущих служить субстратами дыхания, и другие. Способность дыхательных систем пшеницы реагировать на все эти воздействия — результат ярко выраженной лабильности организма пшеницы. Это свойство, в свою очередь, обусловлено качественными особенностями тех ферментных систем, которые функционируют на отдельных участках дыхательной цепи.

В тканях пшеницы обнаружена многочисленная группа ферментов, среди которых преобладают медь- и железосодержащие протеиды. Благодаря исследованиям как отечественных, так и зарубежных ученых, пролит свет на функционирование в тканях пшеницы полифенолоксидазы. Известно, в частности, что энзим обнаруживается не при всех условиях (в особенности температурных) и в отношении лишь отдельных субстратов.

Субстратная специфичность полифенолоксидазы является одной из отличительных особенностей дыхательного обмена пшеницы, она характерна не только для различных органов и тканей, но проявляется и на различных стадиях развития растений. Определенный интерес представляют литературные и наши данные о способности гомогенатов из листьев пшеницы окислять один из распространенных полифенолов — флороглюцин. Известно, что такой способностью обладают как полифенолоксидаза, так и пероксидаза, и не только в тканях пшеницы, но и в других растениях. К настоящему времени, благодаря работам Б. А. Рубина и Т. М. Ивановой, известен ряд кофакторов, необходимых для функционирования пероксидазы в качестве оксидазы. Пероксидаза пшеницы обнаруживает значительную активность, если субстратом ее действия является перекись водорода. Что касается другого фермента, специфичного к этому субстрату, — каталазы, то в литературе имеются немногочисленные данные по этому вопросу. Высокая активность фермента наблюдается как в экстрактах из эндосперма, так и в гомоге-

натах из листьев пшеницы, причем изменение активности каталазы в последних тесно связано не только с возрастом растений, но и с некоторыми факторами наследственности.

Одним из основных железосодержащих ферментов, обнаруженных в тканях пшеницы, является цитохромоксидаза. При исследовании пшеницы не всегда подтверждается общепринятая точка зрения о том, что этот фермент наиболее активен лишь в эмбриональных тканях и на ранних стадиях развития растений. Например, в опытах Н. М. Сисакяна инактивирование цитохромоксидазы в 5-дневных проростках мягкой и твердой пшеницы оказалось временным, а в более взрослых растениях пшеницы фермент обладал очень высокой активностью. Цитохромоксидазная система пшеницы, как теперь известно, отличается различной активностью не только в процессе онтогенетического развития, но и в зависимости от условий выращивания. То, что в тканях пшеницы обнаружены несколько цитохромов, включающих *a*, *b*, *c*₁, *c*₃ и другие, наглядно свидетельствует о том, что цитохромоксидазной системе пшеницы принадлежит ведущая роль в заключительных реакциях биологического окисления. Не исключена возможность, что и другие ферменты, такие, как полифенолоксидаза, аскорбатоксидаза, оксидаза гликолевой кислоты, активны в тканях пшеницы, также выполняют роль терминальных оксидаз. Здесь следует еще раз отметить, что замена одной ферментной системы другой, наглядно продемонстрированной в исследованиях В. А. Рубина, Н. М. Сисакяна, особенно характерна для пшеницы. При этом подобная закономерность касается не только завершающих этапов дыхания, но и начальных путей распада глюкозы, а также аэробной фазы дыхания — цикла Кребса. Как с помощью ингибиторов и обратительного действия, так и при использовании глюкозы, меченой в I и 6-м положении, было показано, что доля участия гликолиза или пентозофосфатного пути в общем дыхательном процессе пшеницы определяется не только специфической научными видами, но и развитием растений.

Для тканей пшеницы, как правило, характерно преобладание гликолитического пути дыхания, но на последних этапах онтогенеза, когда наблюдаются глубокие сдвиги в углеводном обмене, активность пентозофосфатного цикла дыхания возрастает. Среди ферментов, участвующих в гликолитическом распаде глюкозы, наибольшей активностью в тканях пшеницы обладают альдолаза и триозофосфатдегидрогеназа, т. е. основные катализаторы процессов обмена 3С-интермедиев. Хотя известно около 9 различных реакций дальнейшего превращения конечных продуктов гликолиза и апотомического пути дыхания, в тканях пшеницы обнаружены только две — декарбоксилирования и переаминирования.

Дыхание пшеницы, как следует из литературных и наших

данных, чувствительно к малоновой кислоте — ингибитору сукцинатдегидрогеназы. А это свидетельствует о том, что, как правило, в тканях пшеницы пути дальнейшего превращения пировиноградной кислоты связаны с функционированием цикла Кребса. Это наглядно подтверждается результатами опытов, в которых были обнаружены значительные количества органических кислот, участвующих в цикле Кребса; подобная картина наблюдается в различных органах пшеницы. Определенный интерес представляет тот факт, что в колеоптилях пшеницы локализовано значительное количество органических кислот, в частности глиоксиловой. Вполне возможно, что на этой стадии развития происходит глубокая качественная перестройка в цикле Кребса и активируются какие-то другие пути превращения органических кислот.

Что касается процессов синтеза АТФ, сопряженного с окислением субстратов дыхания, то в отношении пшеницы вопрос остается открытым. Например, обнаружено большинство соединений, содержащих фосфор, но имеется мало данных об изменении их количества как под воздействием факторов внешней среды, так и в связи с физиологическим состоянием отдельных органов и тканей пшеницы. К настоящему времени в тканях пшеницы достаточно изучены пути превращения многих веществ, в частности нуклеотидов, связанных с процессами фосфорилирования.

Открыты не только ферменты, катализирующие отдельные реакции этого обмена, но и показана их локализация в клетке, описаны их свойства. Расшифрованы механизмы синтеза пуриновых и пиримидиновых оснований в тканях пшеницы — основных соединений, из которых строятся нуклеотиды. Как и в других растительных организмах, фосфорилированные соединения, присутствующие в тканях пшеницы, выполняют определенную роль в регулировании отдельных дыхательных процессов. Среди таких соединений, кроме АДФ и АТФ, в тканях пшеницы обнаружены уридинмонофосфат, уридинтрифосфат, гуанозинмонофосфат, цитидинмонофосфат, которые влияют на направление и скорость дыхания.

Для дыхания пшеницы, как и большинства растений, характерна определенная связь с процессами поглощения и превращения элементов минерального питания, с отдельными этапами роста органов и тканей. Намечается, например, определенная зависимость между синтезом нуклеиновых кислот и количеством структурных элементов клеток, в которых совершаются основные процессы дыхания. Все вышеизложенное о биохимии и физиологии дыхания пшеницы позволяет до известной степени судить о том, насколько характерны для дыхания пшеницы общие закономерности, установленные при исследовании дыхания других представителей растительного царства и какими особенностями оно отличается.

- Бардинская М. С., Шуберт Г. А. Биохимия, 1962, 27, 1. Березиницкая Н. И. Научн. зап. Укр. ин-т соц. земледелия, 1940, 1, 2. Березиницкая Н. И. Тр. Харьковск. с.-х. ин-та им. В. В. Докучаева, 1959, 19 (56). Веннесланд Б. Тр. V Международн. биохим. конгр. 1959, симпозиум. М., Изд-во АН СССР, 1961. Гайцхоки В. С. Биохимия, 1962, 27. Гельман Н. С. Усп. соврем. биол., 1950, 29, 3; В сб. «Биохимия зерна», 1. М., Изд-во АН СССР, 1951. Евтушенко Г. А. В сб. «Материалы 1-го координационного совещания микологов республик Средней Азии и Казахстана». Фрунзе, 1960. Иванова Т. М., Рубин Б. А. ДАН СССР, 1963, 150, 2. Кретович В. Л. Биохимия, 1942, 7, 5—6. Курсанов А. Л. Бот. журн., 1952, 37, 5. Меркис А. И., Прилугаускайте Л. Л. Тр. АН Литовск. ССР, сер. В, 1963, 1. Михлин Д. М., Мутузкин А. А. ДАН СССР, 1959, 125, 4. Пантелеев А. Н., Жуков Л. В. Тр. V Международн. биохим. конгр., реферат. секцион. сообщ. 2. М., Изд-во АН СССР, 1961. Петроченко Е. И., Колесников П. А. Биохимия, 1961, 26, 4. Пономарева А. Н. ДАН СССР, 1958, 121, 3. Попов В. Р. Биохимия, 1960, 25, 2. Попова Н. Б. Канд. дисс. МГУ, 1966; Вестн. с.-х. науки, 4. Попова Н. Б., Рубин Б. А. Докл. ВАСХНИЛ, 1966, 3. Поттер Р., Нимейер Г., В сб. «Регуляция клеточного обмена». М., ИЛ, 1962. Рубин Б. А., Иванова Т. М. Биохимия, 1960, 25, 3. Рубин Б. А., Ладыгина М. Е. Биохимия, 1956, 21, 3. Рубин Б. А., Озерецковская О. Л. Усп. соврем. биол., 1959, 37, 1. Рубин Б. А., Попова Н. Б. Тезисы докл. на 20 отчетной факультетской конф. Изд-во МГУ, 1965; Вестн. с.-х. науки, 1965, 3. Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. М., Изд-во АН СССР, 1955. Сивевц Ф. Тр. V Международн. биохим. конгр., 2 симпозиум. М., Изд-во АН СССР, 1961. Сисакин Н. М., Васильева И. А. Биохимия, 1954, 19, 6. Соколова В. Е., Савельева О. И. ДАН СССР, 1956, 111, 1. Туркова Н. С. В сб. «Памяти Д. И. Приимининой». М., Изд-во АН СССР, 1950. Чжан Чжэньцин, Си Шуфэн, Чжао Сяньдуинь. Acta Phys. Sin., 1966, 3, 1. 1966, 3, 1. Чиррин В. В., Алешин Е. П. Физиология растений, 1965, 12, 4. Arplegate H., Adams D., Carrier R. Amer. J. Bot., 1960, 47. Blaauw A., Towers G. H. N. Can. J. Bloch., 1964, 42, 2, 4. Beloff-Charl A., Paschall E. Ann. Rev. Biochem., 1960, 29. Bentley L. E. Nature, 1962, 170. Bidwell R. G. S. Can. J. Bot., 1963, 41, 12. Bilinski E. Connell W. B. Can. J. Bloch. Physiol., 1958, 36. Bonner W. D., Thimann K. V. Amer. J. Bot., 1950, 37. Carter J. E., Pace J. Nature, 1964, 201, 4918. Castanera E. G., Hassid W. Z. Bioch. Bioph. Acta, 1965, 110. Cheng J., Linko P., Milmer M. Physiol. Plant., 1960, 35. Clum H. H., Nason A. Physiol. Plant., 1958, 33, 5. Coic J., Levallet C., Le Roux F. C. R. Acad. Sci., 1961, 252, 25. Mc Connell W. B., Nath R., Spencer J. F. T. Can. J. Bioch., 1960, 38, 1. Dankert M., Goncalves R. Y., Recondo E. Bioch. Bioph. Acta, 1964, 41, 1. Devay M. Acta Agron. Acad. Sci. Hung., 1965, 14, 1—2. Eliasson L. Physiol. Plant., 1955, 8, 2. Eliasson L., Mathiesen D. Physiol. Plant., 1956, 9, 2. Farkaš G. L. Tagungsberichte (Deutsche Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin), 1961, 33. Farkaš G., Kényi Z., Növénytermeles, 1957, 6, 2. Farkaš G., Kiraly Z., Solyom F. Proc. 9th Internat. Bot. Congr. Montreal, 1959, II, III. Fritz G., Beevers H. Plant. Physiol., 1955, 30, 4. Giacanelli E. Ann. Sperim. Agr., 1951, 5, 3. Goddard D. R. Amer. J. Bot., 1944, 31, 270. Hackett D. P. Ann. Rev. Plant Physiol., 1959, 10; Handbuch der Pflanzenphysiologie, 1960, 12/2. Hagen O. E., Jones V. V. Bot. Gaz., 1952, 114, 1. Hasse K. Handbuch der Pflanzenphysiologie, 1960, 12/1. Heitefuss R., Fuch W. H. Naturwissenschaften, 1961, 48, 505; Phyt. Z., 1963, 46, 174. Humphreys T. E. Plant. Physiol., 1955, 30, 1. James W. O. Biol. Revs., 1953, 28, 1; Advancement Sci., 1954, 11, 43; Adv. Enzymology and related.

subjects of biochemistry, 1957, 18. Jennings A. C., Morton R. R. *Austr. J. Biol. Sci.*, 1963, 16, 2. Jbukic F., Aoki A., Matsushita S. *Agr. Biol. Chem.*, 1964, 28, 3. Irvine G. W., Bushuk W., Anderson J. H. *Cereal Chem.*, 1954, 31, 3. Kapoor M., Waygood E. R. *Can. J. Bioch.*, 1965, 43, 2. Kaue R. *Can. J. Bot.*, 1966, 44, 5. Kessler B., Chen D. *Bioch. Bioph. Acta*, 1964, 80, 4. Keys A. J. *J. Exptl. Bot.* 1963, 14, 40. Keys A. J., Cornelius M. J. *J. Exptl. Bot.*, 1965, 16, 47. Kiraly Z. *Phytopathol. Z.*, 1959, 35, 23. Koch R. B., Geddes W. F. Smith F. *Cereal Chem.*, 1951, 28, 424. Kristew K. *Phytopathol. Z.*, 1961, 42, 3. Krotkov G. *Plant. Physiol.*, 1939, 14, 3. Krupka R. M., Towers G. H. *Can. J. Bot.*, 1958, 36, 1. Lanzani G. A., Galante E. *Arch. Biochem. Biophys.*, 1964, 106, 1-3. Lindblad K. L. *Physiol. Plant.*, 1959, 12, 2. Link G. K., Klein R. M., Barron E. S. *J. Exptl. Bot.*, 1952, 3, 216. Lundegårdh H. *Physiol. Plant.*, 1955, 8; *Biochem. Biophys. Acta*, 1958, 27, 2; *Nature*, 1958, 181, 4601. Lustinec J., Pokorna V., Ruzicka J. *Biol. Plant.*, 1962, 4, 126. Lynen F. *Feder. Proc.*, 1961, 20, 941. Machlis L. *Amer. J. Bot.*, 1944, 31, 183. Maleszewski S. *J. Biol. Plant.*, 1965, 7(1). Margeric C. G. C. R. *Acad. Sci.*, 1960, 251, 25. Markowski A., Madej M. *Roczn. nauk roln.*, 1962, 35, 3. Marre E. *Ann. Rev. of Plant. Physiol.*, 1961, 12. Marre E., Forti G. *Physiol. Plant.*, 1958, 11. Massart L., Dufait R. *Z. Phys. Chem.*, 1942, 272, 157. Michniewicz M., Rowicka K. *Acta Agrobot.*, 1961, 10, 2. Michniewicz M., Stanislawski J. *Acta Agrobot.*, 1962, 11, 1. Michailovic M. L., Antic M., Hadzijew D. *Plant Soil.*, 1965, 25, 1. Millerd A. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, 1960, 12/1. Nandi D. L., Waygood E. R., *Can. J. Bioch.*, 1965, 43, 10. Pilet P. E., Dubouchet A. *C. R. Acad. Sci.*, 1961, 253, 17. Quastel J. H., Wheatley A. H. *Bioch. J.* 1931, 25, 117. Rijven A. H. *Austral. J. Biol. Sci.*, 1964, 17, 2. Robern H., Wang D., Waygood E. *Can. J. Bioch.*, 1965, 43, 2. King J., Wang D., Waygood S. R. *Can. J. Bioch.*, 1965, 43, 2. Roberts D. W. A. *J. Biol. Chem.*, 1957, 226, 2. Robertson R. W., Wilkins M. J., Weeks D. C. *Austral. J. Sci. Res.*, 1951, 4, 248. Ross C., Wiebe H., Miller G. *Plant. Physiol.*, 1962, 37, 305. Runeckles V. C. *Can. J. Bot.*, 1958, 36, 5. Rybicka H., Buchowicz J., Reifer J. *Bull. Acad. Polon. Sci.*, 1966, 14, 2. Samborski D., Shaw M. *Can. J. Bot.*, 1956, 34, 601. Schleyer H. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, 1960, 12/1. Shannon Z. M., Young R. H., Dudley C. *Nature*, 1959, 183, 683. Shuster Z. J. *Biol. Chem.*, 1963, 238, 10. Slater E. C., Bonner W. D. *Biochem. J.*, 1952, 52, 185. Stanislawski J. *Acta Agrobot.*, 1963, 13, 5. Stern H., Johnston F. B. *Plant. Physiol.*, 1957, 32, 5. Steward F. *Protoplasma*, 1933, 18. Stumpf P. K. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 1953, 3, 17. Thomas M. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, 1960, 12/2. Vellis J. de, Shannon L. M., Lew J. Y., *Plant. Physiol.*, 1963, 6, Wang D., Waygood E. R. *Plant. Physiol.*, 1962, 37, 6. Waygood E. R. *Can. J. of Res.*, 1950, 28, 1. Waygood E. R., Oaks A., MacLachan C. A. *Can. J. Bot.*, 1956, 34, 54. Weinberger P., Godin C. *Can. J. Bot.*, 1964, 42, 3. Young R. H., Shannon L. M. *Plant. Physiol.*, 1959, 34, 149. Zelitch J. J. *Biol. Chem.*, 1955, 216, 553.

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФИЗИОЛОГИИ УСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ

Пшеница издавна возделывается на всех широтах земного шара: в Средней Европе и Северной Америке, в самых холодных районах северного полушария (в Западной Сибири и Якутии) и в самых жарких странах субтропического и тропического пояса (в Индии, Африке, Австралии, Южной Америке).

Пшеницу высевают как яровую культуру ранней весной и как озимую — начиная с ранней осени и до середины зимы. Пшеница занимает в большинстве стран наиболее плодородные почвы, однако ее посевы можно встретить и на легких песчаных почвах, и на тяжелых, в разной степени засоленных землях.

Широкое распространение пшеницы в районах с неблагоприятными экологическими условиями в зимний, весенний и летний периоды уже давно заставило сосредоточить внимание на выведении сортов, устойчивых как к морозам, так и к засухе, разрабатывать агромероприятия, направленные на смягчение действия неблагоприятных условий произрастания пшеницы и защиту посевов от зимних и весенне-летних повреждений.

Разработка комплекса мероприятий по защите растений, так же как и селекция высокопродуктивных сортов пшеницы, сочетающих урожайность с зимостойкостью или засухоустойчивостью, требовала детального и всестороннего изучения физиологии устойчивости растений.

Пшеница во всех странах долгие годы служит объектом этих исследований. Более 7000 опубликованных работ посвящены вопросам зимостойкости озимой пшеницы. Широко и всесторонне изучены также вопросы засухоустойчивости. Несколько меньше работ имеется по жаростойкости и солеустойчивости пшениц.

Устойчивость пшеницы к различным неблагоприятным условиям среды активно исследуется физиологами (Максимов, 1913, 1952; Салтыковский, 1929, 1934, 1940; Рихтер, 1927; Рихтер, Гречушникова, 1932; Туманов, 1940, 1951; Туманов, Трунова 1963; Васильев, 1931, 1953; Куперман, 1935, 1950, 1957, 1958, 1959; Сергеев, Лебедев, 1935; Генкель, 1946, 1954, 1956, 1967; Сегета, 1960; Самыгин, 1967, 1968; Трунова, 1968; Рыбакова, 1968; Проценко, 1968; Федоров, 1968), растениеводами и селекционерами (Мосолов, 1938; Кукса, 1939; Авдонин, 1956, 1960; Лукьяненко, 1962; Власюк, Проценко, Гурилева, 1959; Власюк, 1968; Федорова, 1959; Савельев, 1954; Michiñ, 1964), а также агрометеорологами (Давид, 1965; Кабанов, 1935; Личикаки, 1958, 1959, 1962, 1968; Моисейчик, 1963, 1967; Уланова, 1967; Шульгин, 1967; Яковлев, 1966).

Разностороннее исследование причин гибели озимых, наблюдения за состоянием растений, в разной степени поврежденных низкими температурами зимой или высокими температурами летом, в условиях дефицита влаги в почве и в воздухе, а также на засоленных почвах позволило П. А. Генкелю развить общую теорию устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды (Физиология сельскохозяйственных растений, т. 3, 1967).

Согласно теории П. А. Генкеля, мороз, засуха и засоление почвы, влияя на растительные организмы, вызывают в них разнообразные ответные защитно-приспособительные реакции. Ответные реакции растительных клеток и растений в целом основываются на одном из важнейших физиолого-биохимических свойств, присущих живой материи, — на раздражимости протоплазмы. Эти реакции — результат изменений, происходящих в обмене веществ в клетках организма, а также существенных перестроек субмикроскопической структуры протопласта.

В зависимости от характера и степени воздействия факторов одни из этих реакций определяют нормальный жизненный цикл организма, как, например, продолжительность стадии яровизации, первой фазы закалки озимых, длительность зимнего покоя растений и семян; другие реакции являются временными, защитно-приспособительными, возникающими лишь во время действия неблагоприятных факторов среды (вторая фаза закалки озимых растений, обезвоживание протопласта).

Как отмечает П. А. Генкель (1967), характер ответных реакций в значительной мере определяется интенсивностью действующего фактора. Согласно представлениям Д. Н. Насонова и В. Я. Александрова (1940), реакции клеток на воздействие неблагоприятных факторов имеют неспецифический характер и выражаются в том, что в протоплазме в определенной последовательности проходят следующие процессы:

1) уменьшается степень дисперсности протоплазмы; 2) повышается ее проницаемость; 3) происходит денатурация белков протоплазмы и 4) наступает коагуляция протоплазмы.

Исследования П. А. Генкеля и его школы показали, что хотя всякое сильное раздражение и вызывает наиболее общие ответные реакции организма, описанные Д. Н. Насоновым и В. Л. Александровым (1940), однако процессы, идущие в растениях под влиянием неблагоприятных условий среды, значительно более многогранны и сложны. Они имеют строго определенный характер; специфика их определяется особенностями действия того или иного фактора и состоянием растительного организма как в предшествующий период, так и в момент действия данного фактора или комплекса факторов среды. Так, известно, что если растения пшеницы подвергнуть действию пониженных температур, то можно вызвать специфическую ответную реакцию — изменение направления процесса дыхания и обмена в сторону гидролиза олигосахаров и дисахаров; проходит процесс закалки, повышающий устойчивость растений. Но если переход от положительных к очень низким температурам будет резким, то возможны не только сильные повреждения, но и гибель растений.

Примерами специфичности реакций растений на действие низких температур могут служить различия в морозоустойчивости закаленных и не прошедших закалку растений озимой пшеницы (Туманов, 1940), а также резкое снижение зимостойкости растений озимой пшеницы после перехода к IV этапу органогенеза. В опытах 1931—1932 гг. с озимой пшеницей было показано, что даже кратковременное досвечивание и удлинение фотопериода осенью приводило к гибели яровизированные растения, тогда как у растений из неяровизированных семян действие света значительно повышало устойчивость растений (Куперман, 1935, 1936, 1950). Убедительные примеры специфичности ответных реакций организмов в зависимости от их состояния на действие неблагоприятной температуры получены в опытах Н. А. Сатаровой и Г. И. Улыбиной (Генкель, 1967). Авторы исследовали действие температуры на срезы луковиц тюльпанов, проходивших состояние покоя при разной температуре. При воздействии высокой температуры ($+48$, $+49^\circ$) в течение 10 мин, на срезы луковиц, которые находились в покое при $+25^\circ$, сохранилось 71,8% живых клеток, а у луковиц, проходивших покой при $+5^\circ$, — всего 32,1%. При воздействии пониженными температурами все луковицы, бывшие в покое при 25° , уже при $-4,5^\circ$ погибали; из луковиц, хранившихся при $+5^\circ$, выжило более 50%.

Исследования устойчивости растений по отношению к действию различных факторов показали, что даже такие, на первый взгляд неспецифические ответные реакции растений, как изменение вязкости протоплазмы, также, в конечном

счете, зависят от того, какие факторы воздействуют на клетку. Как показывают исследования П. А. Генкеля и К. А. Бадановой (1956), под влиянием катионов происходят изменения так называемой гидрофильной вязкости протоплазмы, в частности, под влиянием ионов кальция у растений повышается степень гидратации коллоидов протоплазмы, увеличивается ее вязкость, а также температурный порог коагуляции белков. При действии анионов органических кислот на растение уменьшается степень гидрофильности протоплазмы, увеличивается вязкость и снижается температурный порог коагуляции белков протоплазмы. П. А. Генкель (1967) предполагает, что анионы органических кислот влияют на боковые цепи белковых молекул, снижают их заряд и степень гидратации. Такие изменения вязкости протоплазмы Д. А. Сабинин (1955) относит к структурным.

Гидрофильная вязкость протоплазмы связана с увеличением степени гидратации коллоидных мицелл и их числа. Поэтому с изменением гидрофильной вязкости увеличивается устойчивость растений к повышенным температурам.

Структурная вязкость зависит от изменения субмикроскопической структуры протоплазмы. Изменения структурной вязкости могут происходить под влиянием ультразвука, электрического тока, ультрафиолетового облучения, высоких температур, при встряхивании растений. При высокой степени общности этих ответных реакций протоплазмы наблюдаются специфические проявления их, например, сдвиг вязкости протоплазмы в одном и том же направлении (Генкель, 1967; Беликов, Кириллова, 1959; Баданова, 1957), вызванный различными воздействиями, приводит уже с самого начала к изменениям состояния коллоидов (их гидрофильности) и к существенным различиям в устойчивости к высоким температурам и интенсивности обмена. Поэтому необходимость исследования специфических реакций пшеницы наряду с изучением общих закономерностей реакций растительных организмов на неблагоприятные условия среды продолжает быть актуальной.

Ответные реакции на действие различных факторов носят в большинстве случаев защитно-приспособительный характер. Об этом свидетельствуют также исследования Б. П. Строгонова (1958), показавшие различие путей приспособления растений на почвах с преобладанием хлоридов, сульфатов и других солей.

Исследования специфических защитно-приспособительных реакций, возникающих под влиянием измененных условий существования, открывают широкие возможности изменения качества и свойств растений и повышения их холодостойкости, засухоустойчивости, солестойкости.

Эти перспективы управления устойчивостью растений сти-

мулируют необходимость изучения не только наиболее общих закономерностей устойчивости растительных организмов, но и специфики устойчивости растений разных видов и даже сортов.

ЗИМОСТОЙКОСТЬ ПШЕНИЦЫ

Более половины всех посевов пшеницы в умеренных широтах выращивают в озимой культуре. Озимая пшеница в период зимовки почти ежегодно подвергается действию комплекса неблагоприятных факторов (рис. 83).

Длительное выращивание озимых растений привело к развитию многих адаптаций к сезонному ритму, а также к выработке своеобразных физиолого-биохимических приспособлений, обуславливающих зимостойкость растений пшеницы, т. е. способность переносить неблагоприятные условия зимовки без существенных повреждений.

Зимостойкость пшеницы представляет собой очень сложное явление. Наряду с устойчивостью к низким отрицательным температурам, морозостойкостью, оно включает также устойчивость растений к неблагоприятным условиям существования растений под избыточным снеговым покровом, так называемую снегостойкость, или устойчивость к выпреванию; устойчивость к вымоканию, т. е. длительному пребыванию при переувлажнении поверхностных слоев почвы, устойчивость к выпиранию, к оголению ула кущения и разрывам корневой системы, к действию различных типов ледяной корки, к зимнему иссушению надземных органов и другим неблагоприятным факторам, действующим в осенне-зимне-весенний период.

МОРОЗОСТОЙКОСТЬ ПШЕНИЦЫ

Из сложного комплекса явлений зимостойкости наибольшее внимание физиологи уделяли изучению морозоустойчивости растений (Максимов, 1913, 1952; Корнилов, 1929; Туманов, 1940; Сакс, Бородина, 1934; Мосолов, 1938; Куперман, 1950; Васильев, 1953; Власюк, Проценко, 1959; Федорова, 1959; Яковлев, 1966; Шульгин, 1967).

П. А. Генкель (1967) обстоятельно излагает историю вопроса и современные задачи исследования морозостойкости растений. Поэтому, отсылая интересующихся состоянием проблемы морозоустойчивости к этой работе, мы сосредоточим внимание преимущественно на освещении вопросов физиологии зимостойкости пшеницы, методах определения морозоустойчивости и способах повышения устойчивости пшеницы к неблагоприятным условиям перезимовки.

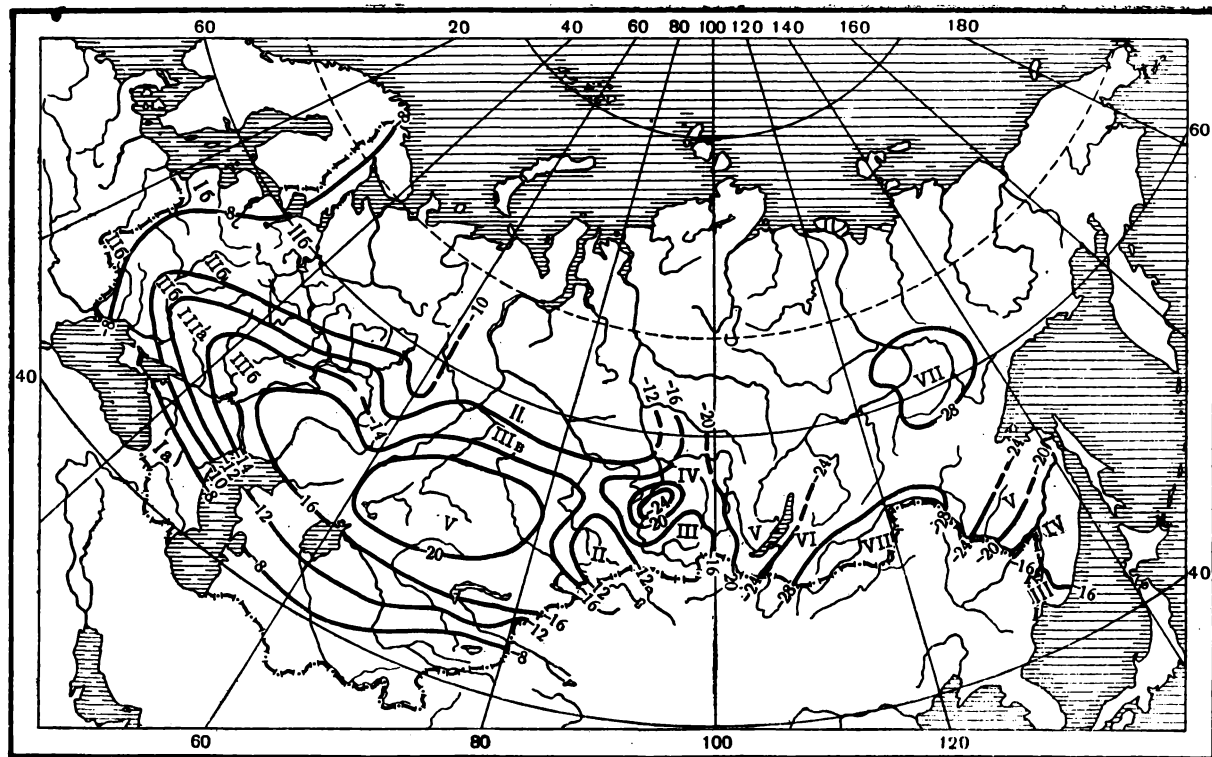


Рис. 83. Схематическая карта агроклиматических районов по условиям перезимовки озимых культур на территории СССР (по Шульгину А., 1967)
 I, Ia, Ib — отличные условия; II, IIa, IIб, IIв — хорошие; III, IIIa, IIIб, IIIв — удовлетворительные; IV — ниже удовлетворительных; V—VII — плохие; изолинии ограничивают агроклиматические районы; римские цифры у изолиний — средний абсолютный минимум температуры почвы на глубине залегания узла кущения озимых культур

Н. А. Максимовым (1913) было показано, что основной причиной повреждений и гибели растений от низких температур являются механические повреждения клеток кристаллами льда. Чем больше льда образуется в межклетниках, тем сильнее повреждения растений. Образование льда и гибель клеток и тканей листьев и узлов кущения озимой пшеницы отмечали О. Окерман (1927), И. И. Туманов, (1940), Т. С. Сулакадзе (1945).

Одновременно Н. А. Максимов (1913) установил, что в растениях существуют защитные химические вещества, уменьшающие губительное действие льда. Таким защитным действием обладают растворы сахаров и некоторых солей, снижающих температуру замерзания растворов в клетках и тканях растений. Химическая теория защитного действия сахаров и их роли в повышении морозостойкости пшеницы была подтверждена исследованиями А. А. Рихтера (1927), В. И. Топаринского (1928), О. Окермана (1927), И. И. Туманова (1940), Ф. М. Куперман (1935).

Н. А. Максимов (1913) показал, что для защиты растений от гибели, важно, чтобы при обезвоживании клеток была достаточно высокая эвтектическая точка плазмолитика и чтобы это вещество не приводило к коагуляции коллоидальных веществ протоплазмы. Как установлено исследованиями Д. Ф. Проценко (1968), П. И. Колоса (1968), М. И. Рыбаковой (1968), морозостойкость в значительной степени обусловлена активностью и направленностью ферментативных процессов, регулирующих не только углеводный, но и азотный обмен. Выяснилось, что не только сахара, но и нуклеотиды, так же как и некоторые аминокислоты, определяют разную степень морозостойкости пшеницы.

В последующем работами И. И. Туманова (1940, 1951) была углублена и развита теория морозостойкости Н. А. Максимова и вскрыты явления закаливания растений.

Физиологи и растениеводы неоднократно отмечали явления различной устойчивости одних и тех же видов и сортов растений в зависимости от того, в какой период осени, зимы или весны действуют низкие температуры. Растения пшеницы, способные зимой выдерживать без повреждений температуры до -18 , -20° , весной погибают при температуре -8 , -10° , а летом при -2 , -3° . Известно также, что растения пшеницы в одни годы не повреждались зимой при температуре -20 , -21° , а в другие годы погибали при -14 , -16° . Таких фактов известно очень много, они свидетельствуют о том, что хотя морозостойкость и является определенным свойством, присущим тому или иному виду или сорту пшеницы, однако оно не является константным и приобретает растениями в процессе подготовки к зиме. Процесс постепенной подготовки растений к зиме, или, что то же, процесс

закаливания растений, протекающий под влиянием осенних условий, наиболее полно и всесторонне исследован И. И. Тумановым (1940).

Согласно теории закаливания, разрабатываемой И. И. Тумановым и его сотрудниками (Самыгин, 1968; Трунова, 1968; Красавцев, 1968), подготовка растений к переживанию при низких температурах начинается еще осенью, когда в ночные часы суток постепенно снижается температура воздуха. Процесс закаливания в этот период характеризуется значительным повышением содержания сахаров в листьях и особенно узлах кущения озимых пшениц. Механизм этого явления сводится к тому, что осенью в солнечные дни у растений пшеницы при положительных температурах могут сравнительно интенсивно идти процессы фотосинтеза, но в вечерние, ночные и утренние часы при понижении температуры у них замедляются процессы дыхания и роста, что ведет к накоплению сахаров. В зимний период под снеговым покровом сахара используются растением не только как защитные вещества, понижающие температуру замерзания клеточного сока и воды в протоплазме клеток, но и как энергетический материал, обеспечивающий процессы дыхания.

У озимых пшениц, как это было показано еще А. А. Рихтером (1927), О. Окерманом (1927) и В. И. Товарницким (1928), накапливаются преимущественно дисахариды (сахароза) и моносахариды (глюкоза).

В процессе закаливания идет гидролиз дисахаридов на моносахара, что способствует увеличению осмотического давления клеток, а следовательно, и повышению морозоустойчивости растений.

Установлено, что морозостойкие сорта озимых пшениц накапливают больше сахаров по сравнению с менее устойчивыми (Рихтер, 1927; Окерман, 1927; Туманов, 1940; Куперман, 1935). Чем длительнее переход от высоких температур осени к пониженным температурам зимы и чем эти температуры оптимальнее для закаливания, тем интенсивнее идет процесс накопления сахаров в узлах кущения (табл. 109).

У озимых пшениц осенью углеводы (олигосахара, дисахариды и моносахара), накапливающиеся в зеленых листьях, перемещаются и сосредоточиваются в узлах кущения, особенно в клетках основной паренхимы. По данным И. И. Туманова (1940), в условиях Ленинграда в узлах кущения пшеницы в среднем за три года было отмечено 25% сахаров, а в листьях — около 19%. И. И. Туманов, И. Н. Бородина, Т. В. Олейникова (1935) приводят случаи, когда в узлах кущения озимой пшеницы накапливалось свыше 40% сахаров.

О динамике содержания сахаров в листьях и узлах кущения можно судить по данным, полученным Ф. М. Куперманом в 1932/33 г. в условиях Харькова (табл. 110).

Накопление сахаров у различных сортов озимой пшеницы
(в % к сухому веществу)

Сорт	14 дней при 5° (контроль)		14 дней при 5° +2 дня при -2°		14 дней при 5° +5 дней при -5°		14 дней при 5° +2 дня при -7°	
	моно- сахара	диса- хара	моно- сахара	диса- хара	моно- сахара	диса- хара	моно- сахара	диса- хара
Мишарди	22,4	28,3	25,8	26,9	19,8	38,2	17,7	38,9
Япетска	22,9	13,0	20,3	16,0	15,7	25,7	13,6	28,2
Римпай	22,5	4,1	22,1	13,5	12,7	22,0	15,2	24,7
Штубес Диккопф .	12,1	3,4	20,7	4,7	11,6	18,4	17,4	15,5

Таблица 110

Динамика содержания сахаров (в %) у озимой пшеницы

Сорт	11/Х	16/Х	26/Х	5/ХІ	11/ХІ	11/ХІІ	31/ХІІ	1/ІІІ	13/ІІІ	10/ІІІІ	11/ІІІІ
Ферругинеум 1239											
листья	31,3	26,9	30,2	16,1	19,6	18,7	19,3	17,1	19,8	19,0	18,9
узлы кущения .	25,7	23,9	31,9	37,8	38,3	43,5	41,0	36,1	44,6	30,9	23,8
Гостинанум 237											
листья	28,6	24,1	20,6	11,7	13,4	14,5	15,0	13,2	14,0	14,0	13,2
узлы кущения .	23,2	20,1	27,1	30,3	30,3	36,1	35,0	30,1	36,0	28,6	20,1

Накопление сахаров в узлах кущения имеет большое значение для обеспечения регенерационных процессов: при гибели листьев зимой запасы сахаров ранней весной используются новыми побегами, формирующимися из точек роста уцелевших узлов кущения.

В течение зимы в связи с колебаниями температуры (в период оттепелей, при повышении минимальных температур до -1 , -3°) количество сахаров в растениях резко уменьшается, но может вновь увеличиваться при снижении температуры (Куперман, 1935; Рыбакова, 1968).

Динамика содержания растворимых форм углеводов (моносахаридов, сахарозы, рафинозы, олигосахаридов) в зимний период детально изучалась в последние годы с помощью хроматографии (Telscherova, 1962; Kostić, Dokić, 1967; Боржковская, Усова, Хвостова, 1967). Почти все авторы отмечают, что содержание сахаров, особенно олигосахаров, во вторую половину зимы уменьшается.

При этом зимостойкие сорта характеризуются не только более высоким содержанием сахаров осенью и в первую половину зимы, но и меньшей убылью их (табл. 111) к концу

Изменение содержания суммы сахаров в узлах кущения разновозрастных растений озимой пшеницы за зимний период 1965/66 и 1966/67 гг. (в % на сухое вещество)

Сорт	Перед уходом в зиму (10/XI—12/XI)			В конце зимы (26/III—29/III)			Убыль за период зимовки (в % к осен- нему содержанию)		
	Дата посева								
	16/VIII	31/VIII	10/IX	16/VIII	31/VIII	10/IX	16/VIII	31/VIII	10/IX

1965/66 г.

Кунцевская 45	28,55	26,29	22,75	10,42	13,24	17,48	63,5	49,2	23,2
Ульяновка .	29,31	25,99	23,14	9,58	14,47	16,27	67,3	44,3	29,7

1966/67 г.

Кунцевская 45	35,46	33,44	29,23	25,41	24,51	23,68	28,3	26,7	18,9
Ульяновка .	37,28	33,75	28,46	30,67	26,44	26,89	17,7	21,7	5,5

зимнего периода (Вареница, Пономарев, 1968). Этим в значительной степени определяется большая устойчивость возрастно молодых растений к низким температурам второй половины зимы (табл. 112).

Исследования синтеза аденозинфосфата показывают, что у слабозимостойких сортов озимой пшеницы при температуре от +3 до -1° (во время процесса закаливания) отмечается большая удельная активность фосфора, в том числе накапливается РНК и АТФ.

После завершения процесса накопления запасных питательных веществ при переходе температуры ниже 0°, которые определяют степень так называемой первой фазы закалки растений, озимые пшеницы сравнительно легко переносят температуры от -10 до -12°.

Процессы закаливания продолжают, как это было показано И. И. Тумановым (1940), и после перехода температуры через 0° во время прохождения второй фазы закаливания, которая наступает при температуре от -2 до -7°. При этом проходят сложные физико-химические процессы, связанные со значительным обезвоживанием клетки. Во время второй фазы закаливания морозоустойчивость растений значительно повышается. Озимые пшеницы способны переносить без повреждения низкие температуры: -15 до -20°, а в отдельные годы и до -23, -25°.

В процессе прохождения второй фазы закалки резко падает содержание воды в листьях и узлах кущения озимой

Устойчивость к критическим температурам разновозрастных растений озимой пшеницы в зимний период (% живых растений) (по Варенице, Пономареву, 1968)

Дата посева	Сроки и режим промораживания		Кунцевская 45		ППГ 186		Мирововская 608		Ульяновка	
	А (январь)	Б (март)	А*	Б	А	Б	А	Б	А	Б
1964/65 г.										
15/VIII	-18°, 48 час	-18°, 48 час	51	38	54	34	53	45	70	49
25/VIII			68	59	66	62	57	53	70	77
5/IX			94	83	91	78	90	87	97	89
15/IX			83	71	92	80	92	82	98	86
1965/66 г.										
16/VIII	-15°, 24 час	-18°, 48 час	59	0	64	0	79	0	68	0
25/VIII	-20°, 12 час	-18°, 48 час	80	0	74	0	89	0	96	8
26/IX			97	34	100	39	92	48	98	57
15/VIII	-19,1° 20°, 24 час	-15°, 24 час	69	9	66	0	78	0	82	0
24/VIII			77	0	79	0	75	0	88	14
5/IX			87	19	90	18	89	19	94	43
14/IX			99	23	94	23	88	26	91	36

* А — промораживание в первую половину зимы; Б — промораживание в конце зимы.

пшеницы и соответственно повышается содержание сухого вещества.

В результате длительного и непрерывного охлаждения наряду с накоплением защитных веществ происходит также изменение свойств протопласта.

И. И. Туманов считает, что резкий подъем морозостойкости под влиянием низкой положительной температуры (около 0°) происходит только у растений, которые предварительно обогащены сахарами. В период закалывания наряду с «застудневанием» протоплазмы пространственная сетка студня заполняется концентрированным раствором сахарозы. К сожалению, как отмечает Т. И. Трунова (1968), вопрос о распределении и локализации сахаров в клетках закаленных растений еще мало изучен. Используя метод отмывки сахаров в воду и графический способ учета, Т. И. Трунова установила, что около 90% сахаров в узлах кушения растений, закаленных к морозу, локализовано за труднопроницаемыми

барьерами. Это свойство закаленных растений прочно удерживать в неповрежденных клетках сахара даже при температуре от -20 до -25° обуславливает высокую морозоустойчивость пшеницы. При этом наиболее прочно удерживаются клетками олигосахара и сахароза.

Еще в работе Л. И. Сакса и И. Н. Бородиной (1934) было показано, что процессы закаливания ведут к изменениям, связанным с дыхательными системами. М. М. Окунцов и О. Ф. Аксенова (1959) показали, что у озимой пшеницы в процессе закаливания повышается активность пероксидазы и происходит инактивация аскорбиноксидазы. При этом накапливается восстановленная форма аскорбиновой кислоты. Динамика интенсивности дыхания изучалась на разных по зимостойкости сортах. При температуре -7 , -8° более зимостойкие сорта пшеницы отличались повышенной интенсивностью дыхания.

Г. Салчева (1961) в Болгарии проводила исследования с двумя сортами озимой пшеницы (морозостойким сортом № 14 и слабоморозостойким сортом № 159). Изучалась динамика свободных аминокислот в течение декабря, февраля и апреля. В результате применения метода одномерной хроматографии на бумаге и визуального определения количества отдельных аминокислот было показано, что в процессе закаливания (с понижением температуры осенью и в начале зимы) количество свободных аминокислот в листьях и особенно в узлах кушения увеличивается. Особенно заметно повышение содержания аспарагина, серина, глютаминовой кислоты, аланина, пролина и γ -аминомасляной кислоты. При этом наблюдается положительная корреляция между накоплением пролина в узле кушения и морозоустойчивостью сортов пшеницы.

В узлах кушения более морозоустойчивого сорта содержание пролина было выше. В корнях у самых разных по морозостойкости сортов озимых пшениц пролина очень мало.

Г. Салчева (1961) проводила опыты при пониженной (45%), повышенной (85%) и оптимальной (60%) почвенной влажности. Исследования показали, что в процессе закаливания с повышением влажности почвы снижается количество свободных аминокислот в листьях и узле кушения. При этом в растениях обоих сортов, выращиваемых при пониженной влажности почвы, в период прохождения I и II фазы закалки больше всего пролина накапливается в узлах кушения.

Как уже указывалось, при наступлении устойчивых отрицательных температур (ноябрь, декабрь) у озимых наблюдается резкое преобладание моносахаров над дисахарами. Так, по данным Л. Н. Романовой (1966), в условиях Подмосковья у озимой пшеницы Лютесценс 230 содержание мо-

посахаров с 3,68% в октябре увеличилось до 15,02% в начале ноября и затем продолжало нарастать до 22%. Изменение интенсивности гидролиза дисахаров показывает, что активность ферментов также зависит от температуры и состояния растений. При этом, если осенью при повышенных температурах разные по холодостойкости сорта озимой пшеницы мало различаются по активности инвертазы, то при понижении температуры активность инвертазы изменяется у разных по морозостойкости сортов неодинаково.

Исследования Л. Н. Романовой (1966), проведенные по методу А. Л. Курсанова, показали, что активность инверта-

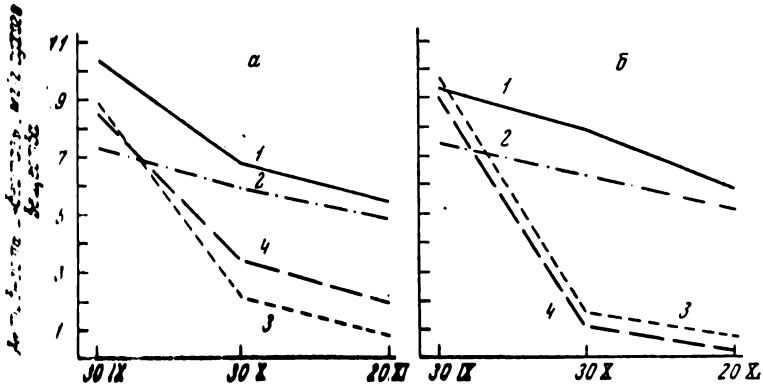


Рис. 14. Изменение активности инвертазы при переходе от теплого осеннего периода к зимнему (по Романовой, 1966)
 1 — озимая пшеница Лютецкое 230; 2 — озимая рожь Вятка; 3 — озимый ячмень Краснодарский 2929; 4 — яровая пшеница Лютецкое 62; а — гидролиз; б — синтез

зы в живых тканях озимых пшениц в течение осенне-зимнего периода сильно изменяется, о чем свидетельствуют данные табл. 113 и рис. 84.

На табл. 113 четко видны различия в активности инвертазы у разных по холодостойкости сортов пшеницы, а также закономерное падение активности инвертазы в октябре и особенно в ноябре по сравнению с сентябрьскими анализами, что обуславливается главным образом понижением температуры. При этом уменьшение синтезирующей активности наступит раньше, чем гидролизующей. У яровой пшеницы прекращение синтеза совпало с началом отмирания растений. При определении динамики содержания сахаров многие авторы отмечают, что морозостойкие сорта пшеницы расходуют сахара в единицу времени во время зимовки экономнее по сравнению с малозимостойкими (Благовещенский, 1938, 1949, 1960; Пономарев, 1968).

Активность инвертазы (в мг инвертного сахара, образуемого в течение 3 час работы фермента на 1 г абсолютного сухого вещества)
(по Романовой, 1966)

Сорт	Гидролиз сахарозы			Синтез сахарозы		
	30/IX	30/X	20/XI	30/IX	30/X	20/IX
Озимая пшеница						
Лютеценс 230	15,7	10,3	9,4	15,1	12,2	7,9
ППГ 186	4,5	7,6	6,2	13,3	8,0	4,6
Московская 2453	15,3	8,3	5,3	14,2	8,5	3,8
Кооператорка	14,6	5,3	7,1	13,2	4,5	3,2
Яровая пшеница						
Лютеценс 62	15,5	3,3	1,2	12,7	1,8	0,6

Исследованиями Л. Н. Романовой (1966) установлено, что инвертаза у морозостойких сортов озимой пшеницы снижает энергию катализируемых реакций сильнее, чем у слабоморозостойких сортов. Это положение автор иллюстрирует двумя показателями: Q_{10} — температурным коэффициентом, вызывающим изменение скорости реакций в температурном интервале 10° , и M — энергией активации, т. е. количеством энергии, необходимой для активации молекул, выраженной в малых калориях на 1 грамм-молекулу вещества (табл. 114).

Таблица 114

Термические коэффициенты Q и M инвертазы у видов и сортов разной степени холодостойкости (по Романовой, 1966)

Сорт	30/IX		30/X		20/XI	
	Q_{10}	M , кал/г	Q_{10}	M , кал/г	Q_{10}	M , кал/г
Озимая пшеница Лютеценс 230	1,78	10 100	1,47	6 200	1,49	6 250
Озимая пшеница Кооператорка	2,04	12 000	1,82	10 300	1,60	7 900
Яровая пшеница Лютеценс 62	2,54	15 500	1,98	11 000	1,75	10 200

Было установлено также, что скорость течения реакций (Q_{10}) и энергия активации (M) ниже у более морозостойкого сорта Лютеценс 230 по сравнению с менее морозостойким сортом Кооператорка.

Как уже указывалось, при понижении температуры у озимых пшениц происходит смещение ферментативных реакций

и сторону преобладания гидролиза над синтезом. Согласно исследованиям Н. М. Сисакяна (1940), при известной глубине смещения ферментативных реакций в сторону гидролиза, названной им «границей смерти», происходит декомпенсация физиологических процессов, вызывающая отмирание растений.

Л. Н. Романовой (1966) проведены исследования коэффициентов смещения ферментативных реакций у разных по степени морозостойкости сортов озимой пшеницы. Коэффициенты смещения устанавливались путем деления показателя $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$ на каждую дату анализа по отношению к этому же показателю в сентябрьских пробах (табл. 115).

Таблица 115

Коэффициенты смещения ферментативных реакций при переходе от теплого осеннего к зимнему холодному периоду

Сорт озимой пшеницы	Отношение $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$			Коэффициент смещения		
	30/IX	30/X	20/XI	30/IX	30/X	20/XI
	Лютесценс 230	0,96	1,18	0,84	1,0	1,22
Московская 2453	0,91	1,05	0,74	1,0	1,15	0,81
ППГ 186	0,92	1,00	0,71	1,0	1,08	0,77
Кооператорка	0,90	0,84	0,45	1,0	0,93	0,50

Как видно из данных табл. 115, у менее морозостойких сортов смещение ферментативных реакций в сторону преобладания гидролиза над синтезом начинается раньше и идет быстрее, чем у более морозостойких сортов. Интересно отметить, что при действии низких температур растения переносят более сильное смещение ферментативных реакций, чем это было установлено Н. М. Сисакяном (1940) при действии высоких температур.

Данные, полученные Л. Н. Романовой (1966), совпадают с результатами исследований А. В. Благовещенского (1960). Так, если для каталазы зимостойкой пшеницы им был получен $Q_{10} = 1,35$, а у среднезимостойкой $Q_{10} = 1,78$, то в ее опытах у морозостойкой озимой пшеницы Лютесценс 230— $Q_{10} = 1,59$, а у слабозимостойкого сорта Кооператорка $Q_{10} = 2,02$.

Исследования Л. Н. Романовой согласуются также с представлениями Б. А. Рубина (1949), который показал, что величина Q_{10} не является постоянной и зависит как от состояния развития растений, так и от действия окружающих условий. А именно если 30/IX у Кооператорки Q_{10} был равен

2,02, то 20/XI он снизился уже до 1,54; у высокозимостойкого сорта Q₁₀ — изменялся соответственно от 1,59 до 1,22, а у яровой пшеницы — от 2,56 до 1,62.

Изучение I и II фазы закаливания сопровождалось детальными исследованиями водоудерживающих свойств протоплазмы. Получено много материалов, свидетельствующих о прямой связи между водоудерживающей способностью протоплазмы, количеством связанной воды и холодостойкостью пшеницы.

Высокие водоудерживающие свойства протоплазмы у морозостойких сортов пшеницы многие авторы объясняют большей дисперсностью их коллоидов. Косвенным показателем может служить уровень содержания в тканях морозостойких сортов пшеницы небелковых низкомолекулярных форм азота (Романова, 1966).

Одновременно с накоплением сахаров, аминокислот и обезвоживанием во второй фазе протекают существенные для закалки растений процессы, связанные с изменением гидрофильности, вязкости и проницаемости протоплазмы. С понижением температуры вязкость протоплазмы возрастает, снижая скорость биохимических процессов в клетках и тем самым способствуя их переходу к вынужденному покою. Изменяется проницаемость протоплазмы и ее адсорбционная способность.

Уже давно известно, что запоздалый рост озимых растений осенью ухудшает перезимовку посевов. В целях защиты переросших озимых растений от вымерзания в сельскохозяйственной практике применялось осеннее подкашивание, а также внесение с осени калийной подкормки.

Связь между прекращением ростовых процессов, закаливанием и повышением зимостойкости растений неоднократно отмечали А. И. Стебут (1916), И. М. Васильев (1939, 1940, 1936), И. И. Туманов (1940). Известно также, что более зимостойкие сорта осенью медленнее растут, формируют короткие, узкие листья и характеризуются прижатой к почве, распластанной формой куста по сравнению с менее зимостойкими и в особенности яровыми сортами пшеницы (Мельцер, 1967; Пономарев, 1968).

Прекращение видимого роста озимых предшествует переходу клеток в состояние покоя (Генкель, Окнина, 1945; Живухина, 1961). У озимых пшениц переход к состоянию вынужденного покоя отличается от состояния глубокого покоя, которым характеризуются многолетние древесные растения. Однако, как показали исследования Г. М. Живухиной (1961), у озимых пшениц в условиях Подмосковья также наблюдаются процессы обособления протоплазмы от клеточных оболочек, характеризующие состояние глубокого покоя. В клетках листьев, обладающих меньшей морозостойчи-

ностью, обособление протоплазмы не наблюдалось. В клетках конусов нарастания, кроющих листьев и узлах кушения процесс обособления протоплазмы отмечался уже в конце ноября при температуре около $-5, -8^{\circ}$. Параллельно проводимые анализы динамики содержания углеводов в узлах кушения, листьях, конусах нарастания показали, что процесс обособления протоплазмы осуществляется в период второй фазы закалки после интенсивного накопления углеводов, т. е. после окончания первой фазы закалки (табл. 116).

Таблица 116

Накопление сахаров и наступление процесса обособления протоплазмы в клетках узла кушения у сортов Безенчукская и Гостианум 237 (по Живухиной, 1961)

Сорт	Дата взятия проб	Температура, $^{\circ}\text{C}$	Содержание сахаров, баллы		Общее число клеток		Число клеток с обособленной протоплазмой		Количество обособленных клеток, %
			глюкоза	фруктоза	M	$\pm m$	M	$\pm m$	
Безенчукская . . .	1/XI	+11	2	2	—	—	0	—	—
Гостианум 237 . . .	1/XI	+11	2	2	—	—	0	—	—
Безенчукская . . .	13/XI	+3	5	5	—	—	0	—	—
Гостианум 237 . . .	13/XI	+3	5	5	—	—	0	—	—
Безенчукская . . .	16/XI	-2	5	5	369	8	19	0,5	5
Гостианум 237 . . .	16/XI	-2	5	5	378	6	19	0,7	3
Безенчукская . . .	26/XI	-8	5	5	362	7	26	5	90
Гостианум 237 . . .	26/XI	-8	5	5	359	6	179	4	50

В условиях Подмосковья длительность состояния покоя и динамику процессов обособления протоплазмы в клетках озимой пшеницы сорта ППГ 599 наблюдала Г. М. Живухина. Как видно из табл. 116, в течение зимы в клетках конуса нарастания и узла кушения наблюдалось обособление протоплазмы; максимум был отмечен уже в ноябре. В начале марта началось постепенное снижение степени обособления протоплазмы, и к концу марта растения полностью вышли из состояния покоя (табл. 117).

Чем более морозостойки сорта озимой пшеницы, тем больше количество клеток с обособлением протоплазмы. Так у сортов Ульяновка и Петровская 7 наблюдалось до 90% клеток, перешедших в состояние покоя, у растений сортов Лютеценс 1060/10 и Гостианум 237 обособление протоплазмы отмечено у 60% клеток. Для высокоморозостойких сортов озимых пшениц характерен не только продолжительный и глубокий покой, но и более длительное сохранение обособления протоплазмы при выходе из состояния покоя, что можно видеть при взятии образцов для отращивания растений в зимний период.

Так, у растения морозостойких сортов Ульяновка и Петровская 7, взятых в начале декабря, обособление протоплазмы исчезло у большей части клеток лишь на восьмые сутки отрастания, тогда как у Гостинанум 237 обособление протоплазмы не отмечалось на четвертые сутки.

Таблица 117

Длительность периода покоя у сорта ППГ 599
зимой 1956/57 г. (по Живухиной, 1961)

Дата взятия проб	Общее число клеток		Число клеток с обособленной протоплазмой		Количество обособленных клеток, %
	<i>M</i>	$\pm m$	<i>M</i>	$\pm m$	
1956 г.					
25/X			0		0
1/XI	355	10	33	1	10
5/XI	370	7	245	4	66
10/XI	390	7	367	6	94
1957 г.					
5/III	376	6	299	5	79
11/III	385	7	235	4	61
16/III	382	6	158	3	41
23/III			0		0

У озимой пшеницы покой неглубокий и вынужденный, поэтому обособление протоплазмы в клетках конуса нарастания и узла кушения может исчезнуть через несколько дней после переноса растений в благоприятные условия для вегетации, без специальных приемов для выведения их из состояния покоя. О быстром переходе при этом к дифференциации конуса нарастания свидетельствуют данные Р. Мельцера (1967) (табл. 118).

О переходе озимых растений в состояние покоя можно судить также по состоянию конусов нарастания в течение зимнего периода.

Особенности органогенеза конусов нарастания в осенне-зимний период детально исследованы уже многими авторами (Куперман, 1935, 1939, 1958; Бассарская, 1946, 1947; Федоров, 1959; Foltin, 1961; Spaldon, Andreaschik, 1964; Монсейчик, 1967; Мельцер, 1967; Пономарев, 1968).

Большинство сортов озимых пшениц задерживается зимой в развитии и росте на II этапе органогенеза. Как отмечают Ф. М. Куперман (1956), М. А. Бассарская (1947), Ф. М. Куперман и М. И. Рыбакова (1962), осенью конуса нарастания у самых различных по зимостойкости сортов характеризуются близкими величинами. Так, в начале ноября в Московской области у высокоурожайных сортов Ульяновка

Продолжительность периода покоя (II этап органогенеза) растений и рост конусов нарастания у озимых пшениц в условиях Московской области (по данным морфофизиологического анализа, 1964/65г.)

Сорт	Показатель	II/XI		I3/II			2I/IV				
		A*	В	А	Б	А	В				
Ульяновка	Этап органогенеза . .	II	III	II	III	IV	III	IV	V		
	% к общему числу растений . . .	100	100	100	85	15	100	10	90		
	Длина конуса нарастания, мм	0,20	0,29	0,20	0,4		0,32	1,7			
Мироньевская 118	Этап органогенеза . .	II	II	III	II	III	IV	II	III	IV	V
	% к общему числу растений . .	100	23	77	100	30	70	4	96	10	90
	Длина конуса нарастания, мм	0,21	0,21		0,21	—	0,7	0,29		2,1	
Кунцовская 48	Этап органогенеза . .	II	III		II	III	IV	II	III	IV	V
	% к общему числу растений . .	100	100		100	80	20	40	60	20	80
	Длина конуса нарастания, мм	0,21	0,32		0,21	0,9		0,26		0,26	
Нежинская 1	Этапы органогенеза	II	IV	V	II	IV	V	III		V	
	% к общему числу растений . .	100	20	80	100	67	33	100		100	
	Длина конуса нарастания, мм	0,21	0,92		0,21	1,4		0,31		2,4	

* А — состояние растений в день взятия образцов с поля; Б — то же, после отрастания их в течение 30 дней в теплице.

и III 559 длина конуса нарастания была равна 0,19 мм, у менее зимостойких сортов Московская 2453 и Одесская 16—0,23 мм, у сравнительно слабозимостойкого сорта Безостая I также 0,23 (Мельцер, 1967).

Сортовые различия по дифференциации и величине конуса нарастания у разных по морозостойкости сортов легче об-

наружить при отращивании растений зимой в теплице или ранней весной в полевых условиях (табл. 119).

Интересные данные о состоянии конусов нарастания в зависимости от высоты снегового покрова получены в МГУ Р. Мельцером (табл. 120).

Таблица 119

Рост и развитие конусов нарастания у озимой пшеницы при отращивании растений в теплице с 13/ХІІ 1960 г. по 15/ІІ 1961 г.

Сорт	Этап органогенеза	Дифференциация конуса нарастания	Размер конуса нарастания, мм
Мироновская 808	II	3 л. в., н.	0,23
ППГ 559	II	3 л. в., н.	0,23
Одесская 16	III н.	4 л. в., н.	0,25
Московская 2453	III	5 л. в.	0,24
ППГ 186	IV н.	2 г. б., н.	0,27
Кунцевская 45	IV н.	4 г. б., н.	0,35
Безостая 1	IV н.	5 г. б., н.	0,42

Обозначения: н. — начало формирования, л. в. — листовые валики; г. б. — генеративные бугорки.

Таблица 120

Рост конуса нарастания в зимний период у разных по зимостойкости морфофизиологических типов озимых пшениц, в зависимости от метеорологических условий и сроков посева (по Мельцеру, 1967)

Дата посева	Дата взятия пробы	Мироновская 80		Кунцевская 5		Ульяновка		Фанал		Хохланд	
		этап	прирост, %	этап	прирост, %	этап	прирост, %	этап	прирост, %	этап	прирост, %
25/VIII 1966 г.	21/X 1966 г.	II	100	II	100	II	100	II	100	II	100
	12/IV 1967 г.	II	147	II	145	II	130	II	136	II	167
7/X 1966 г.	29/X 1966 г.	II	100	II	100	—	—	II	100	II	100
	12/IV 1967 г.	II	124	II	119	—	—	II	119	II	109
10/X 1965 г.	6/XII 1965 г.	II	100	II	100	II	100	II	100	II	100
	22/III 1966 г.	II	104	II	138	II	120	II	132	II	130
	6/IV 1966 г.	II	115	II	141	II	266	II	135	II	144

Из табл. 120 видно, что в разные сроки сева, в различные по метеорологическим условиям годы у растений всех сортов перед уходом в зиму конуса нарастания были на II этапе органогенеза. Они очень мало различались по размерам в условиях нормального снегового покрова, несмотря на значи-

тельные отличия в морозостойкости таких сортов, как высокозимостойкие Ульяновка, Мироновская 808 и слабозимостойкие Хохланд и Фанал. В условиях же избыточного снегового покрова зимой 1964/65 г. почти у всех испытываемых сортов наблюдалось вытягивание в длину конусов нарастания за счет дифференциации новых листовых валиков у их оснований, а в феврале прирост в длину конусов нарастания превышал норму в несколько раз. Однако у всех сортов они оставались вплоть до конца первой декады апреля на II этапе органогенеза.

Аналогичные данные по изменению длины конуса нарастания получены В. И. Пономаревым. Как видно из табл. 121, интенсивность роста конуса нарастания в зимний период под снежным покровом в значительной степени зависит от возрастного состояния растений, сортовых особенностей и погодных условий. Так, наиболее интенсивный рост конуса нарастания на одном и том же этапе органогенеза наблюдался у «возрастностарых» растений при раннем сроке сева и, наоборот, наименьшими темпами прироста длины конуса нарастания обладали растения сентябрьского срока сева. Столь же закономерно изменялась длина конуса нарастания в зависимости от степени зимостойкости сорта — меньше всего прирост в длину конуса нарастания наблюдался у наиболее зимостойкого сорта Ульяновка. Зимний рост конуса нарастания изменяется также в зависимости от температурного и

Таблица 121

Изменение длины конуса нарастания разновозрастных растений озимой пшеницы за зимний период (по Пономареву, 1968)

Сорт	Срок сева					
	16/VIII		26/VIII—29/VIII		10/IX	
	А*	Б	А	Б	А	Б
1965/66 г.						
Кунцевская 45	381	158	348	164	243	146
Ульяновка	339	153	262	146	177	128
Мироновская 808	409	165	324	157	240	137
1966/67 г.						
Кунцевская 45	288	134	230	125	162	104
Ульяновка	252	122	193	109	150	104
Мироновская 808	314	140	252	129	189	111

* А—длина конуса в начале весенней вегетации; Б—в % к длине конуса перед уходом в зиму.

водного режима осени и зимы. Так, в засушливую осень 1966 г. растения всех сортов и всех сроков сева формировали более короткий конус нарастания, чем в 1965 г.

Связь между интенсивностью ростовых процессов (и особенно интенсивность роста конуса нарастания) ранней весной и морозостойкостью сорта отлично прослеживается в опытах, проведенных в МГУ зимой 1966/67 г. Чем интенсивнее рост конусов нарастания в условиях избыточного снежного покрова в 1966/67 г., тем выше процент гибели растений (табл. 122).

Таблица 122

Интенсивность роста конусов нарастания в зимний период у озимых пшениц разной зимостойкости в условиях Московской области

Сорт	21/X 1965 г.		12/IV 1966 г.		% живых растений после зимовки
	этап органогенеза	длина конуса нарастания	этап органогенеза	длина конуса нарастания	
Ульяновка	II	0,20	II	0,39	40,4
Мироновская 808	II	0,20	II	0,44	49,0
ППГ 186	II	0,26	II	0,46	46,0
Кунцевская 45	II	0,26	II	0,45	44,0
Безостая I	II	0,33	II—III	0,59	20,0
Кваметас	II	0,30	II	0,57	23,0
Фавал	II	0,36	II	0,59	10,0

Интересно отметить, что аналогичная зависимость между интенсивным ростом в длину конуса нарастания на II и даже III этапе органогенеза и снижением зимостойкости отмечена и для озимого ячменя.

Сравнительно невелики различия перед уходом в зиму и в числе митозов у разных по морозостойкости сортов. Так, если, по наблюдениям Г. М. Живухиной (1961), в конце октября в Подмоскowie еще наблюдалось большое число митозов, то уже к 22 ноября встречались только единичные, при этом возможно, что это митозы «зафиксированные» в клетках, еще при переходе к морозам. Таким образом, зимой с продолжительным и устойчивым периодом низких температур, рост озимых растений приостанавливается.

Снижение зимостойкости растений во вторую половину зимы при температурах ниже 0—5° на глубине узла кушения длительное время объяснялось главным образом тратой запасов сахаров и других веществ на процессы дыхания, однако уже в исследованиях Ф. М. Куперман (1935), М. М. Салтыковского и Е. С. Сапрыгиной (1935) и М. Т. Тимофеевой-Тюлиной (1948) было установлено, что в осенний

период у озимых проходят весьма существенные для жизнедеятельности процессы развития, влияющие на устойчивость растений. Исследованиями Ф. М. Куперман (1935) установлено, что как при посеве сухими семенами в сверхранние сроки, так и при посеве в нормальные сроки яровизированными семенами, у растений резко снижается морозостойкость (табл. 123.)

Таблица 123

Результаты промораживания растений четырех сортов озимой пшеницы разной зимостойкости при посеве яровизированными (А) и неяровизированными (Б) семенами

Сорт	При -15° в холодильной камере	Количество живых растений, %		
		декабрь 1932 г.	апрель 1933 г.	
	А	Б	А	Б
Ферругинеум 1239 (высокозимостойкий)	60	100	60	100
Лютеценс 329 (высокозимостойкий)	49	93	80	100
Украинка (среднезимостойкий)	21	82	0	100
Кооператорка (слабозимостойкий)	0	48	0	51

Растениеводы неоднократно отмечали, что наиболее высокие урожаи озимой пшеницы можно получить при оптимально ранних сроках сева. Однако посевы озимой пшеницы слишком ранних сроков в суровые зимы сильнее изреживаются по сравнению с несколько более поздними сроками сева. В то же время известно, что в отдельные годы значительно выше процент гибели посевов от морозов при поздних сроках сева (Куперман, 1935; Куперман, Задонцев, 1934; Задонцев, Кононенко, 1939).

Эти внешне противоречивые факты нашли объяснение при всестороннем анализе осенних условий, подготавливающих озимые растения к перезимовке. В годы, когда осень благоприятствует завершению первой стадии развития, растения при ранних сроках посева сильно повреждаются в суровые зимы. Наоборот, в годы, когда условия осени задерживают прохождение стадии яровизации у озимых растений и в то же время способствуют их высокой закалке, даже самые ранние посевы хорошо зимуют.

Экспериментальная проверка устойчивости растений разных сроков посева яровизированными и неяровизированными семенами в условиях естественной продолжительности дня, короткого и непрерывного фотопериода, в лаборатории и на полевых делянках показала, что способность к закаливанию

после прохождения яровизации уменьшается, если имеются условия для перехода в следующую стадию (табл. 124).

Опыты, в которых растения из яровизированных и неяровизированных семян наряду с естественным освещением подвергались действию фотопериодов различной продолжитель-

Таблица 124
Результаты промораживания при -15° трех сортов озимой пшеницы разных сроков посева (Харьков, осень 1932 г.) (по Куперман, 1935)

Дата посева	Сорт	Количество живых растений, %	
		из яровизированных семян	контроль
15/VIII	Ферругинеум 1239	36	100
	Украинка 246	17	100
	Кооператорка 194	12	66
27/IX	Ферругинеум 1239	64	100
	Украинка 246	28	92
	Кооператорка 194	16	78
7/X	Ферругинеум 1239	63	100
	Украинка 246	26	75
	Кооператорка 194	26	50
17/X	Ферругинеум 1239	50	65
	Украинка 246	25	48
	Кооператорка 194	16	43

Примечание. Сорт Ферругинеум 1239—высокозимостойкий, Украинка 246—среднезимостойкий, Кооператорка 194—слабозимостойкий.

ности, показали, что в то время как при круглосуточном освещении у контрольных растений повышалось содержание углеводов и морозостойкость, у растений, высеянных яровизированными семенами, морозостойкость резко снижалась (табл. 125).

Таблица 125
Влияние 24-часового фотопериода на морозостойкость озимой пшеницы сорта Ферругинеум 1239 (промораживание при -18°) (по Куперман, 1935)

Длина фотопериода, час	Количество живых растений, %	
	из яровизированных семян	из неяровизированных семян
24	16	94
14	32	68
9	30	52

В дальнейшем И. И. Тумановым (1955) было показано, что после завершения яровизации в наклюнувшихся семенах озимые растения теряют способность успешно проходить вторую фазу закаливания. Это было подтверждено и анализами содержания сахаров.

И. И. Туманов (1955) указывает также, что способность к закаливанию у яровизированных растений снижалась, по-видимому, от того, что у них усиливалась интенсивность роста. Почти, как правило, растения из яровизированных семян росли быстрее, листья были длиннее и содержали больше хлорофилла *a* и *b*. При посеве неяровизированными семенами, ко времени завершения яровизации у них одновременно прекращается рост и они могут нормально проходить вторую фазу закалки.

Г. М. Живухина (1961) изучала влияние на изменение морозостойкости прохождения растениями стадии яровизации и перехода в световую стадию. Растения из яровизированных семян, находившиеся в конце октября в условиях длинного дня (при дополнительном освещении), погибли. В сохранившихся живых клетках обособление протоплазмы не наблюдалось. Таким образом, Г. М. Живухиной также подтверждено, что при прохождении световой стадии растения теряют способность ко второй фазе закаливания. Выяснилось также, что озимая пшеница, посеянная ранней осенью, успевает перейти к световой стадии даже в условиях короткого дня за счет веществ, накопленных в начале осени при длинном дне. При позднем сроке сева растения озимой пшеницы, если даже они завершают перед уходом в зиму яровизацию, не в состоянии уже перейти к световой стадии и таким образом сохраняют устойчивость.

Физиологи, исследуя различия между озимыми и яровыми формами пшениц, более полувека разрабатывали теорию зимостойкости. Были вскрыты связи между зимостойкостью озимых растений и их озимостью как одним из приспособительных свойств, к переживанию в неблагоприятных условиях осенне-зимне-весеннего периода в умеренных и высоких широтах северного полушария (Муринов, 1914; Лысенко, 1935; Долгушин, 1935; Куперман, 1933, 1935, 1950; Сисакян, 1937; Васильев, 1931, 1953; Генкель, Окнина, 1945; Генкель, Живухина, 1959; Туманов, 1940, 1955; Туманова, 1967; Цыбулько, 1959).

Современная теория морозостойкости растений сформулирована И. И. Тумановым (1955), который указывает, что выносливость растений к холоду — результат как исторического, так и онтогенетического развития растений в определенных условиях внешней среды. Выносливость к морозу возникает в итоге сложной, но вполне закономерной смены этапов развития растений. Необходимость последовательного

прохождения у растений определенных физиологических процессов для формирования свойств морозостойкости доказывает, что это свойство развивается строго закономерным, а не случайным путем. Так, у озимых зимостойкость может усиливаться до окончания стадии яровизации и, как это подтвердилось и более поздними исследованиями, сохраняется лишь до перехода в световую стадию (Куперман, 1956; Живухина, 1961; Романова, 1966). При этом у озимых приостанавливаются ростовые процессы, растения входят в состояние покоя, у них проходит вторая фаза закалывания. В этом процессе повышения морозостойкости в осенне-зимний период проявляется, как указывает И. И. Туманов, единство наследственной природы растений (сорта, экотипа) и влияния конкретных условий их произрастания. При отсутствии необходимых внешних условий свойство морозостойкости может остаться не развитым.

Устойчивость к морозу очень динамична и даже зимой не является постоянной величиной. Морозостойкость может на протяжении зимне-весеннего периода почти исчезать во время длительных оттепелей и возникать снова на основе повторного прохождения второй фазы закалывания. Однако для такой физиологической перестройки требуется время, достаточное количество углеводов и возможность постепенного перехода к пониженным температурам. При резких колебаниях температуры зимой морозостойкость не всегда успевает восстановиться, и растения после оттепелей могут погибнуть при значительно менее суровых условиях, чем до оттепели.

В течение зимы в связи с тратой углеводов и органических кислот на дыхание закалка растений снижается и весенний возврат холодов часто является причиной гибели озимых даже при сравнительно небольших морозах.

На основе этих исследований физиологам удалось объяснить причины сравнительно большой повреждаемости пшеницы как сверхранних, так и очень поздних сроков сева. Тем самым была оказана помощь агрономической науке в выборе оптимальных сроков сева, при которых растения озимой пшеницы с осени не могли бы переходить в световую стадию и в то же время успевали бы накопить достаточное количество углеводов для прохождения первой и затем второй фазы закалывания. Гибель сверхранних озимых посевов наблюдается также и под высоким снежным покровом, а также в связи с ростом без дифференциации конусов нарастания при положительных температурах под снежным покровом. Оптимальные сроки сева обеспечивают также нормальный коэффициент кущения озимых растений, необходимый для повышения их продуктивности.

Органы растений озимой пшеницы (листья, узел кущения,

корни) обладают различной степенью морозостойкости. Наиболее морозостойкий орган у озимой пшеницы — узел кущения.

Во многих районах, где возделываются озимые пшеницы, листья растений зимой повреждаются или даже полностью отмирают, тогда как узел кущения и точки роста новых побегов и корешков сохраняются живыми. Лучшей устойчивости узлов кущения озимых пшениц способствует их укрытие, хотя и небольшим, однако обладающим теплоизоляционными свойствами поверхностным слоем почвы.

Озимые пшеницы в результате многотысячелетнего расширения ареала их возделывания и распространения в районах с суровыми зимами развились в своеобразные растения — однолетники с зимующим узлом кущения.

Исследования развития и строения узлов кущения пшениц (Куперман, 1935, 1950) позволили с несомненностью установить, что развитие узла кущения является биологическим приспособлением, выработавшимся в течение длительной культуры озимых растений. В результате многовекового осеннего посева и отбора у озимых пшениц выработалось и закрепилось свойство интенсивного кущения, значительно превосходящее способность к кущению у яровых форм.

Многочисленные анализы данных о глубине залегания узлов кущения у озимых пшениц свидетельствуют, что, несмотря на определенные различия у разных сортов, узел кущения в большинстве случаев образуется на глубине от 1,5 до 2,5 см от поверхности почвы.

Еще в 1891 г. С. Д. Топорковым (1899) было отмечено, что озимые растения с глубоким залеганием узла кущения меньше повреждаются низкими температурами во время перезимовки. В 1894 г. С. Д. Топорков провел учет погибших и живых растений озимой пшеницы. Глубина залегания узла кущения у живых растений достигала в среднем 2,8 см, а у погибших была менее 2 см. По наблюдениям Ляубе в 1912 г., глубина залегания узлов кущения у погибших растений была равна 1,35 см, а у перезимовавших — 2,17 см.

Подсчеты, произведенные Ф. М. Куперман и М. И. Кучерявой (1936) на 10 сортах озимой пшеницы, выявили одну и ту же закономерность: у всех сортов у неповрежденных растений глубина залегания узла кущения варьировала от 1,7 до 2,2 см, а у сильно поврежденных — от 1 до 1,5 см.

Было высказано предположение (Куперман, 1936), что даже 1—1,5-сантиметровый поверхностный слой почвы может выполнять некоторую утепляющую роль для узлов кущения. Последующие наблюдения над минимальной температурой в почве на глубине залегания узлов кущения, проводимые большой сетью метеорологических станций (Низеньков, 1939; Шульгин, 1967), показали, что на глубине 1—1,5 см темпе-

ратура выше на 2—3° и даже больше, чем на поверхности почвы. На глубине 2,5—3,0 см эта разница достигает 3,5—8,5°, а на глубине 5 см температура почвы ниже «критической» для перезимовки озимых пшениц не наблюдается.

Обнаруженная исследователями связь между перезимовкой и глубиной залегания узла кушения озимых растений давно уже вызывала стремление добиться углубления залегания узла кушения в почве путем более глубокой заделки семян и, таким образом, повысить их зимостойкость. Однако при постановке опытов по изучению глубины залегания узлов кушения при разной глубине заделки семян было показано, что не при всех условиях с углублением заделки семян происходит закономерное углубление и узлов кушения.

В связи с этим были предложены такие приемы утепления узла кушения, как осеннее окучивание (Задонцев, 1937), предпосевное намачивание и облучение набухших семян солнечным светом (Куперман, 1936; Бригинец, Куперман, 1937; Бригинец, Трегубенко, 1941). Однако из-за технических трудностей эти приемы практического значения не имели.

В связи с наблюдениями Ф. Г. Кириченко (1947) о более глубоком залегании узлов кушения у высокозимостойких сортов степного происхождения перспективной, возможно, является селекция сортов, способных глубже закладывать узел кушения.

Существенное влияние на повышение зимостойкости озимой пшеницы оказывает минеральное питание (Мосолов, 1938; Задонцев, 1936, 1962; Кукса, 1939; Савельев, 1954; Куперман, 1958; Sarić, 1959; Власюк, 1968; Авдонин, 1960; Биглов, 1960; Живухина, 1961; Kostih, 1961, 1963; Spaldon, 1964).

Из работ И. Н. Кукса (1939) известно, что предпосевное внесение фосфора и калия, так же как и осенние подкормки озимой пшеницы фосфором и калием, повышают устойчивость растений к низким температурам.

Исследованиями И. Н. Кукса (1939) и Т. Биглова (1960) было показано, что внесение больших доз азота осенью, особенно в годы с влажной погодой, как перед посевом, так и перед прекращением осенней вегетации, снижает морозостойкость растений.

Исследованиями Т. Биглова (1960) установлено, что при внесении азота в виде осенней подкормки повышается содержание белкового азота и снижается количество сахаров, а также концентрация клеточного сока.

В то же время ранней весной по ряду причин (вымывание азота зимними осадками, резкое понижение интенсивности микробиологических процессов при низких температурах почвы) озимые растения испытывают недостаток азота. Быстрый рост вегетативных органов и переход к III—V этапам орга-

ногенеза усиливают потребность в азоте озимых растений ранней весной.

Исследования показали высокую эффективность внесения азота в виде подкормки ранней весной. Внесение азота особенно эффективно при достаточной обеспеченности растений фосфором (Ратнер, 1954). Это достигается предпосевным внесением с осени фосфора и калия и весенней подкормкой азотом.

Как показали наши исследования (Куперман, 1958), очень важно дать азот растениям тогда, когда он может быть использован с максимальным эффектом для увеличения размеров зачаточного колоса и повышения числа колосков (при переходе к III—IV этапам органогенеза). Не менее важно, чтобы при внесении азотной подкормки весной эти этапы проходили относительно замедленно, с тем чтобы процесс дифференциации зачаточного колоса и закладки колосков был достаточно длительным для реализации потенциальной продуктивности озимой пшеницы. Чем раньше весной проведены подкормки азотом, тем выше эффективность подкормки. При подкормке значительно повышается морозостойкость озимой пшеницы, вдвое увеличивается число колосков (при оптимальном увлажнении и умеренной температуре воздуха) и реальная продуктивность колоса.

В районах, где уже во вторую половину зимы наблюдается переход от II к III этапу органогенеза, большое распространение получили приемы так называемой «зимней нитрификации» озимых. При этом в Чехословакии (Spaldon, Andreascik, 1964) и в Югославии (Dresgih, Jevtih, 1961; Capih, 1959) первую азотную подкормку приурочивают к переходу озимых растений к III этапу органогенеза (февраль, март), вторую подкормку — к началу V этапа органогенеза (конец марта, апрель) и третью подкормку (в целях повышения содержания белка в зерне) проводят на IX—X этапах органогенеза. В Италии, хотя и не уточняются сроки наступления этапов органогенеза, фактически подкормки также приурочиваются к ним.

Исследованиями Н. С. Авдониной и Е. В. Кузиной (1962) установлено, что одной из существенных причин, вызывающих значительное изреживание и даже гибель озимой пшеницы на подзолистых почвах в нечерноземной полосе СССР, является кислая реакция почв, большое количество подвижных форм алюминия, марганца и малоусвояемого азота. При внесении извести и создании почти нейтральной реакции почвы даже при относительно суровых метеорологических условиях отмечается высокий процент перезимовавших растений озимой пшеницы, а на кислых почвах озимые культуры сильно изреживаются и даже полностью гибнут. Так, например, на участке, где были внесены известь и навоз, сохранилось и

развились 363 продуктивных стебля, а на такой же почве без удобрений — всего 169 стеблей.

В вегетационных опытах с внесением в кислую почву аммиачных форм азотных удобрений (Авдонин, Кузина, 1962) повышалась кислотность почвы и содержание подвижных форм алюминия и марганца, и тем самым резко ухудшались условия «перезимовки» растений даже при отсутствии «критических» температур. Поэтому внесение азотных удобрений в условиях нечерноземной зоны без предварительного известкования почв отрицательно сказывается на зимостойкости растений.

Опытами этих же исследователей было показано, что внесение суперфосфата с осени не устраняет почвенной кислотности. Однако благодаря улучшению углеводного и белкового обмена, нарушенного при выращивании растений на кислых почвах, зимостойкость растений при внесении суперфосфата все же повышается.

Ныне широко распространяются новые сорта — Мироновская 808, Юбилейная 50, Кунцевская 45, Немчиновская 154, Аврора, Белоцерковская 198, Лютесценс 266, Одесская 26, которые сочетают хорошую зимостойкость и высокую продуктивность. Исследованию устойчивости новых сортов в разных почвенно-климатических зонах посвящены работы физиологов и селекционеров (Вареница, Пономарев, 1968; Мельцер, Пономарев, 1968; Полимбетова с сотрудниками, 1968; Боржковская, Усова, Богдевич, 1968; Лебедева, Чикаленко, 1968; Алиев, 1968; Федорова, Полишко, 1968; Кружичин, 1968).

Физиологами установлены сортовые различия в темпах прохождения этапов органогенеза и дифференциации конуса нарастания в осенний и ранневесенний периоды, в водоудерживающей способности и сосущей силе, в содержании слабо- и прочноудерживаемых фракций воды в листьях и особенно в узлах кушения.

Выяснено, что более зимостойкие сорта, как, например, Мироновская 808, характеризуются большим содержанием углеводов перед уходом в зиму и снижением активности дыхания. Ранней весной при возврате холодов растения Мироновской 808, по данным Ф. А. Полимбетовой, отличаются высокой прочностью связи хлорофилла с белком, длительным сохранением зеленых пигментов.

Исследования ферментных систем, динамика накопления сухого вещества, электропроводности тканей, устойчивости растений при прямом промораживании свидетельствуют, что селекционерами в СССР и США уже созданы сорта, близкие по зимостойкости к мировым стандартам (Лютесценс 329, Лютесценс 1060/10, Мянхарди) и в то же время значительно превосходящие их по потенциальной продуктивности, особен-

но на фоне высокой агротехники. Такие сорта, как Мироновская 808, Кунцевская 45, Пшенично-пырейные гибриды, приближаясь по зимостойкости к Лютесценс 329 и Ульяновке, превышают их по урожайности на 30—60% и более.

В связи с этим еще большее значение приобретает разработка методов ранней и точной диагностики зимостойкости для селекционной практики.

УСТОЙЧИВОСТЬ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ К ВЫПРЕВАНИЮ, ВЫМОКАНИЮ, ДЕЙСТВИЮ ЛЕДЯНОЙ КОРКИ И ДРУГИМ НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ УСЛОВИЯМ ОСЕННЕ-ЗИМНЕ-ВЕСЕННЕГО ПЕРИОДА. ЯВЛЕНИЯ ПОСЛЕДЕЙСТВИЯ ЗИМНИХ ПОВРЕЖДЕНИЯ

В зимний период наряду с вымерзанием озимых наблюдается действие на растения еще многих факторов, приводящих озимые посевы к изреживанию или гибели.

В районах с длительным залеганием снега, в течение 4—5 месяцев, особенно, с избыточным снеговым покровом, при неглубоком промерзании почвы растения озимой пшеницы чаще всего страдают от выпревания. При температуре на глубине узла кущения близкой к 0° растения расходуют запасы сахаров на дыхание и быстро истощаются. Ослабленные растения повреждаются весной при возврате даже не очень сильных морозов. Кроме того, они подвергаются действию грибных заболеваний. Грибы поражают сначала отмирающие листья и зачаточные стебли, а затем узлы кущения. Наиболее распространена снежная плесень *Fusarium nivale*. Выпревание чаще всего наблюдается во второй половине и в конце зимы, когда содержание сахаров в растениях уменьшается с 20—25 до 4—2%.

Широко распространенные представления о том, что гибель озимых под снеговым покровом связана с недостатком кислорода, были экспериментально подтверждены З. Г. Ракитиной, (1968). При полном вмерзании в лед содержание CO₂ в тканях растений возрастает до 20%, а O₂ — падает до 8—10%.

В целях прогноза перезимовки растений И. М. Петунин (1957) предложил определять вероятность выпревания озимых растений по скорости расхода сахаров на дыхание в зависимости от температуры почвы на глубине залегания узлов кущения. И. М. Петунин рассчитал расход сахаров на дыхание за сутки (в миллиграммах на 1 г сухого вещества) для температуры почвы от +7 до —10°, используя данные И. И. Туманова о том, что при температуре +7° в 1 час на 1 г сухого вещества расходуется 0,411 мг сахара; при 0°—0,218 мг, а при —7°—0,096 мг.

Исходя из этих данных расхода сахаров растениями за сутки и зная температуру почвы под снежным покровом, легко рассчитать, на сколько суток хватит растениям сахаров, на-

копленных в начале зимы, и определить начало голодания растений. По данным И. М. Петунина (1957) и В. А. Мойсейчик (1967), продолжительность гибели растений от выпревания (расход сахаров на дыхание, истощение растений, повреждение грибами) в нечерноземной зоне СССР составляет примерно 90—100 дней при температуре около 0° на глубине узла кущения и 110—130 дней — при температуре около —4°.

Конус нарастания у озимых растений, погибших от выпревания уже до схода снежного покрова, теряет тургор, мутнеет. В тех случаях, когда отмерли листья, а конус нарастания сохранился живым, наблюдается ненормальное вытягивание его в длину, однако верхушка даже после схода снега с полей остается недифференцированной. В последующем конус нарастания не развивается, не переходит к III—IV этапам органогенеза и, следовательно, не образует колоса.

В связи с этим, как указывает В. А. Мойсейчик (1957), число продуктивных стеблей в фазу выколашивания в 2—3 раза меньше общего числа стеблей, чем при весеннем обследовании, в период выхода озимых в трубку. При выпревании у некоторых частично сохранившихся растений проявляется «мнимое отрастание» (Куперман, 1948). Выпревание озимых на полях характеризуется наличием большого количества плешин на посевах в пониженных местах рельефа, где снежный покров высотой в 30 см устанавливается раньше и сходит позже, чем на ровных и возвышенных местах и склонах.

В районах, где озимые повреждаются от выпревания, растения гибнут и от вымокания, связанного с застоем воды при таянии снега во время оттепелей или ранней весной.

Осенью и в первую половину зимы застой воды менее опасен. Растения очень чувствительны к вымоканию в период прорастания, до образования зеленых всходов и затем во вторую половину зимы, когда они уже истощены. Для удаления избытка воды обычно применяется вертикальный дренаж, а также проводится грядковый посев или бороздование посевов ранней весной.

В годы с зимней гибелью или зимними повреждениями озимых посевов значительный ущерб урожаю наносит также так называемое «последствие» зимних повреждений. Эти явления связаны с частичным поражением органов или тканей растений низкими температурами или с истощением отдельных клеток конусов нарастания. Чаще всего поражаются надземные органы и сохраняются зачаточные листья и корневая система.

М. М. Салтыковский (1929), Ф. М. Куперман, М. И. Кучерявая (1936), Р. Мельцер (1967) наблюдали, что примерно через 15—20 дней после начала весенней вегетации на озимых посевах появляются резко отставшие по развитию и росту растения. В то время как одни растения нормально развиваются,

другие задерживаются в росте, у них замедляются процессы формирования зачаточного колоса (рис. 85). Если их по внешнему виду разделить на четыре группы (1 — не поврежденные;



Рис. 85. Внешний вид колосьев, формирующихся при разной степени поврежденности конуса нарастания низкими температурами в зимний период

Слева направо — колосья, развившиеся из конусов нарастания разной степени поврежденности

2 — слабо поврежденные; 3 — средневредные; 4 — сильно поврежденные), то можно по ряду признаков отметить их отставание в росте и развитии (Куперман, Кучерявая, 1936) (табл. 126—129).

Ранней весной растения разной степени поврежденности, судя по внешним признакам, внешне нормально растут и развиваются, нижние междоузлия стебля несколько вытягиваются в длину. Однако в связи с тем, что археспорогенез, микроспорогенез, дифференциация генеративных органов про-

Высота (в см) растений озимой пшеницы разной степени поврежденности

Группа	Ферругинеум 1239	Канред	Гостинанум 237	Альбидум 676	Зоря	Лютеценс 1060/10	Украинка 246	Эритро- спермум 917
1	15,7	15,5	16,8	12,8	16,8	14,8	14,5	14,5
2	12,2	12,8	13,5	10,7	12,5	12,0	11,8	12,5
3	8,6	2,4	10,8	8,5	10,0	10,0	9,4	10,0
4	6,0	6,2	8,2	6,3	6,0	7,0	6,5	8,0

ходят со многими аномалиями, у таких растений нарушаются процессы формирования колоса и приостанавливается рост верхних междоузлий стебля (рис. 86). В результате даже при



Рис. 86. Последствие зимних повреждений и ранневесенней засухи: растения выколашиваются с большим запозданием, колосья уродливые, недоразвитые, стерильные

самых оптимальных условиях весны и лета, в зависимости от того, какие органы растений, либо какие ткани в этих органах, были сильнее повреждены, последствие зимних повреждений сказывается на числе выколосившихся растений (табл. 127), на высоте растений, на размерах колоса (табл. 128) или на числе и весе зерен с одного колоса (табл. 129).

Таблица 127

Число выколосившихся озимых растений в группах разной степени поврежденности (в % к числу сохранившихся)

Группа	Ферруги- неум 1239	Капред	Гостиа- нум 237	Альбидум 676	Зоря	Лютесценс 1060/60	Украи- ника 246	Эритро- спермум 917
1	100	100	100	100	100	100	100	100
2	84,4	100	100	100	100	100	100	100
3	85,2	91,4	93,5	97,0	96,4	97,3	96,4	66,7
4	50,0	93,9	79,4	71,1	85,0	71,5	83,4	67,9

Таблица 128

Величина колоса в разных группах по степени поврежденности (в % к первой группе)

Группа	Ферруги- неум 1239	Капред	Гостиа- нум 237	Альбидум 676	Зоря	Лютесценс 1060/10	Украи- ника 246	Эритро- спермум 917
1	100	100	100	100	100	100	100	100
2	107,6	108,4	94,7	106,1	80,4	87,2	97,9	93,9
3	84,0	82,8	76,1	102,0	86,9	96,1	90,8	95,8
4	63,0	75,9	76,1	85,7	84,8	62,5	75,4	72,1

Таблица 129

Вес зерна в среднем с одного растения (в % к первой группе)

Группа	Ферруги- неум 1239	Капред	Гостиа- нум 237	Альби- дум 676	Зоря	Лютесценс 1060/10	Украин- ка 246	Эритро- спермум 917
1	100	100	100	100	100	100	100	100
2	61,7	41,3	61,1	75,0	109,1	48,0	52,9	50,7
3	46,4	43,5	31,4	41,8	78,2	26,1	52,6	37,8
4	25,0	24,0	34,3	27,3	63,6	16,8	16,2	28,9

При этом проявляются определенные сортовые различия как по реакции сортов на зимние повреждения, так и по способности их к регенерации. Как и следовало ожидать, в наименьшей степени последствие зимних повреждений отражается на весе 1000 зерен. Не только низкие температуры, но и как уже указывалось, и выпревание также оказывает определенное последствие на дальнейшее развитие, рост и органогенез растений озимой пшеницы. Выпревание зимой 1965/66 г. отрицательно сказалось на высоте растений, числе зеленых листьев, прохождении этапов органогенеза, коэффициенте кустистости, длине конуса нарастания и числе колосков в колосе (табл. 130).

**Влияние зимних повреждений (выпревания) на рост, развитие
и органогенез растений озимой пшеницы в Подмоскье
(по Мельцеру, 1967)**

Сорт	Группа по степени повреждений*	Высота растений, см	Число зеленых листьев	Этап органогенеза	Длина конуса нарастания, мм	Число колосков в колосе	Число боковых побегов
Мионовская 808	1	75	3,3	VIII	94	18	1,2
	2	52	3,3	VII	60	14	0,2
	3	37	2,8	VII	25	12	0,2
ППГ 186	1	85	3,4	VIII	100	19	1,0
	2	56	3,4	VII	71	17	0,6
	3	40	3,4	VII	28	13	0,6
Кунцевская 45	1	76	3,3	VIII	109	18,8	1,2
	2	50	3,0	VII	58	15,2	0,0
	3	49	3,0	VII	49	16,5	0,0
	4	34	3,2	VII	16	14,4	0,0
Фанал	1	58	4,2	VII	54	19,9	1,1
	2	39	4,0	VII	23	17,6	0,3
	3	38	3,8	VI—VII	24	15,5	0,0
	4	25	3,3	VI—VII	8	14,2	0,0
Эрос	1	66	3,5	VII	53	19,4	1,5
	2	42	3,9	VII	20	19,0	0,6
	3	43	3,5	VII	13	18,0	0,3
	4	27	3,2	VI—VII	5	13,3	0,0
Хохланд	1	52	3,9	VII	47	19,9	2,1
	2	40	4,1	VII	20	17,2	1,6
	3	31	3,9	VI—VII	8	15,2	1,2
	4	25	3,2	VI—VII	5	12,8	0,0

* 1 — нормальные; 2 — слабо поврежденные; 3 — средне поврежденные; 4 — сильно поврежденные растения.

К числу неблагоприятных факторов перезимовки озимых пшениц относится действие ледяных корок, которые образуются в районах с неустойчивым снеговым покровом в результате частого чередования морозов и оттепелей. Различают ледяную корку висячую, образующуюся в виде ледяной пленки над растениями или на поверхности снега, и ледяную корку притертую, когда лед над почвой и в почве образует единый ледяной или ледово-снеговой слой.

В тех случаях, когда корка тонкая висит над снегом, она не только не приносит вреда, но иногда даже оказывает положительное влияние, создавая определенный микроклимат для озимых растений. Если же висячая тонкая ледяная корка образуется непосредственно над растением, то в дни оттепелей солнечные лучи, проникая через лед, могут вызвать ожоги листьев.

Почти все исследователи сходятся в мнении о вредоносности притертых ледяных корок, однако они по-разному объясняют ее вредное действие. А. А. Рихтер и А. И. Гречушников (1932) обнаружили образование спирта в клетках растений из-за дефицита свободного кислорода под ледяной коркой. И. И. Туманов (1940) высказал предположение, что причиной гибели под ледяной коркой является вымерзание растений, так как содержание кислорода под ледяной коркой составляет приблизительно 20%. Как известно, переход растений от аэробного дыхания к анаэробному происходит при содержании кислорода в воздухе примерно около 9—9,5%.

Ледяная корка, по данным И. И. Туманова (1940), Ф. М. Куперман (1956), М. Милославского, Д. Дрезгича, П. Катича, Б. Спасоевича (1964), вызывает давление льда на ткани растения, увеличивает процессы мацерации и нередко гибель растений под ледяной коркой наступает при более высокой температуре, чем обычно при вымерзании. Так, по данным Ф. М. Куперман (1936), озимая пшеница Украинка зимой при бесснежье повреждалась при температуре $-17,3^{\circ}$, а в аналогичных условиях под ледяной коркой растения погибали при температуре $-14,8-15,3^{\circ}$.

По данным В. М. Личикаки и Р. М. Шелудякова (1967), гибель растений зависит от толщины ледяной корки при длительном ее действии, что показано ниже.

Средняя толщина ледяной корки, см	Число погибших растений озимой пшеницы
0,1 — 1,0	0 — 10
1,1 — 2,0	11 — 20
2,1 — 3,0	21 — 30
3,1 — 4,0	31 — 45
4,1 — 5,0	46 — 60
5,0	60

В тех случаях, когда ледяные корки быстро тают, вредоносность их уменьшается и зависит от уровня отрицательных температур, при которых они образовывались. При температуре от -8 до -10° вредоносность их в 2—2,5 раза меньше по сравнению с теми случаями, когда ледяная корка образовывалась при резком переходе от оттепели к температуре от -12 до -15° .

Резкая смена оттепелей морозами в бесснежные зимы часто приводит к так называемому выпиранию растений, когда в

почве ледяная прослойка несколько приподнимает самый верхний (2—2,5 см) слой почвы, а затем после оттаивания почва оседает. Если выпирание наблюдается ранней весной, то прикалывание и прижимание растений к почве может вызвать рост новых корешков и тем значительно снизить вред от выпирания. При выпирании узел кушения оголяется, обезвоживается, растения сильно повреждаются и даже гибнут (Лебедев, Талаев, 1928; Клунный, 1935; Васильев, 1947). К числу эффективных мер по борьбе с выпиранием можно отнести и селекцию растений с корнями, более устойчивыми к разрывам при их растяжении, а также посев в хорошо осевшую почву, с тем чтобы семена при посеве ложились на твердое ложе.

Наряду с гибелью растений от выпирания встречаются повреждения растений от выдувания поверхностных слоев бесструктурной почвы на открытых степных пространствах. Осенью при выдувании оголяются узлы кушения, которые сильнее в этих случаях подвергаются действию низких температур, а несущиеся с большой скоростью песчинки почвы наносят механические повреждения листьям и узлам кушения. Ранней весной выдувание приводит к гибели растений от иссушения. Выдувание наблюдается на Украине, Северном Кавказе, в Западной Сибири, Казахстане. В этих районах посев озимых по кулисам обычно смягчает действие ветров и уменьшает вредоносность выдувания.

Выдувание и выпирание растений часто сочетаются с другими проявлениями зимне-весенней засухи. В отдельные годы при бесснежье и солнечной погоде листья высыхают, так как транспирация и подача воды из замерзшей почвы не может осуществляться. Повышенная концентрация клеточного сока, а также сильное пересыхание тканей приводят к коагуляции белков протоплазмы.

Очень редко на растения действуют какие-либо единичные неблагоприятные факторы. Чаще всего они действуют в совокупности; ослабленные растения вслед за вымерзанием поражаются снежная плесень; еще чаще плесень повреждает растения, истощенные от длительного пребывания под избыточным снеговым покровом. Нередко растения, легко перенесшие в первую половину зимы действие «критических» температур, во вторую половину зимы, когда большая часть защитных веществ уже израсходована, сильно повреждаются при небольших морозах; потеря закалки при длительных оттепелях в первую половину зимы сравнительно быстро компенсируется за счет запасов углеводов, однако закалка почти не восстанавливается к концу зимы; растения, незначительно поврежденные морозом, гибнут от вымокания при кратковременном застое воды, и, наоборот, здоровые, не ослабленные морозами растения сравнительно легко переживают более длительное пребывание под водой.

Все это свидетельствует о том, что зимостойкость — сложное явление, и для анализа состояния растений, так же как для оценки их устойчивости и особенно прогноза перезимовки, необходимо располагать системой разнообразных методов определения морозостойкости, снегостойкости и регенерационных свойств растений.

МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЗИМОСТОЙКОСТИ РАСТЕНИЙ

Для исследования зимостойкости растений предложено большое количество различных принципов, методов, подходов и не меньшее число различных методик. Все они могут быть разделены на три основные группы:

а) полевые методы испытания зимостойкости разных сортов и оценки агротехнических приемов защиты озимых посевов в осенне-зимне-весенний периоды, а также изучения последствий зимних повреждений в полевых условиях. При этом наряду с использованием естественных комплексов условий перезимовки, определения зимостойкости ведутся и путем усиления действия отдельных неблагоприятных факторов в полевых условиях (создание оголенных от снега участков на посевах озимых растений, покрытие их избыточным снеговым покровом, создание искусственной ледяной корки, зимне-весенней засухи);

б) прямые лабораторные методы изучения зимостойкости, при которых используются специальные установки для изучения действия пониженных температур или лаборатории искусственного климата. При этом растения выращиваются с момента посева в условиях лабораторного режима (в термостатированных теплицах, холодных оранжереях, вегетационных домиках) или в полевых условиях, а затем в виде монолитов с почвой, чаще в виде «пучков» растений (без почвы) подвергаются промораживанию и последующему отращиванию в лабораторно-тепличных условиях;

в) косвенные методы определения зимостойкости, преимущественно методы определения морозостойкости озимых растений. К их числу относятся определения содержания защитных веществ в органах, тканях и клетках озимых растений (олигосахаров, моно- и дисахаридов), измерения концентрации клеточного сока, определения содержания сухого вещества, измерения электропроводности в вытяжках из замороженных растений, а также определения жизнеспособности тканей и клеток путем обработки их осмотически действующими веществами.

Г. А. Самыгин с сотрудниками (1967, 1968) предложил методику быстрого определения относительной морозостойкости образцов пшеницы путем промораживания проросших до определенной степени семян и сравнения их выживания с кон-

тролем. Этим методом в течение 4 недель при наличии термостатов для проращивания семян и холодильников с регулируемыми температурами от +1 до —20° для закаливания проростков и последующего их промораживания можно оценивать относительную морозостойкость большой коллекции сортов. В качестве контроля (или индикатора) следует брать сорт, морозостойкость которого известна. При этом те образцы, у которых процент выживших семян выше, чем у контроля, можно считать более морозостойкими и, наоборот, образцы, у которых после промораживания процент сохранившихся проростков меньше, чем в контроле, следует считать менее морозостойкими. Эта методика позволяет разделить сорта на резко отличные по морозостойкости группы.

Так как морозостойкость растений сильно изменяется в зависимости от условий закаливания, то физиологами в последние годы проделана большая работа по разработке методики закаливания растений в кондиционированных камерах с электрическим освещением. Наличие таких камер позволяет обеспечить возможность определения устойчивости растений, предварительным закаливанием в любое время года независимо от погоды. Для того чтобы использовать этот метод, необходимо было выяснить, в каких условиях проявляется максимальная потенциальная морозостойкость сорта.

Наиболее высокую морозоустойчивость у озимых пшениц можно получить при температуре близкой к 0° и сравнительно высокой интенсивности освещения (10—12 тыс. лк) под лампами с наибольшим излучением в красной части спектра. При круглосуточном освещении высокая морозостойкость достигается через 7—10 дней, а в условиях 8—10-часового дня морозоустойчивость развивается медленнее и достигает максимума только к концу третьей недели. Как указывает Т. И. Трунова (1967), при относительно высокой температуре (+10, +12°) даже при самом благоприятном режиме у растений не развивается высокая морозоустойчивость. В период лабораторного закаливания в клетках растений накапливаются моно-, ди- и олигосахара. Однако описанный метод закаливания требует больших затрат из-за высокой стоимости оборудования и эксплуатации охлаждаемых помещений.

В связи с этим И. И. Тумановым и Т. И. Труновой (1963, 1967) разработан более доступный для селекционных учреждений способ проведения первой фазы закаливания растений в темноте с заменой фотосинтеза накоплением сахаров путем поглощения их из растворов при низкой положительной температуре (около 0, +1°). Для этого растения озимой пшеницы выращивают в почве до фазы кущения, после чего их выкапывают с частью корней, отмывают от почвы и «пучками» (по 20—25 экземпляров) помещают в стеклянные стаканы объемом 50 мл, заполняемые на $\frac{1}{3}$ 12%-ным раствором сахарозы.

Как видно из данных, приведенных Т. И. Труновой (1967), растения при температуре $+2^{\circ}$ могут закаливаться в течение 14 дней не хуже, а в ряде случаев и лучше, в темноте по сравнению с полевыми условиями и кондиционированными камерами. После закалывания в темноте даже при температуре промораживания до -23° сохранялось 100% живых растений (табл. 131).

Таблица 131

Количество живых растений (в %) после промораживания при различных температурах (закалывание в течение 14 дней при $+2^{\circ}$) (по Труновой, 1967)

Температура, $^{\circ}\text{C}$	Закалывание в почве при электрическом освещении	Закалывание в темноте в растворе 12%-ной сахарозы
-14	100	100
-20	100	100
-23	80	100
-26	10	50

При закалывании растений на растворе сахарозы большое значение имеет температурный режим и концентрация сахарозы. Наиболее высокая морозостойкость (до -23° , -25°) достигалась при температуре $+1$, $+2^{\circ}$; при более высокой температуре ($+5^{\circ}$) морозостойкость растений была равна лишь -17 , -18° ; а при $+15^{\circ}$ морозостойкость растений была всего на 2—3° выше контрольных. Т. И. Трунова (1967) отмечает, что способность накапливать сахара у растений проявлялась при температуре от $+1$ до $+15^{\circ}$, однако по морозоустойчивости и по закалке они в зависимости от температуры сильно различались. Таким образом, Т. И. Трунова подтвердила выводы Ф. М. Куперман (1935), что не всегда большое количество сахаров соответствует высокой морозостойкости растений, но что резкое уменьшение содержания сахаров у пшеницы, почти как правило, сопровождается падением морозоустойчивости.

Для озимых пшениц, по данным Т. И. Труновой (1967), оптимальные концентрации сахарозы для закалывания находятся в пределах от 12 до 20% для яровой и слабозимостойкой озимой пшеницы и около 10% для средне- и высокозимостойких сортов.

При температуре $+2$, $+3^{\circ}$ раствор можно не менять в течение всего периода закалки (14 дней). При более высокой температуре ($+5^{\circ}$) на растворе сахарозы могут поселяться грибки; если такая опасность появляется, то можно, как указывает Т. И. Трунова (1967), добавлять к раствору каплю толуола.

Рекомендуемый Т. И. Труновой (1967) лабораторный метод закалывания озимых на растворе сахарозы в темноте очень удешевляет работу по оценке морозоустойчивости растений. Про-

мораживание этим методом подготовленных «пучков» растений при разных температурах делает возможным дать одновременно детальную оценку морозоустойчивости большого числа образцов.

Для того чтобы обеспечить вторую фазу закаливания, рекомендуется «пучки» растений, извлеченные из раствора сахара, постепенно охлаждать в холодильных шкафах, а затем испытывать их при низких температурах. Так, в опытах Т. И. Труновой закаленные растения испытывали по следующей схеме: три дня при -3° , -4° , один день при -6° , -7° , один день при -9° , -10° . После суточного промораживания при -13° часть растений извлекалась для анализа, затем температуру на сутки понижали до -16° , на следующие сутки — до -20° , потом до -23° и, наконец, до -26° . Таким образом, устанавливались «критические» температуры для разных сортов или образцов, подвергнутых предварительно различным обработкам.

Следует отметить лишь, что в этом случае, кроме такого фактора, как уровень температуры, действует еще и продолжительность промораживания. Это, как показали наши с А. Н. Тищенко опыты, может быть не безразличным для эффекта действия пониженных температур (табл. 132). Одни и те же температуры при длительном промораживании оказывают по сравнению с кратковременным значительно более губительное действие.

Таблица 132

Влияние продолжительности промораживания растений озимой пшеницы Ферругинум 1239 на количество сохранившихся растений (в %) (по Куперман, 1936)

Продолжительность промораживания, дни	$-12,5; -13,5^{\circ}$	$-15; -16^{\circ}$	$-17,5; -18,5^{\circ}$
2	92,0	69,8	70
5	100,0	69,0	8
8	80,0	69,7	8
12	67,0	32,0	6

Следовательно, в зависимости от того, для каких районов предназначены сорта — Украины и Северного Кавказа, где наблюдаются кратковременные, резкие снижения температуры или для Западной Сибири и Казахстана, где морозы длительны и температура на глубине узла кушения в течение нескольких дней, а иногда и недель, бывает ниже «критической», — следует выбирать разные методы оценки морозостойкости озимой пшеницы.

Наиболее исчерпывающим методом анализа перезимовки растений, сочетающим оценку их устойчивости, диагностику

состояния растений зимой и возможность прогноза перезимовки и урожая в любом пункте и на больших территориях можно считать ныне уже принятый и дополненный Гидрометеослужбой СССР метод картографирования решающих комплексов перезимовки растений (Куперман, 1936, 1939; Чирков, 1955, 1956; Батыгин, 1961; Мойсейчик, 1967; Личикаки, 1968).

Исследования агрометеорологов, использовавших методы математической статистики (Борисоглебский, 1957; Личикаки, 1955, 1968; Мойсейчик, 1963, 1967; Шульгин, 1967; Яковлев, 1966) для определения связей между различными факторами и состоянием растений позволили значительно уточнить прогнозы перезимовки растений.

При этом, однако, усилилась необходимость сочетания метода картографирования решающих комплексов перезимовки со спорадическими определениями в холодильных камерах критических температур и наблюдениями за состоянием конуса нарастания у пшениц.

Система диагностики состояния озимых, проводимая согласно методу картографирования решающих комплексов и перезимовки в осенне-зимне-весенний период, схематично изображена на рис. 87.

Ознакомление с системой диагностики показывает, что перезимовка озимых культур характеризуется не только ходом метеорологических факторов, но и состоянием развития и роста растений, предопределяемым сортовыми особенностями и уровнем агротехники. Нанесение на карту той или иной области всех указанных в схеме показателей и данных наблюдений за осенне-зимне-весенний период дает возможность определить

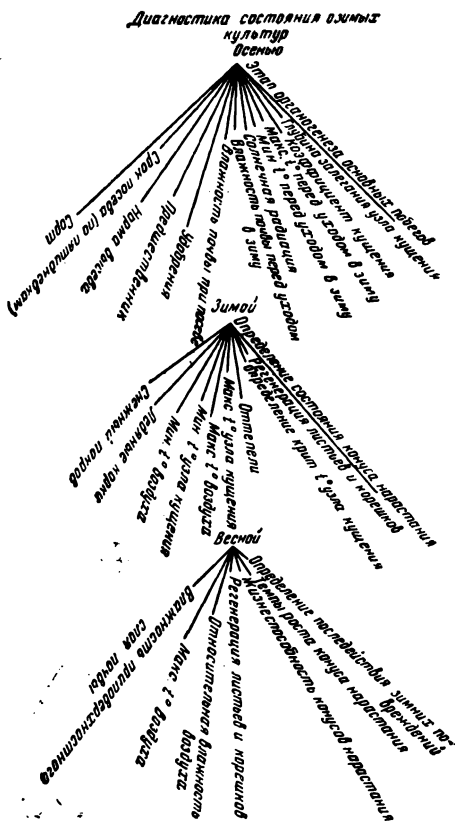


Рис. 87. Схема наблюдений за состоянием посевов озимых культур в осенне-зимне-весенний период (по Куперман, 1959)

еще с осени районы с ослабленными посевами озимых и процентное соотношение в каждом районе посевов, в разной степени подготовленных к перезимовке. Таким образом, осуществляется предварительный прогноз перезимовки озимых на больших площадях. Систематические наблюдения за всем комплексом зимних условий позволяют выявить районы и удельный вес в них групп площадей озимых посевов с разной степенью повреждения растений. И, наконец, картографирование решающих комплексов, проводимое ранней весной, уточняет данные о состоянии озимых посевов после перезимовки.

Вся эта система наблюдений, предложенная для определения состояния озимых на больших площадях в масштабе республики или области, в настоящее время может быть рекомендована и для использования в каждом крупном хозяйстве. В этих случаях данные об условиях развития, роста и закаливания растений должны, начиная с осени, отмечаться на почвенных картах полей колхоза или совхоза.

Сочетание метода картографирования и определения решающих комплексов перезимовки с методом биологического контроля путем прямой диагностики состояния озимых по конусу нарастания (Куперман, 1939, 1955, 1957, 1959; Борисоглебский, Куперман, 1956; Гурилева, 1959; Власюк, Гурилева, 1959) дает возможность в каждом хозяйстве иметь точную картину состояния посевов озимых культур на протяжении всего осенне-зимне-весеннего периода на каждом отдельном участке.

Методика определения жизнеспособности растений по состоянию конуса нарастания такова.

Установив с осени в двух-трех местах ближайших к усадьбе озимых посевов почвенные коробки Низенькова с минимальными термометрами, можно до наступления температуры -16 , -17° на глубине залегания узлов кушения озимых, не чаще одного-двух раз в месяц брать с разных участков растения для просмотра конусов нарастания. В тех случаях, когда в хозяйстве не имеется минимальных термометров, можно пользоваться измерениями высоты снежного покрова и температуры воздуха, по которым, используя график, составленный Шульгиным (рис. 88), определять минимальную температуру на глубине залегания узлов кушения. Если эта температура опускалась даже на короткое время ниже -16° , образцы озимых с каждого участка следует брать уже не реже одного раза в 10 дней, а с приближением весны и после схода снежного покрова регулярно один раз в пять дней. При этом на полях с неровным рельефом или неравномерным распределением снега образцы озимых для просмотра надо брать отдельно на участках поля с недостаточным и избыточным снеговым покровом. С поля площадью до 10 га рекомендуется брать по две-три пробы, до 50 га — по три-четыре, от 50 до 100 га — по

четыре и больше 100 га — пять проб. В каждой пробе должно быть 50 растений.

У живых растений конус нарастания белый или бледно-зеленый, с хорошо выраженным тургором всех тканей, а у погибших растений характеризуется полной потерей тургора, помутнением клеток и появлением желто-бурой и даже коричнево-желтой окраски (рис. 89). Конуса нарастания, повреж-

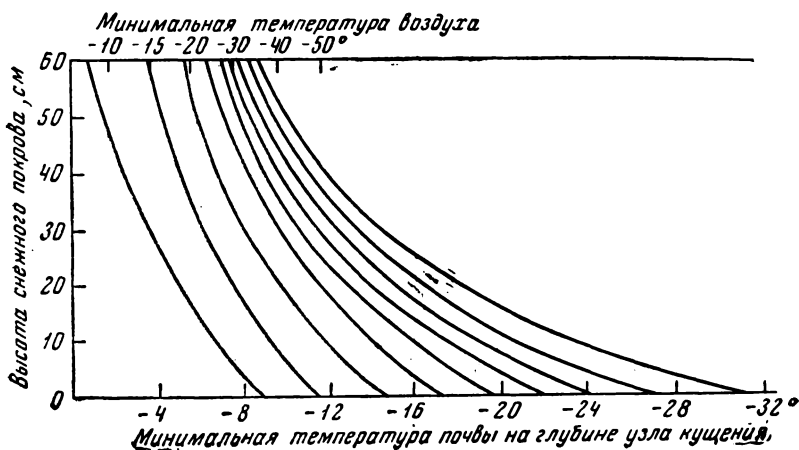


Рис. 88. График связи минимальной температуры почвы на глубине 3 см с минимальной температурой воздуха и высотой снежного покрова (по Шульгину А., 1967)

денные вредителями, деформируются и приобретают бурую окраску.

Для оценки жизнеспособности конусов нарастания, согласно методическим указаниям, составленным П. А. Власюком и М. А. Гурилевой (1959), делаются срезы через узел кущения и конус нарастания, которые затем помещают в 0,3% -ный раствор кислого фуксина. Живые клетки конуса нарастания после промывания от фуксина остаются бесцветными или бледно-зеленоватыми. Погибшие клетки конуса нарастания, как и ткани узлов кущения, становятся ярко-красными, а слабо поврежденные — светло-розовыми.

Наиболее важное значение имеют определения состояния озимых во вторую половину зимы и ранней весной. Часто еще до схода снега, но особенно после его схода и потепления можно отметить резкие изменения в состоянии конуса нарастания, происходящие в связи с переходом растений к следующим этапам органогенеза (см. рис. 89 и 90). У живых неповрежденных растений появляются зачатки колосковых бугорков (IV этап органогенеза).

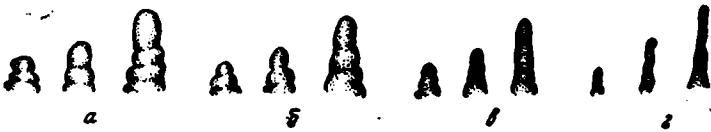


Рис. 89. Местонахождение и внешний вид конусов нарастания разной степени поврежденности (по Куперман, 1956)
 а — неповрежденные; б — слабо поврежденные; в — сильно поврежденные; г — погибшие

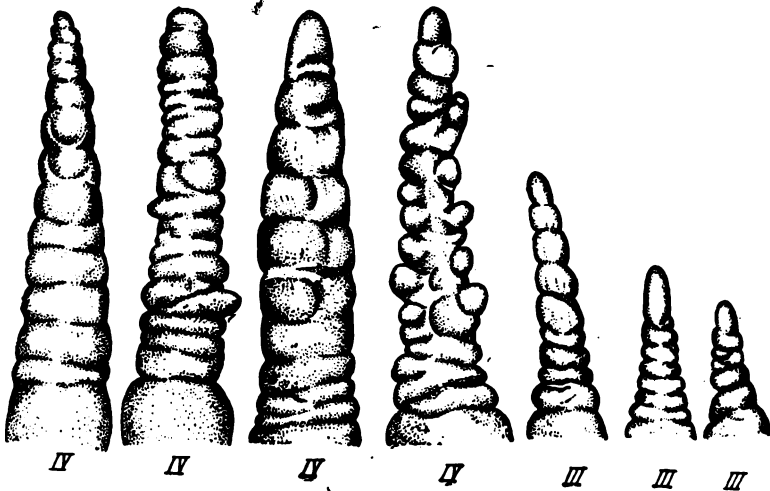


Рис. 90. Внешний вид конусов нарастания весной у нормально перезимовавших растений пшеницы (III—IV этапы органогенеза)

Поместив растения, взятые с поля до схода снега, в теплицу в условия круглосуточного освещения, легко определить переход растений к III—IV этапам органогенеза. Этот метод, рекомендованный еще в 1934 г. (Куперман, 1936), используется не только метеорологами, но и селекционерами для ранней диагностики гибридов.

Диагностируя состояние посевов с помощью биологического контроля, можно при помощи агротехнических приемов еще задолго до конца осенней вегетации значительно повысить урожайность озимых культур.

Среди агрономов до сих пор распространено мнение, что агротехнические приемы осеннего ухода за озимыми культурами сравнительно малоэффективны. Объясняется это тем, что по внешнему виду осенних побегов у озимых культур очень трудно бывает определить характер повреждений и особенно скрытостебельными вредителями. Поэтому обычно меры по улучшению поврежденных посевов с осени своевременно не принимаются. Когда же повреждения становятся явными, помочь посевам зачастую очень трудно. В этом отношении только систематические наблюдения за состоянием конусов нарастания могут подсказать конкретные и зачастую весьма эффективные приемы ухода за посевами. Так, например, осенью при медленном росте личинок шведской мухи внутренний лист растения увядает не сразу и диагностировать повреждение конуса нарастания можно только путем его тщательного препарирования и осмотра. Если осенью отмечены заметные повреждения конусов нарастания озимой пшеницы скрытостебельными вредителями, посевам необходимо пророборонить тяжелыми боронами, чтобы осенью же вызвать дополнительное кущение и обеспечить появление новых побегов, из которых летом сформируется колос.

Если из-за дефицита влаги озимые осенью слабо раскустились и продуктивных побегов на 1 м² явно недостаточно, очень важно установить, на каком этапе органогенеза в это время они находятся. Если растения находятся на I этапе органогенеза, необходимо срочно поперек направления рядков подсеять семена этого же сорта, чем можно увеличить число продуктивных побегов, не создавая опасности многоярусности стеблестоя к уборке. Слабо раскустившиеся растения и поздние всходы уйдут в зиму, находясь на одном этапе. Если же слабо развитые растения при разреженном стеблестое уже завершили II этап органогенеза и переходят к III этапу, подсев производить не следует, так как стеблестой будет невыровненный, что повлечет за собой потери зерна. В этом случае лучше осенью посевам пророборонить, с тем чтобы усилить осеннее кущение, а ранней весной подкормить органико-минеральными удобрениями, чтобы повысить урожай за счет увеличения размера колоса.

При ранних сроках сева и теплой осени озимые растения в отдельные годы могут завершить стадию яровизации и до зимы полностью перейти к III этапу органогенеза. При этом в южных районах наблюдается вытягивание листьев и рост стебля без дальнейшей дифференциации конуса нарастания. В этих случаях очень полезно раннее осеннее подкашивание, предохраняющее озимые от завершения III этапа органогенеза и, следовательно, резкого снижения их зимостойкости.

В отдельные годы осенью в степных районах, когда озимые завершают стадию яровизации и полностью переходят к III и частично даже к IV этапу органогенеза, зимостойкость их резко снижается. Для предотвращения возможных повреждений таких ослабленных посевов нужно осенью подкормить их фосфорно-калийными удобрениями и принять меры по снегозадержанию.

Не меньшее значение имеют приемы весеннего ухода за озимыми посевами. Все посева как можно раньше весной следует подкормить азотно-фосфорными удобрениями. Это ускоряет завершение стадии яровизации недоразвитых точек роста до наступления устойчивых весенних высоких температур.

Как показали наши исследования, с помощью удобрений можно в значительной степени уменьшить неблагоприятное влияние различных факторов — низких температур зимой или слишком высоких температур весной и даже некоторого дефицита влаги в почве. Особо важно создать для озимых растений благоприятные условия питания к моменту перехода их к IV этапу органогенеза, когда идет закладка колосковых бугорков. Подкормки способствуют значительному увеличению числа колосков (в наших опытах с 14 до 30), а также в последующем (на V этапе) и числа цветков в колосках, и, следовательно, улучшают озерненность колоса, особенно в условиях оптимального увлажнения почвы и умеренной температуры воздуха. Запоздание с проведением подкормок даже при хорошем увлажнении почвы не может значительно изменить озерненность колоса.

Чем раньше весной и, следовательно, при более умеренных температурах, у растений закладываются колосковые бугорки (IV этап органогенеза), тем большее число их формируется в колосе и тем выше потенциальная и реальная продуктивность растений.

Различную эффективность весеннего боронования озимых посевов обычно объясняли лишь разным состоянием поверхностных слоев почвы — наличием или отсутствием почвенной корки и степенью увлажненности почвы. Между тем, как показали наблюдения, проведенные в самых различных зонах (Куперман, 1950, 1958), весеннее боронование непосредственно влияет и на формирование нормально развитого зачаточного колоса. Боронованием можно не только разрушить почвенную

корку, разрыхлить верхние слои почвы, усилить доступ воздуха к корням растений и тем интенсифицировать микробиологические процессы в почве, но и освободить растения от отмерших побегов и листьев и улучшить освещенность конусов нарастания. Особенно важно весеннее боронование для переросших озимых в годы с медленным таянием снега. В этих случаях при задержке с весенним боронованием может проходить необратимое вытягивание конуса нарастания без нормальной его дифференцировки на колосковые бугорки. Такие побеги без видимых причин отмирают, не достигая фазы выхода в трубку, в результате резко снижается урожай.

Сгребание отмерших листьев ранней весной с последующим вторичным боронованием для улучшения водного и пищевого режимов, как правило, всегда эффективно на посевах озимых культур, особенно в северных районах.

Наряду с прямыми методами определения морозостойкости растений и морфофизиологическим методом (биологический контроль за озимыми культурами), а также применением картографирования решающих комплексов перезимовки на больших территориях актуальное значение имеют косвенные методы.

К числу косвенных методов относится определение динамики углеводов в листьях и узлах кущения растений, анализ гидролитической активности ферментов, учет общего содержания воды и отдельных ее фракций, изменение электропроводности тканей, исследования степени и характера обособления протоплазмы в разные периоды осени и зимы. Исследования зимостойкости растений с помощью этих методов приведены в главах, посвященных общим закономерностям зимостойкости и засухоустойчивости. Что касается техники применения этих методик, то они описаны в руководствах, указанных в списке литературы.

ХОЛОДОСТОЙКОСТЬ ПШЕНИЦЫ

Как уже указывалось, озимые, полуозимые сорта пшеницы и так называемые двуручки, т. е. сорта, которые можно высевать поздней осенью или ранней весной, в вегетирующем состоянии переносят пониженные положительные температуры, и даже температуры несколько ниже 0° (от -1 до -10°) без повреждения на I—II этапах органогенеза. Что касается яровой мягкой пшеницы, то многие сорта также в вегетирующем состоянии, на II этапе органогенеза легко переносят понижение температуры до -5 , -8° . Однако такие подвиды, как твердая пшеница, круглозерная и тургидум в разной степени повреждаются уже при пониженных температурах, близких к 0° (от $+1$ до -2°).

Внешне повреждения растений у твердой пшеницы проявляются в хлоротических полосах на листьях, постепенной дегенерации хлоропластов и их распаде. У растений, поврежденных при температуре 0—2°, наблюдается изменение клеток верхушечной меристемы в конусах нарастания. На II этапе органогенеза отмечается потеря тургора, побурение и гибель клеток в разных зонах конуса нарастания, которая проявляется нередко уже при переходе растений к III этапу органогенеза. Очень часто при повреждении растений твердой пшеницы температурой +1, +2° наблюдается длительная задержка в развитии на II этапе органогенеза, и конус нарастания отмирает через 15—40 дней, не переходя к III—IV этапам.

Как показали наблюдения А. И. Носатовского (1965), влияние пониженных температур на всходы растений яровых пшениц зависит от влажности почвы. Избыточная влажность почвы (90%) приводит к гибели яровой пшеницы при —4,5°, а при влажности 30% растения переносят кратковременные понижения температуры до —11, —13°. Однако в этих случаях в последующем проявлялись аномалии в развитии колоса, что свидетельствовало о наличии внешне мало заметных повреждений клеток конуса нарастания.

Растения твердой яровой пшеницы, перенесшие даже кратковременное действие пониженной температуры в период появления второго и третьего листа, особенно в фазу кущения, запаздывали в развитии, урожай уменьшался.

Значительно снижается холодостойкость яровых пшениц при переходе к III—IV этапу органогенеза, в фазе выхода в трубку. Известны случаи, когда длительное снижение температуры воздуха до 0 +1° в этой фазе вызывало массовые повреждения конусов нарастания и значительную задержку в развитии растений.

Известно, что при очень низкой температуре почвы поступление воды в корни сильно задерживается и не покрывает ранней весной трату ее в процессе транспирации. Водный дефицит на холодных почвах приводит к задержке развития и роста растений.

Последующие работы В. П. Дадыкина (1952), М. В. Журавлевой (1953), А. И. Коровина с сотрудниками (1961, 1968) показали, что низкая температура почвы тормозит поглощение воды, а также азота и фосфора.

Сарич и Чурич (Sarič, Čurič, 1965) изучали поглощение радиоактивных элементов фосфора, кальция и серы 15-дневными проростками пшеницы при температурах 4—5°, 19—20° и 29—30°. Оказалось, что максимум поглощения находился при температуре 19—20°; при 4—5° поглощение этих элементов резко уменьшалось. А. И. Коровин с сотрудниками (1964) установили, что на холодных почвах в ранние фазы развития у

растений задерживается включение фосфора в нуклеопротейды и фосфатиды и снижается интенсивность дыхания.

Влияние кратковременного воздействия температурами от 0 до -2° на изменение некоторых физиологических процессов пшеницы наблюдала А. П. Николаева (1964). Растения трех сортов пшеницы выращивали на смеси Кнопа до появления второго листа, затем переносили в холодильник, где подвергали действию температуры около -2° в течение 4 час и вновь возвращали их в теплицу. До охлаждения, сразу после его прекращения и затем спустя 4 и 24 час в листьях и корнях определяли интенсивность дыхания, проницаемость протоплазмы по выходу электролитов и содержание сахаров. Выяснилось, что у таких сортов, как Эритроспермум 841 (Краснокутской селекции), Аленькой (местный сорт Алтайского края) дыхание возрастало в 1,5—2 раза как в корнях, так и в листьях. У итальянского сорта Сенатор Каппелли интенсивность дыхания после охлаждения снизилась по сравнению с контролем в два раза. Охлаждение оказало также действие на проницаемость протоплазмы. Удельная электропроводность у всех сортов после охлаждения снизилась. При этом наименьший выход электролитов был у растений сорта Эритроспермум 841, а наибольший — у растений сорта Сенатор Каппелли.

Исследования влияния заморозков и их последствий на развитие, рост и продуктивность растений проводятся А. И. Коровиным с сотрудниками (1961, 1968). Заморозки даже в тех случаях, если нельзя отметить внешних повреждений растений, замедляют их развитие и снижают конечную продуктивность растений. Поэтому крайне важно выяснить механизм отрицательного последствия низких температур. Исследованиями П. А. Генкеля (1952), А. И. Коровина с сотрудниками (1961, 1968), Л. Р. Петровой (1959) установлено, что под влиянием заморозков возникают различные нарушения физиологических процессов. Действие заморозков вызывает расстройство функций устьичного аппарата, а следовательно, и процессов транспирации. Этим объясняется, почему при нарушении процесса терморегуляции, связанной с аномалиями в работе устьиц, у поврежденных заморозками растений при резкой смене погоды (высокой дневной инсоляции и быстром нарастании температуры) листья засыхают, а при холодной пасмурной погоде почти не заметно внешних повреждений. Однако, как показано этими же авторами, от заморозков страдают меристематические ткани, в них накапливается аммиак, вызывающий отравление клеток конуса нарастания. Действие заморозков особенно сильно проявляется в нарушениях гистогенеза конуса нарастания.

Л. Р. Петрова (1959) исследовала гистогенез колоса пшеницы при охлаждении корневой системы. С помощью термовегетационной установки системы А. И. Коровина поддержива-

лась температура 8—10° и 15—20° в почве в зоне распространения корней яровой пшеницы сорта Диамант, от всходов до колошения.

Детальные исследования конусов нарастания вскрыли существенные различия в интенсивности деления клеток и их размеров у пшеницы, выращенной при пониженной температуре почвы. В период формирования первого-третьего листа интенсивность деления клеток у растений, корневая система которых подвергалась охлаждению (8—10°), была почти в два раза меньше, чем в конусе нарастания пшеницы, выращенной при температуре 15—20°. В фазе трех настоящих листьев у охлаждавшихся растений конус нарастания колоса был вытянут гораздо больше, хотя число клеток было меньше, при этом у них задерживалось появление колосковых бугорков.

Низкая температура почвы тормозит деление и внутреннюю дифференциацию тканей. Охлаждение корневой системы яровой пшеницы до 8—10° отрицательно сказывалось и на скорости клеточного деления в колосковых бугорках, а в последующем и на росте пестика и семяпочки; при этом формирование гинеец яровой пшеницы, выращенной на охлажденной почве, происходит с некоторыми отклонениями от нормы. Это приводит к тому, что в охлажденной почве формируются мелкие, щуплые зерновки пшеницы.

Наибольший вред приносит понижение температуры в фазе колошения. Даже при самом кратковременном действии температуры около 0° в воздухе отмечаются аномалии в микроспорогенезе, снижается процентное содержание фертильной пыльцы, а в последующем появляется череззерница.

Исследованиями М. К. Софина (1958) показано, что снижение температуры до +3, +6° оказывает неблагоприятное действие на развитие зародыша озимой пшеницы; резко замедляются процессы его роста и дифференциации, хотя последовательность обособления и формирования органов зародыша сохраняется. Пониженная температура (от +1 до +6°) не прерывала процесс деления клеток в формирующихся зародышах, однако замедляла прохождение митотического цикла. Амитозы и аномалии в процессе клеточного деления М. К. Софиным в этих условиях не были отмечены.

В северных и высокогорных районах в фазе налива и созревания зерна возможно понижение температуры ниже 0°. В этих случаях могут иметь место сильные повреждения семян и даже их гибель. Степень повреждения заморозками зависит от температуры и фазы развития растений (рис. 91).

В фазе молочной спелости при высокой влажности зерновки теряют способность прорасти. Под влиянием заморозков в начале фазы восковой спелости снижается вес 1000 зерен и всхожесть.

При снижении температуры до $+12^{\circ}$ в период XII этапа органогенеза твердые пшеницы не созревают. Сибирские местные сорта яровых пшениц, разновидности *Ferrugineum sibiricum* более холодостойки к снижениям температуры в период налива — созревания.

В целом следует отметить, что пшеница по холодостойкости всходов и в период созревания уступает ячменю, овсу и яровой ржи.

Холодостойкость яровой пшеницы может быть значительно повышена при посеве ее на хорошо удобренных почвах.

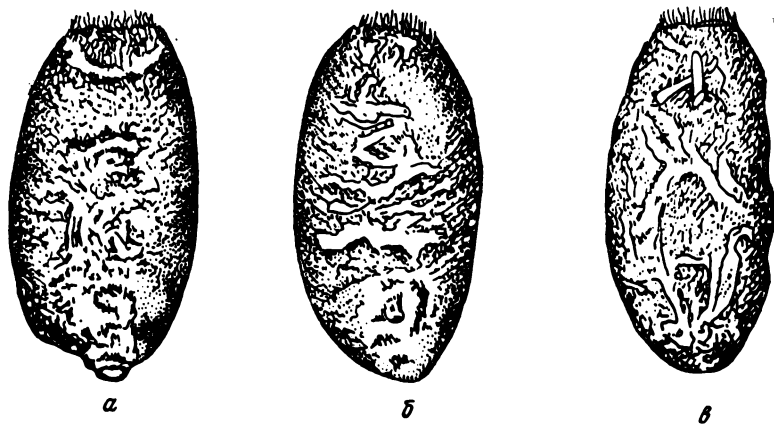


Рис. 91. Типы повреждения морозом семян пшеницы
а — первая степень; б — вторая степень; в — третья степень

П. А. Генкель и С. В. Кушниренко (1959) указывают на возможность повышения холодостойкости растений предпосевным закаливанием семян холодом или переменными температурами в период набухания и наклевывания семян.

Метод предпосевного закаливания семян яровых пшениц, а также всходов, представляет не только теоретический интерес, но может иметь практическое значение при испытании новых сортов в суровых условиях многих районов Сибири и севера европейской части СССР, где нередки возвраты весенних холодов и поздние заморозки.

ЖАРОУСТОЙЧИВОСТЬ ПШЕНИЦЫ

Влияние высокой температуры на семена и растения издавна привлекало внимание исследователей. Использование различных методов тепловой обработки семян при протравлива-

нии, а также действие кратковременных, однако сравнительно высоких температур в полевых условиях в период налива и созревания может неблагоприятно влиять на всхожесть семян и всходы.

Т. А. Красносельская и А. Х. Таги-Заде (1939) установили, что растения пшеницы в течение нескольких часов способны выдерживать температуру $+45^{\circ}$, однако при $+50^{\circ}$ у этих растений уже через 25—30 мин возникают повреждения, которые обнаруживаются через 24—48 час. Даже при небольших повреждениях действие высокой температуры сказывается на формировании генеративной сферы и снижении урожая.

Под влиянием высокой температуры, особенно в сочетании с пониженной относительной влажностью воздуха, на листьях пшеницы появляются желто-бурые пятна. Это явление, получившее название «запала», исследовано у многих видов растений, в том числе и яровой пшеницы (Красносельская-Максимова, 1931; Красносельская-Максимова, Кондо, 1934).

При повышении температуры воздуха возрастает интенсивность транспирации и несколько снижается температура листьев. Так, по данным И. А. Шульгина (1960), у растений при усиленной транспирации температура на $1-2^{\circ}$ ниже температуры окружающего воздуха.

П. Д. Бухарин (1958) отмечает появление ожогов на растениях яровой пшеницы Лютесценс 758 в Курганской области в июле 1955 г. Аналогичное явление наблюдалось Ф. М. Куперман в июне 1967 г. в западных районах Алтайского края. В местах соприкосновения растений с поверхностью почвы растения были как бы перехвачены желто-бурыми полоской, а затем в этих местах они подсыхали. Стебель надламывался, и зачаточный колос, не выходя из влагалища листа, погибал. В июле 1969 г. при температуре, достигавшей в 15 час на поверхности посева 50° и выше, отмечены непосредственные повреждения колоса на VI—VII этапах.

Для изучения жароустойчивости растений очень важно располагать надежной методикой определения устойчивости растений, их органов и тканей к высокой температуре. К числу физиологических методов определения жароустойчивости у растений П. А. Генкель (1967) относит следующие: 1) метод Ф. Ф. Мацкова (1936); 2) метод определения температурного порога коагуляции белков протоплазмы (Генкель, Цветкова, 1950); 3) по выходу электролитов после нагревания (Беликов, Кириллова, 1959).

Снижение вязкости протоплазмы под влиянием высокой температуры может служить одной из причин гибели растений от перегрева (Васильева, 1953, 1957).

Жароустойчивость у многих видов растений обуславливается высокой гидрофильной вязкостью протоплазмы. П. А. Генкель и И. В. Цветкова (1950) показали, что увели-

ченная вязкость и наличие связанной воды приводят к повышению температурного порога коагуляции протоплазмы.

П. Д. Бухарин (1958) выдерживал растения яровой пшеницы Лютесценс 758 в светлом термостате в течение 2 час при температуре 30, 35, 40 и 43°. При 30° увеличивалась гидрофильная вязкость и порог коагуляции протоплазмы повышался на 1—2°. При увеличении температуры до 35° порог коагуляции снижался примерно на 2°. При этом уменьшалось количество гидрофильных коллоидов и наблюдались признаки повреждения растений.

По данным П. А. Генкеля и К. П. Марголиной (1951), генеративные клетки пшеницы (колосковые чешуи и завязь) отличаются большей жаростойкостью по сравнению с листьями. По данным Н. С. Петинова и И. И. Размаева (1961), корни пшеницы более устойчивы к действию высокой температуры, чем листья.

Определения жаростойкости могут служить и для определения устойчивости разных сортов к воздушной засухе.

Н. Е. Насонов и В. Я. Александров считают основной причиной повреждений и гибели растений при действии высокой температуры непосредственное ее влияние на белки, вызывающее денатурацию и необратимую коагуляцию протоплазмы. Другие авторы пришли к выводу о том, что причиной гибели клетки от высокой температуры является нарушение обмена веществ (Альтергот и др., 1934, 1939, 1968; Петинов, Молотковский, 1956, 1957).

Н. А. Гусев (1957, 1959) наблюдал снижение содержания общего азота и органического фосфора и повышение небелкового азота у пшеницы Лютесценс 62 в жаркие дни. Н. А. Гусев (1967) отмечает уменьшение степени гидратации протоплазмы под влиянием повышенной температуры воздуха, а также влияние высокой температуры на ряд физиологических процессов.

Н. С. Петинов и Ю. Б. Молотковский (1957) предполагают, что основным защитным средством против аммиака, образующегося при перегреве растений, является процесс дыхания. Для повышения жароустойчивости растений может быть использована внекорневая подкормка 0,05%-ным сернокислым цинком, под влиянием которого происходит сдвиг процессов дыхания в сторону образования органических кислот и повышения жароустойчивости растений. При этом цинк одновременно увеличивает гидрофильную вязкость и, следовательно, жароустойчивость растений.

У разных сортов яровой пшеницы повреждение и гибель происходят при неодинаково высоких температурах. Так, твердые пшеницы (особенно среднеазиатские сорта, относящиеся к шестому морфофизиологическому типу), высеваемые в богарных условиях, значительно меньше повреждаются при по-

вышенных температурах по сравнению с сортами первого и четвертого морфофизиологических типов.

Однако и эти наиболее жароустойчивые сорта при температуре воздуха и особенно почвы, равной 40—45°, страдают, а при длительном воздействии такого термического режима повреждаются и гибнут.

Как указывает П. А. Генкель (1967), основными причинами повреждения под влиянием высокой температуры является распад белков протоплазмы, нарушение белково-липидного комплекса и образование токсических промежуточных и конечных продуктов распада, нарушение субмикроскопической структуры протопласта и координации протекающих в различных частях протопласта физиолого-биохимических процессов.

Во многих районах возделывания пшеницы неблагоприятное действие высоких температур обычно усугубляется дефицитом воды в растениях, вызываемым как непосредственно влиянием высокой температуры, так и значительно чаще недостатком почвенной влаги и низкой относительной влажностью воздуха.

ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ ПШЕНИЦЫ

Климатологи и агрометеорологи, описывающие возникновение, распространение и влияние засухи на урожай сельскохозяйственных растений, отмечают, что засухи бывают разного типа, различной продолжительности и напряженности (Броунов, 1908; Давид, 1965; Генкель, 1946; Селянинов, 1958; Алпатьев, 1954; Смирнова, 1966; Давитая, 1959; Иванов, 1965; Кулик, 1950).

Действие засухи при недостатке осадков, повышенной испаряемости и сильном дефиците почвенной влаги приводит к резкому несоответствию между потребностью растений во влаге и поступлением ее из почвы. В результате действия засухи растения повреждаются и даже гибнут. Степень несоответствия между потребностью растений во влаге и ее поступлением из почвы отражает напряженность засухи.

Засухи наносят большой ущерб народному хозяйству — снижается урожай и ухудшается качество сельскохозяйственной продукции.

По статистическим данным около 85% суши земного шара в той или иной степени подвергается действию засух. Как указывает М. С. Кулик (1966), континентальность климата способствует частому проявлению засухи в том или ином районе. В России в XVIII в. было зарегистрировано 34 засухи, в XIX в. — 40, а за 60 лет XX столетия — свыше 20 засух.

Засухи часто сопровождаются суховеями. Засушливая погода связана с антициклонами, т. е. повышенным давлением

воздуха, и поэтому может распространяться на большие пространства. По времени наступления различают три типа засухи — весеннюю, летнюю и осеннюю (Кулик, 1966).

Весенняя засуха характеризуется сравнительно невысокими температурами, низкой относительной влажностью воздуха и сильными сухими ветрами. Продолжительные весенние засухи нередко приводят к возникновению пыльных бурь. Весенняя засуха, иссушая верхний слой почвы, ухудшает условия для всходов, кушения и укоренения яровой пшеницы. Под влиянием засухи сокращается число листьев и площадь ассимиляционной поверхности. У озимой пшеницы на III—IV этапах органогенеза при весенней засухе уменьшается число зачаточных колосков, что резко снижает ее урожайность, даже при выпадении в последующем достаточного количества осадков.

Летняя засуха характеризуется высокими температурами, низкой влажностью воздуха и повышенной испаряемостью. Она обычно наносит большой вред пшенице, особенно яровым сортам по сравнению с весенней, так как наступление летней засухи совпадает обычно с резким снижением запасов влаги во всем корнеобитаемом слое почвы. Это вызывает редуцию на VI—VII этапах органогенеза заложившихся зачаточных колосков и ухудшает условия оплодотворения и формирования зерновок на IX—X этапах, а также налив зерна на XI—XII этапах; уменьшается как озерненность колоса, так и вес зерновок. Формируется щуплое зерно, снижаются мукомольные и хлебопекарные качества пшеницы.

Осенняя засуха приводит к пересыханию не только поверхностного, но и более глубоких слоев почвы, и в результате озимая пшеница с осени не дает всходов, или они запаздывают и посевы сильно изреживаются.

В тех случаях, когда засуха сочетается с суховеями, вредность ее резко возрастает. В зависимости от интенсивности различают суховеи: а) очень интенсивные; б) интенсивные; в) среднеинтенсивные; г) слабые.

Очень интенсивные суховеи при дефиците насыщения влажности воздуха 40 мм и больше. Обычно эти суховеи, часто в период налива зерна у пшеницы, сопровождаются высокой температурой воздуха (выше 36—37°) и низкой относительной влажностью воздуха (15% и ниже). Такие суховеи, особенно при полном высыхании верхних слоев почвы (около 0 мм продуктивной влаги в пахотном слое) и сильном высушивании корнеобитаемого слоя почвы (меньше 30 мм продуктивной влаги в метровом слое), наносят растениям в короткий срок (в течение одного дня, а иногда и нескольких часов) сильные повреждения, известные как «захват», или «запал», зерна.

Интенсивные и среднеинтенсивные суховеи

также наносят большой вред растениям. Интенсивные суховеи наблюдаются при дефиците насыщения в дневные часы 30—39 мм, среднеинтенсивные — при 25—29 мм и испаряемости 6—8 мм в сутки (Кулик, 1966). При этих суховеях высокая температура воздуха (34—37°) сочетается с низкой относительной влажностью (25% и ниже). Если в период действия интенсивного суховея запасы продуктивной влаги в пахотном слое снижаются до 10 мм, а в метровом слое — до 30 мм и ниже, то наблюдается сильное увядание и пожелтение листьев днем, листья преждевременно отмирают.

Очень интенсивные суховеи наблюдаются не часто, среднеинтенсивные и слабые — значительно чаще, имеют нередко большую продолжительность (иногда 5—6 и до 10 дней подряд). Поэтому, если при кратковременном действии их вред невелик, то при продолжительном они причиняют растениям значительные повреждения.

И. В. Красовская (1936), П. А. Генкель, К. В. Пролетарский, К. Ф. Калмыков, А. А. Кобылин (1935) разделяют засуху на два типа — почвенную и атмосферную. Они различаются по характеру действия на растения. Почвенная засуха нарастает постепенно, и растения успевают до некоторой степени приспособиться к изменяющимся условиям и закалиться. Атмосферная засуха наступает внезапно и действует на незакаленные растения. Как отмечает Т. А. Красносельская-Максимова (1931), о глубоких физиологических различиях реакции растений на почвенную и атмосферную засуху свидетельствуют наблюдения за ходом их обезвоживания. При почвенной засухе у пшеницы идет процесс постепенного обезвоживания нижних, более старых листьев и дольше всего сохраняется нормальный водный баланс в верхних листьях. При действии же атмосферной засухи, наоборот, наблюдается резкое внезапное обезвоживание наиболее удаленных от корневой системы верхних листьев и колоса.

Почвенная засуха распространена и встречается чаще, чем атмосферная. Не только длительная, но и кратковременная почвенная засуха, действующая в «критические» периоды формирования зачаточного колоса или генеративных органов цветка, часто приводит к необратимым изменениям и причиняет существенный вред растениям, резко снижает их озерненность и, следовательно, продуктивность.

Засуха и суховеи оказывают неблагоприятное влияние, повышая температуру растения, вызывают большую потерю воды, в результате которой растения начинают завядать. При большой обезвоженности ткани и клетки растений повреждаются и отмирают.

Как указывает П. А. Генкель (1967), существуют три группы растений: 1) способные выносить сравнительно высокую температуру, но плохо переносящие обезвоживание; 2) хорошо

переносящие обезвоживание, но отрицательно реагирующие на перегрев и 3) растения, способные выносить некоторый перегрев и обезвоживание. Если первую группу растений можно отнести к так называемым жароустойчивым, то вторую и третью — к растениям засухоустойчивым.

По определению Н. А. Максимова (1952), засухоустойчивость — это способность растений переносить засуху и легко оправляться после длительного завядания, с наименьшим ущербом как для жизнедеятельности растения, так и для формирования урожая. П. А. Генкель отмечает, что свойство засухоустойчивости изменяется в процессе онтогенеза, и дает следующее определение: «Засухоустойчивыми можно называть растения, способные в процессе онтогенеза приспособляться к действию засухи и осуществлять в этих условиях нормальный рост, развитие и воспроизведение благодаря наличию ряда свойств, возникших в процессе эволюции под влиянием условий существования и естественного отбора» (Генкель, 1967, стр. 201).

Исследования пшеницы проводились в нескольких аспектах. Во-первых, для выяснения возможных отклонений от нормальных физиологических и биохимических процессов при действии засухи на растения, ткани, органы и клетки. Во-вторых, для изучения реакции растений на действие засухи в разные периоды онтогенеза и для того, чтобы выяснить, какие фазы или этапы в развитии растений следует отнести к «критическим» периодам в отношении действия засухи. В-третьих, для установления сортовых различий пшеницы по засухоустойчивости. Одновременно изучались пути получения засухоустойчивых сортов применительно к господствующим типам засухи для определенных географических районов. Большое место занимали вопросы диагностики состояния растений после засухи, в целях прогноза урожая, а также поиски приемов повышения засухоустойчивости растений. Решаются проблемы уменьшения губительного действия засухи, разрабатываются мероприятия, которые могут обеспечить нормальное развитие растений и получение ежегодно высоких урожаев пшеницы.

Влияние засухи сказывается раньше всего в потере воды клетками и тканями, в их обезвоживании, что ведет к нарушению водного режима и образованию водного дефицита.

Растения пшеницы в дневные часы в жаркие летние дни могут неоднократно испытывать небольшой водный дефицит (несколько процентов от полного насыщения), который в вечерние или ночные часы проходит и обычно не приводит к нарушению нормальных функций. Если же насыщенность клеток водой в течение ночи не восстанавливается, то возникает явление остаточного водного дефицита (Литвинов, 1932).

Постепенное возрастание остаточного водного дефицита свидетельствует о наличии почвенной или атмосферной засухи.

Таким образом, по Л. С. Литвинову (1932), внешне мало заметные повреждения растений под влиянием почвенной засухи могут возникнуть уже задолго до начала видимого завядания, с момента нарастания остаточного водного дефицита.

Обезвоживание тканей и клеток приводит к нарушениям физиологических и биохимических процессов. В первую очередь это обнаруживается на ростовых процессах клеток, особенно в фазу растяжения (Алексеев, 1937; Максимов, 1939; Лобов, 1946). Уменьшение интенсивности роста растений, резкое сокращение процессов кущения, уменьшение роста отдельных междоузлий стебля, величины листовых пластинок, размеров колоса, веса зерна под влиянием даже кратковременного обезвоживания отмечают многие исследователи.

Однако ростовые процессы — результат более глубоких физиологических изменений, протекающих в клетках и тканях растений. Е. И. Ратнер (1948) считает, что завядание вызывает такое же изменение коллоидов, как и старение, при котором снижается водоудерживающая способность клетки. И. М. Васильев (1931) изучал влияние завядания на превращение углеводов у разных сортов пшеницы — Грекум 8083 из Средней Азии, Лютесценс 9461 с Северного Кавказа, Лютесценс 8493 и Китченер из Канады. Используя микрометод Хагедорна-Иенсена, И. М. Васильев установил, что при обезвоживании у пшеницы в начале завядания накапливается сахароза в результате гидролиза, главным образом гемицеллюлозы. Затем с нарастанием водного дефицита идет гидролиз сахарозы, увеличивается содержание моносахаридов. Оказалось, что процесс накопления сахаров при прогрессивном завядании растений начинается в нижних листьях, которые при почвенной засухе раньше теряют тургор. При сильном завядании, вслед за сахарозой уменьшается количество моносахаридов. Ко времени отмирания листьев моносахариды почти совершенно исчезают, при этом сначала в нижних, затем средних и позже в верхних листьях и чешуях колоса.

По-видимому, процесс превращения сахарозы в моносахариды — ответная приспособительная реакция растений, направленная при завядании на увеличение сосущей силы и повышение водоудерживающей способности клеток. С. Д. Львов и С. С. Фихтенгольц (1936) отмечают, что у растений во время засухи и особенно при повышении температуры листьев возрастает интенсивность процесса дыхания, за счет которого растения в какой-то степени в течение очень ограниченного времени сохраняют оводненность коллоидов протоплазмы.

В. Н. Жолкевич и Т. Ф. Корецкая (1960) исследовали процессы, протекающие в корневой системе пшеницы при действии почвенной засухи. Выяснилось, что при усилении засухи замедляется фосфорилирование сахаров, которое приводит к умень-

шению количества органических веществ цикла Кребса. При этом под влиянием засухи в корнях растений уменьшается и количество аминокислот.

Мотес (Mothes, 1928) и Н. М. Сисакян (1940) отмечают глубокие нарушения в азотном обмене растений. Мотес вскрыл наличие тесной связи между направлением действия протеолитических ферментов и величиной кислородного потенциала; с уменьшением его во время глубокого завядания растений усиливается гидролиз белков.

В исследованиях В. Н. Жолкевича (1957) и Б. Е. Кравцовой (1957) с применением C^{14} установлено, что в условиях дефицита влаги у неполивных растений или при загущении посева отток углеводов из листьев идет в 1,5—2,5 раза медленнее чем у растений, которые поливают, или которые имеют большую площадь питания (в разреженном посеве).

П. А. Генкель (1967) отмечает, что в явлениях засухоустойчивости большое значение имеют вязкость и эластичность протоплазмы. Еще в 1949 г. П. А. Генкель и К. П. Марголина показали, что существует тесная зависимость между способностью переносить обезвоживание и эластическими свойствами протоплазмы.

Действие засухи приводит не только к нарушению основных физиологических процессов, но и к изменению некоторых анатомических признаков строения пшеницы. Так, под влиянием засухи снижение интенсивности ростовых процессов вызывает усиление ряда ксероморфных признаков — уменьшение размеров устьиц, относительное увеличение числа проводящих пучков и их разветвленности.

Существенное значение для исследования природы засухоустойчивости растений и выяснения степени устойчивости растений пшеницы в онтогенезе имеют работы по изучению физиологии «критического» периода у пшеницы.

Еще в работах А. А. Измаильского (1894) отмечалось, что в жизни растений наблюдаются периоды, когда они наиболее остро нуждаются в воде. П. И. Броунов (1908), анализируя урожай пшеницы на полях опытных станций и сопоставляя их с метеорологическими данными, установил наличие в жизни растений такого «критического» периода, во время которого недостаток воды особенно сильно снижает урожайность.

В последующем Н. А. Максимов (1952), Ф. Д. Сказкин (1938), Г. В. Заблуда (1948), И. М. Васильев (1929), Н. Л. Удольская (1936), Д. Аци (1959) и многие другие экологи и физиологи посвятили свои работы исследованию «критических» периодов в жизни растений.

Еще в 1967 г. П. А. Генкель отметил, что большинство исследователей связывает «критический период» с процессами формирования генеративных органов.

Исследуя 20 различных сортов пшениц и подвергая их воз-

действию засухи до наступления колошения в одни и те же календарные сроки, И. Н. Кондо (1931) приходит к заключению, что сравнивать степень засухоустойчивости отдельных сортов необходимо только в одинаковые фазы их развития. И. А. Коломнец (1934), изучая четыре сорта яровой пшеницы — Эритроспермум 841, Новинку, Гордеиформе 10 и Мильтурум 321 — временно прекращал полив и создавал засуху в следующие четыре периода развития растений: I — кущение (20 дней), II — период выколашивания (15 дней), III — колошение — цветение (12 дней) и IV — начало молочной спелости (12 дней). Из приведенных им данных видно, что под влиянием глубокой почвенной засухи (при сплошном иссушении почвы) урожай зерна наиболее сильно снижается, когда засуха действует за 5—7 дней до выколашивания, а также и в период выколашивания.

А. И. Носатовский (1965) в результате многолетних наблюдений на Кубани отмечает, что недоразвитие колоса и череззерница пшеницы проявляются наиболее сильно, если засуха наступает во время выколашивания и цветения; при этом озерненность колоса может падать до нуля.

Большинство упомянутых уже исследователей, так же как в последующем А. М. Алексеев (1937) и П. А. Генкель (1946), использовали для определения «критического» периода у пшеницы по отношению к засухе преимущественно фенологические фазы развития и роста растений. Между тем по фенологическим фазам развития точно установить состояние развития генеративных органов трудно, этим объясняются нередко противоречия в определении «критического» периода у пшеницы. Значительным шагом вперед в изучении «критического» периода и засухоустойчивости пшеницы явились исследования А. А. Сапегина (1939), Е. Т. Мининой и П. П. Мацкевич (1940), Г. В. Заблуды (1948).

Г. В. Заблуда, опираясь на теорию стадийного развития и представления Д. А. Сабинина о структурных элементах урожая, разделил жизненный цикл хлебных злаков на следующие фазы: I фаза — *формирование листьев*. Начало фазы — прорастание семян; конец фазы — появление первичных колосковых бугорков на конусе нарастания. В течение этой фазы появляются листья ярусов и, если имеются условия для роста, то идет процесс кущения;

II фаза — *формирование колосков*. Начало фазы — появление первичных колосковых бугорков на конусе нарастания стебля; конец фазы — появление на первичных колосковых бугорках зачатков пыльников, колосковых и цветковых чешуй. В этой фазе может продолжаться кущение, появляются листья средних ярусов и начинается рост стебля;

III фаза — *формирование цветков*. Начало — появление зачатков пыльников. Конец фазы — появление в пыльниках

тетрад пыльцевых зерен. В течение этой фазы образуются листья верхних ярусов и продолжается рост стебля; кушение в начале фазы прекращается;

IV фаза — формирование половых клеток. Начало фазы — появление в пыльниках тетрад пыльцевых зерен; конец фазы — цветение. В этой фазе происходит наиболее интенсивный рост в длину колоса и стебля;

V фаза — формирование зерна. Начало фазы — цветение, формирование зерновки; конец фазы — полная спелость зерновок.

В течение каждой фазы формируются одноименные структурные элементы урожая. Переход от одной фазы к другой определяется стадийными изменениями и поэтому растения в течение каждой фазы различно реагируют на условия внешней среды и в том числе на почвенную засуху (Заблуда, 1948). Вызывая завядание растений в эти фазы развития, Г. В. Заблуда установил, что наиболее сильно повреждаются те вегетативные и генеративные органы, которые попадают в условия засухи с самого начала их роста и формирования. Поэтому при строгом учете фаз формирования растений в период засухи можно сравнительно легко определить, за счет каких структурных элементов произойдет снижение урожая зерна (Заблуда, 1948). Снижение продуктивности растений пшеницы под влиянием засухи возможно как за счет уменьшения числа зерен в колосе (табл. 133), так и за счет выполненности зерна.

Таблица 133

Влияние засухи в разные фазы формирования растения (по Заблуде, 1948)

Фаза формирования растений	Лютесценс 62		Мильтурум 321	
	число зерен в колосе главного стебля	в % к контролю	число зерен в колосе главного стебля	в % к контролю
Контроль	45,0	100	44,9	100
II	38,6	72,4	37,8	84,2
III	36,0	80,0	30,6	68,1
IV	20,6	45,8	23,3	51,9
V	43,0	95,5	42,0	93,5

Несмотря на то, что действие засухи во II и III фазы формирования растений также сказалось на снижении числа зерен в колосе, однако наиболее сильным оно было в IV фазу — формирования половых клеток, — которую автор определяет как «критический» период по отношению к засухе.

Исследования, проведенные Ф. Д. Сказкиным и его сотрудниками (1957, 1961), позволили уточнить границы «критического» периода. По данным Ф. Д. Сказкина (1961), «критический» период у хлебных злаков начинается с момента появле-

ния материнских клеток пыльцы и археспориальной ткани и заканчивается с окончанием процесса оплодотворения.

Исследования В. В. Аникеева (1960), проведенные на большом материале, дали наиболее полный анализ процессов, протекающих в «критический» период у пшеницы и других хлебных злаков. Опираясь на теоретические представления, разрабатываемые Ф. Д. Сказкиным (1961), о связи «критического» периода в отношении требований растений к воде к определенным моментам онтогенеза — переходом растений от фазы спорофита к фазе гаметофита, а также используя классификацию Ф. М. Куперман (1953, 1955) основных этапов органогенеза у высших покрытосеменных растений, В. В. Аникеев (1960) детально исследовал биологическую природу «критического» периода к недостатку воды в почве. В его опытах растения больше всего страдали от засухи на V—VII этапах органогенеза.

При исследовании процесса формирования пыльцы были обнаружены аномалии как в ходе гетеротипного, так и гомеотипного деления. Уже в профазе первого деления, как отмечает В. В. Аникеев (1960), у растений, перенесших засуху, наблюдаются некоторые отклонения от контроля. Чаще встречаются нарушения метафазы первого деления, которые заключаются в неправильном расположении хромосом. Вместо экваториального обнаруживается самое разнообразное их расположение. Часто при этом наблюдается образование гиперхроматиновых скоплений и мостов. Наибольшее число аномалий выявлено в ходе анафазы. Часто отсутствует ахроматическое веретено. Хромосомы направляются к тому полюсу клетки, где оно хоть частично выражено. Некоторые патологические явления обнаружены В. В. Аникеевым (1960) и в ходе телефазы первого деления. Гомеотипное деление также проходит с патологическими отклонениями. Иногда наблюдается значительная асинхронность делений в пределах одной тетрады. Вследствие нарушения второго деления возникают различные сочетания клеток и ядер и вместо нормальных тетрад образуются крупные триады, пентады, двуядерные клетки.

Наблюдения над увеличением вязкости протоплазмы показывают, что, может быть, оно является одной из причин ненормальностей мейозиса и задержки при передвижении хромосом. Вследствие неправильного расположения веретена при первом делении обе клетки образуются почти одинаковыми и носят характер вегетативной клетки. Исходя из анализа цитологической картины формирования мужского гаметофита, В. В. Аникеев склонен считать, что основной причиной снижения урожая в «критический» период является торможение в развитии мужского гаметофита.

Гинецей оказывается значительно более устойчивым, чем клетки пыльцы. В. В. Аникеев (1960) установил это путем опы-

ления цветков растений пшеницы, перенесших засуху, пылью с растений этого же варианта и с контрольных. В первом случае, когда для опыления брали пыльцу от растений, перенесших засуху, завязывалось лишь 40% зерновок, и у этих же растений при опылении пылью с контрольных растений завязывалось 77% зерновок.

Таким образом, исследованиями В. В. Аникеева показано, что наиболее губительна роль засухи при действии на растения пшеницы на V этапе (образование археспориальной ткани), на VI этапе (в период образования гаметофита), на VII—VIII этапах (формирование гамет) и на IX этапе (при осуществлении процесса оплодотворения). Следовательно, были правы и те исследователи, которые определяли как «критический» период и фазу стеблевания, и фазу выколашивания, и фазу цветения.

В работах Н. А. Максимова (1952), И. М. Васильева (1929), Н. Н. Кулешова (1951), Ф. М. Куперман (1953), Н. Н. Овчинникова и Н. М. Шихановой (1964) отмечается, что засуха в первую очередь подавляет ростовые процессы. Уменьшение ассимиляционной поверхности приводит к снижению интенсивности фотосинтеза и ухудшению условий питания репродуктивных органов. Таким образом, пониженный урожай зерна в условиях засухи представляется как бы вторичным явлением, результатом угнетения ростовых процессов. В то же время известно, что во многие годы наблюдается резкое падение урожая зерна при мощной вегетативной массе листьев и стеблей. При этом характерно очень низкое отношение веса зерна к весу соломы. С другой стороны, исследованиями Н. Л. Удольской (1936), Г. В. Заблуды (1948), Ф. Д. Сказкина (1961), А. А. Сапегина (1939), Е. Т. Мининой, Е. Б. Игрицкой, Т. П. Мацкевич (1941), Ф. М. Куперман (1953), В. В. Аникеева (1960) установлено, что засуха влияет непосредственно на процессы формирования генеративных органов, вызывает редукцию колосковых бугорков, стерильность пыльцы, через зерницу, щуплость зерна.

Эти внешние противоречия в представлениях физиологов о механизмах действия засухи легко снимаются при детальном морфофизиологическом анализе растений, проводимом систематически на разных этапах органогенеза.

Так, если растения подвергаются кратковременному действию засухи на II этапе органогенеза, то повреждение конуса нарастания главного стебля обычно приводит к усилению процессов кущения. При благоприятных условиях водоснабжения продуктивность таких растений может быть даже выше по сравнению с контрольными, не подвергавшимися действию засухи в начале II этапа органогенеза.

Иная картина складывается в тех случаях, когда растения пшеницы подвергаются действию засухи на III—IV этапах

органогенеза. В этом случае засуха не может повлиять на изменение числа и роста листьев, образовавшихся на II этапе; зато отрицательное действие засухи на III—IV этапах проявляется в подавлении процессов дифференциации зачаточного колоса, уменьшается число сегментов и колосковых бугорков. Однако в этот период размеры зачаточного стебля не превышают 2—3 см, и поэтому выяснить влияние засухи на рост стебля на III—IV этапах органогенеза очень трудно.

Прохождение следующих этапов (V—VI) в нормальных условиях образования археспориальных тканей и мейозиса, коррелятивно связано, по-видимому, с образованием веществ гормонального характера, с усилением роста средних междоузлий. Интенсивность роста этих междоузлий, влагалищ листьев и листовых пластинок во много раз превосходит в норме темпы роста этих органов на предыдущих этапах. Еще выше интенсивность ростовых процессов на VIII—IX этапах органогенеза.

Однако уже давно подмечено, что в случаях стерильности цветков (при повреждении вредителями, низкой высокой температурой или засухой) верхние междоузлия пшеницы остаются укороченными и почти не разрастаются. В годы, когда засуха поражает растения незадолго до выколашивания, в той или иной степени повреждается формирующаяся пыльца, нередко наблюдается такое явление — цветение проходит до того, как колос выносится из влагалища верхнего листа. При этом даже после цветения колос как бы «сидит» над верхним листом. В таких колосьях обычно процент завязавшихся семян сильно снижается.

Таким образом, при действии засухи в первую очередь наблюдается задержка в росте стебля, растения низкорослы, листья укорочены. Как установлено (Куперман, 1955, 1962, 1968), задержка в росте верхних междоузлий, которая возникает при действии различных неблагоприятных факторов, повреждающих мужской гаметофит на V—VI этапах органогенеза (высокая или очень низкая температура, ионизирующие излучения, высокие дозы ретардантов), объясняется тем, что в организме нарушаются коррелятивные связи между развитием генеративных органов на соответствующих этапах и ростовыми процессами. По-видимому, вырабатываемые на V—VII этапах органогенеза вещества гормонального характера при повреждении мужского гаметофита перестают поступать в стебель, и в результате верхние междоузлия, так же как и соответствующие им листовые влагалища, остаются в разной степени укороченными.

Таким образом, в свете данных о коррелятивных связях между ростом очередных междоузлий стебля и прохождением растениями пшеницы разных этапов органогенеза могут быть устранены отмеченные ранее противоречия в объяснении при-

чин снижения продуктивности под влиянием засухи. Действительно, влияние длительной засухи проявляется в замедлении и даже приостановке ростовых процессов; на III—IV этапах органогенеза это связано с уменьшением ассимиляционной поверхности растения и, следовательно, ограничением возможностей накопления органического вещества, необходимого для роста конуса нарастания. В свою очередь, это приводит к уменьшению размеров конуса нарастания на IV этапе, в конечном счете, к снижению числа закладывающихся на III—IV этапах колосковых бугорков. Одновременно проявляется тесная взаимосвязь между ростовыми процессами и развитием. Водный дефицит на II—IV этапах, оказывая неблагоприятное влияние на ростовые процессы и сокращая число метамеров — междоузлий и листьев, не только ускоряет переход к началу дифференциации зачаточного колоса, но и уменьшает потенциальные возможности развития зачаточного колоса на III—IV этапах органогенеза.

На V—VIII этапах органогенеза засуха нарушает процессы формирования генеративных органов, что приводит, как отмечает Г. В. Заблуда (1948), Ф. М. Куперман (1953, 1956, 1962), В. В. Аникеев (1960, 1961, 1964), к стерильности цветков и снижению числа завязавшихся зерновок в колосе, т. е. наблюдается прямое неблагоприятное действие засухи на семенную продуктивность растений.

Наряду с прямым действием засухи, уменьшающим темпы роста стебля и листьев, выявляется также ограничение роста верхних междоузлий, опосредствованное через неблагоприятное влияние засухи на формирующийся гаметофит, что подтверждается также наблюдениями растениеводов. Так, еще в прошлом столетии А. Новацким было установлено, что существует тесная связь между высотой растений и урожаем пшеницы; при благоприятных условиях длина каждого междоузлия стебля равна полусумме длины двух смежных с ним междоузлий, из которых одно лежит выше, а другое ниже. При достаточной влагообеспеченности, нормальной густоте стояния и освещенности растений это правило Новацкого обычно сохраняется с точностью до 10%. При засухе или суховеях в «критический» период у пшеницы эти соотношения нарушаются, уменьшается длина верхних междоузлий. Н. Н. Кулешов (1951), Ф. М. Куперман (1953, 1962), М. С. Кулик (1966) отмечают, что по высоте вынесения колоса над последним листом можно судить об обеспеченности растений почвенной влагой в период V—VIII этапов органогенеза.

Таким образом, при действии засухи в «критический» период, т. е. на V—VIII этапах органогенеза, урожай пшеницы снижается как в связи с непосредственным угнетением ростовых процессов, так и главным образом из-за нарушения процессов формирования генеративных органов и коррелятивно

связанных с ними процессов роста верхних междоузлий стебля и верхних листьев, питающих на V—VIII этапах колос, а на X—XII этапах — формирующиеся зерновки. В результате урожая уменьшается за счет снижения озерненности колоса (редукция колосков, череззерница) и уменьшения размеров и выполненности зерновок. Установление точных границ «критического» периода, возможность с помощью биологического контроля следить за состоянием конуса нарастания на разных этапах органогенеза и определять состояние вегетативных и генеративных органов растений открывает новые перспективы для диагностики состояния посевов пшеницы.

ДИАГНОСТИКА ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ И ДЕЙСТВИЯ ЗАСУХИ НА ПОСЕВЫ

Для дальнейшего исследования проблемы засухоустойчивости, как и для практической диагностики состояния растений в период губительного действия засухи, а также и для прогноза урожая необходимо располагать достаточно точными критериями засухоустойчивости и степени поврежденности растений засухой или суховеями.

Все методы диагностики можно разделить на две группы — прямые и косвенные. Наиболее надежны прямые методы — полевой метод и испытание в «засушниках», а также их сочетание. При использовании приемов систематического биологического контроля за состоянием растений эти методы могут в условиях засушливой зоны (к которой относятся и зоны недостаточного увлажнения — лесостепь, степь, полупустыня) обеспечить наиболее полную оценку устойчивости селекционных сортов и гибридов пшеницы и агротехнических приемов, направленных на защиту растений от действия засухи.

При полевых испытаниях засухоустойчивости корневая система растений находится в нормальных условиях для роста; развитие надземных органов также проходит в условиях, отражающих комплекс природных факторов, характерных для каждой географической зоны.

Однако полевые испытания не дают возможности вычлнить влияние засухи в тот или иной период онтогенеза. Поэтому предложено использование «засушников». «Засушники» чаще всего представляют каркас, на который перед дождем натягивается непроницаемый для воды материал (прозрачные для света пленки). Этот метод «сухого поля» обеспечивает растениям нормальное развитие и формирование корневой системы в почве (что трудно обеспечить в вегетационных сосудах), и лишь в определенные периоды онтогенеза устраняет доступ к ним осадков. Имея в своем распоряжении несколько «засушников» передвижной конструкции, можно сравнивать

засухоустойчивость растений разных сортов в сортоиспытании, влияние удобрений, сроков сева, глубины заделки семян.

Использование «засушников», сопровождаемое морфобиологическим анализом состояния генеративных органов, определениями изменений размеров междоузлий и исследованиями биохимических и физиологических процессов в период до засухи, во время ее действия и после действия является наиболее совершенным комплексным методом диагностики засухоустойчивости растений. Некоторая громоздкость «засушников» не позволила широко использовать этот метод. Ныне сравнительно широко применяется вегетационный «метод завядания», предложенный И. И. Тумановым, который позволяет в отдельные периоды онтогенеза в разной степени уменьшать полив растений и учитывать затем уменьшение продуктивности растений в сравнении с контрольными. Но при этом корневая система ставится в необычные условия, тогда как хорошо известно, что в развитии свойств засухоустойчивости сортовых особенностей строения корневой системы играют очень важную роль. Однако для пшеницы со сравнительно слабыми различиями по засухоустойчивости корневой системы и ограниченным ее ростом метод завядания дает значительно более достоверные результаты, чем для других культур (Красовская, 1935).

Для кратковременных опытов, в которых растения необходимо поставить в условия засухи, можно применить метод гидрокультуры (внутренний вазон с гравием, в котором выращиваются растения, вынимается из внешнего сосуда, содержащего водный раствор питательных солей) (Генкель, Цветкова, 1950).

Могут применяться также различные лабораторные прямые и косвенные методы физиологических и биохимических анализов растений. Однако, как совершенно правильно указывает П. А. Генкель (1967), в этих случаях нельзя давать оценку только на основе анализа какого-либо одного признака. Сложность явлений засухоустойчивости заключается в том, что наряду со способностью растений выносить обезвоживание они зависят также от анатомического строения листьев, проводящей системы, мощности корневой системы, ритмов развития, обеспечивающих «переживание» растениями засушливых периодов в том или ином географическом районе. К тому же засухоустойчивость изменяется на разных этапах органогенеза, продолжительность которых варьирует от условий внешней среды.

Более 60 лет делались попытки на основе изучения отдельных признаков растений определять их засухоустойчивость. В. В. Колкунов (1905, 1913, 1922) исследовал засухоустойчивость растений по анатомическим показателям. По его представлениям, наиболее засухоустойчивые сорта имеют резко выраженную ксероморфную структуру. П. Н. Константинов

(1925) пытался установить различия по засухоустойчивости на основе сравнения интенсивности и продуктивности транспирации растений. Исследованиями Н. А. Максимова, В. Г. Александрова (1917), И. М. Васильева (1925), П. А. Генкеля (1967), А. И. Сакса (1936), установлено, что все эти показатели, взятые изолированно от других свойств растений, не могут быть использованы для надежной оценки засухоустойчивости растений, хотя каждый из этих методов дает приблизительное представление об их устойчивости.

А. Бухингер (Buchinger, 1927) в качестве критерия засухоустойчивости предложил определять величину сосущей силы проростков на сахарном растворе. Эта методика может играть некоторую вспомогательную роль при отборе селекционерами более устойчивых форм из популяций, но не может служить универсальным методом оценки устойчивости растений к засухе.

Л. С. Литвинов (1932) и П. А. Хоринко (1948) придают особое значение методу оценки засухоустойчивости по различиям водного дефицита в тканях и органах растений.

П. А. Генкель (1956, 1967), исходя из основных положений, развиваемых Н. А. Максимовым, считает, что о способности растений выносить обезвоживание и перегрев, можно судить, используя прямые аналитические и лабораторные методы: К их числу П. А. Генкель относит определение 1) вязкости протоплазмы; 2) коллоидно и осмотически связанной воды; 3) эластичности протоплазмы; 4) способности к сохранению синтетических реакций на высоком уровне при обезвоживании; 5) степени гидрофильности коллоидов протоплазмы; 6) порога коагуляции белков протоплазмы. Все эти методы детально описаны в работе П. А. Генкеля «Диагностика засухоустойчивости культурных растений и способы ее повышения» (1956) и в разделе «Влияние засухи на растение» в книге «Физиология сельскохозяйственных растений», т. 3 (1967, стр. 230—241).

Для того чтобы получить представление, в какой степени косвенные методы отражают результаты прямых определений сравнительной засухоустойчивости сортов, приводим табл. 134 по данным, полученным П. А. Генкелем и А. Н. Новоселовой (1955).

Н. Д. Пронина (1963) при изучении двух сравнительно контрастных по засухоустойчивости сортов яровой пшеницы Лютесценс 62 и Пшенично-пырейный гибрид Восток использовала лабораторные методы диагностики (экдикаторный метод коагуляции белков, определения вязкости и эластичности протоплазмы), а также учитывала урожайность при действии почвенной и атмосферной засухи. Пшеница Восток по всем показателям оказалась более засухоустойчивой.

В условиях засухи имеется тесная связь между способностью клеток и тканей переносить обезвоживание и урожай-

Сравнительная оценка засухоустойчивости яровых мягких пшениц

Сорт	Устойчивость к обезвоживанию (% живых клеток от общего числа)				Структура урожая			
	кущевые	трубкованые	колошковые	молочная спелость	число растений на 1 м ²	продуктивная кустистость	высота растения, см	вес зерна в пересчете на 1 га, ц
	время выдерживания							
	2 час 30 мин	3 час 30 мин	3 час 30 мин	3 час				
Альбидум 43	63	90	78	68	—	—	58,5	16,0
Пиротрикс 27/1065	65	76	70	59	350	1,13	60,4	14,9
Лютесценс 62	60	63	62	58	385	1,14	60,8	14,4
Лютесценс 605	52	33	46	50	266	1,37	58,8	13,1
Отечественная	46	37	48	50	324	1,14	61,0	12,4
Диамант	42	28	32	30	—	—	51,7	10,2

ностью растений. Это свидетельствует о возможности при необходимости использования косвенных методов определения сравнительной засухоустойчивости. Различными методами установлены весьма существенные сортовые различия яровых и озимых сортов пшеницы. В связи с тем что озимые пшеницы во всех районах (где они нормально зимуют) могут значительно лучше использовать на II этапе и в период дифференциации колоса на III—IV этапах осенне-зимние осадки, они обладают более высокой засухоустойчивостью по сравнению с сортами яровых пшениц. И если запасы зимне-весенней влаги в почве достаточно велики и растения хорошо перезимовали, то они в большинстве районов возделывания могут обеспечить высокий урожай. Более раннее созревание семян «уводит» их во многих районах юга СССР от действия летней засухи и уменьшает опасность «захвата», «запала» и других явлений, связанных с суровыми.

Исходя из того, что у озимых пшениц III и IV этапы органогенеза в большинстве районов проходят в сравнительно благоприятных условиях увлажнения, Е. С. Улановой (1965, 1967) разработан метод долгосрочного прогноза урожая озимой пшеницы на основе использования инерционных факторов¹.

Известно, что в благоприятные по увлажнению годы при высокой агротехнике сорта озимой пшеницы Мироновская 808, Мироновская 264, Безостая 1, Одесская 16, Белоцерковская 198 дают высокие урожаи зерна (40—60 ц/га и выше). В засушливые годы, особенно при действии засухи в «критический» период, урожай этих же сортов падают до 8—10 ц/га.

¹ Под «инерционными» имеют в виду такие факторы, которые, определяя настоящее состояние посевов, большое влияние оказывают на будущее развитие и рост растений.

Развитие озимой пшеницы в основных районах ее возделывания (УССР, Северный Кавказ, МССР, Центральная черноземная полоса) проходит в весенне-летний период при благоприятных температурных условиях. Очень высокая температура, которая чаще бывает в конце июня и июле, уже не приносит большого вреда озимой пшенице, так как в это время завершается ее созревание.

Главным инерционным фактором, нередко лимитирующим нормальное развитие и урожай, являются запасы продуктивной влаги в почве, особенно весенние. Растения озимой пшеницы быстро выходят в трубку, и формирование зачаточных колосков проходит во многих районах в апреле, когда влаги еще достаточно.

Другой инерционный фактор — состояние посевов пшеницы. Как бы ни были высоки запасы влаги в почве, но если озимая пшеница к весне изрежена (малое число продуктивных стеблей), то ожидать урожая даже при самых благоприятных условиях весны и лета нельзя. Состояние посевов определяется также числом колосков, которые заложились ранней весной. Если период закладки колосков в колосе проходил весной при неблагоприятных условиях и водном дефиците и их образовалось минимальное количество, то каковы бы ни были благоприятные условия в последующем число их не увеличится и урожай будет пониженным.

В тех случаях, когда благодаря высокой агротехнике ухода за парами накапливается достаточное количество влаги в почве и ранней весной образуется оптимальное число зачаточных колосков в колосе, то при нормальном стеблестое даже очень сильная майская засуха на урожае озимых не сказывается. Так, например, при стеблестое 1000 стеблей на 1 м² и весенних запасах влаги около 160 мм в метровом слое почвы в 1958 г. во Всесоюзном селекционно-генетическом институте (Одесса) при почти полном отсутствии осадков в мае (2 мм за месяц) урожай озимой пшеницы превысил 42 ц/га, в 1963 г. при 4 мм осадков — 36,8 ц/га и в 1965 г. при 1,1 мм — 33,3 ц/га.

На основе учета метеостанциями основных факторов Е. С. Улановой (1967) вычислены прогностические зависимости для озимой пшеницы при разном стеблестое и различных запасах весенней продуктивной влаги для высокого и среднего уровня агротехники. Эти составленные заблаговременно (за 2—3 месяца) прогнозы урожайности характеризуются высокой степенью оправдываемости, за исключением районов с сильными суховеями, совпадающими с «критическим» периодом развития пшеницы.

Б. П. Пономаревым (1961) установлены количественные связи между числом колосков в зачаточном колосе z , средними запасами влаги в пахотном слое в период закладки колосков — на IV этапе органогенеза x и средней температурой воз-

духа за тот же период y , определены коэффициенты корреляции $(0,86 \pm 0,03)$ и рассчитаны уравнения регрессии: $z = 0,62x - 2,11y + 101,76$. Пользуясь этим уравнением и полученным на его основе графиком, можно определять количество заложившихся колосков в процентах к среднему максимальному числу их, свойственному данному сорту.

Таким образом, сведения о водопотреблении пшеницы на разных этапах развития растений, данные об уровнях водного дефицита, приводящего к повреждениям зачаточного колоса и генеративных органов, и соответствующие расчеты связи между потреблением воды растениями и ее запасами в почве открыли возможности для долгосрочного прогноза урожая пшеницы.

Оценка засухоустойчивости разных сортов пшеницы имеет особое значение для селекционеров. Однако если в 30-х годах оценка засухоустойчивости сортов проводилась вне связи с особенностями типов засухи, то уже в 40-х годах после опубликования работ И. В. Красовской (1947), Н. Л. Удольской (1936) четко выкристаллизовалась необходимость дифференцированной оценки засухоустойчивости сортов разного географического происхождения, а также селекции засухоустойчивых сортов с учетом типов засухи.

И. В. Красовская отмечает, что в условиях пустынь, где пшеница может возделываться только на орошаемых землях, основной задачей селекции должен быть отбор форм с высокой степенью устойчивости к атмосферной засухе и высокой температуре воздуха и почвы. Следовательно, в этих случаях селекционеры должны широко использовать такие методы диагностики, как определение вязкости протоплазмы, порога коагуляции белков и коллоидно связанной воды. В этих условиях сложились сорта, относящиеся к шестому морфофизиологическому типу (см. стр. 10 настоящего тома). Как известно, большинство сортов, возделываемых в Средней Азии, особенно на богаре, выделяются жаростойкостью и устойчивостью к низкой относительной влажности воздуха. Среди них имеются формы озимые, полуозимые и двуручки, которые благодаря очень раннему созреванию реже попадают под действие наиболее высоких температур июля и первой половины августа. Однако и в мае, и в июне высокая температура и интенсивная солнечная радиация в полупустынных районах среднеазиатских республик СССР, в Иране, Афганистане и Индии способствовали формированию этого типа пшениц.

В степной зоне СССР общее количество осадков сравнительно достаточно и засуха определяется главным образом их неравномерным выпадением (УССР, Северный Кавказ). Поэтому в этой зоне основная задача селекции — выведение таких сортов яровой пшеницы, которые были бы максимально приспособлены к засухе в «критический» период (IV—VI этапы

органогенеза). Для оценки засухоустойчивости сортов в этой зоне можно рекомендовать передвижные «засушники».

Почвенная засуха, время ее наступления в этой зоне определяется не только дефицитом осадков во время вегетации, но и запасами, накопившимися за зимний период. При дефиците осадков влияние засушливой погоды проявляется тем позже, чем больше запасы осенне-зимней почвенной влаги. Поэтому засуха в сочетании с суховеями опасна преимущественно для позднеспелых сортов. Отсюда необходимость селекции средне-спелых и скороспелых сортов пшеницы. В этой зоне наряду с прямыми методами определения засухоустойчивости, сочетаемыми с биологическим контролем, может быть широко использован метод завядания И. И. Туманова, усовершенствованный Ф. Д. Сказкиным, и некоторые лабораторные методы, как, например, определение степени гидрофильности коллоидов, а также эластичности протоплазмы.

В засушливых районах селекционеры в первую очередь пытались создать скороспелые сорта озимых пшениц, сочетающие зимостойкость с засухоустойчивостью. К таким сортам относятся местные Крымки, Одесская 3, Одесская 16 и некоторые сорта саратовской селекции — Лютесценс 329, Лютесценс 1060/10. Среди яровых пшениц высокой засухоустойчивостью характеризуются сорта Мелянопус 69 и Гордеиформе 10, относящиеся к волжско-степной экологической группе, второму морфофизиологическому типу. Все эти сорта относительно устойчивы к высокой температуре и дефициту влаги на IV—VIII и X—XI этапах органогенеза.

Иной тип засухоустойчивых сортов яровых пшениц необходим для Западной и особенно Восточной Сибири. В этих районах, где сравнительно мало осадков выпадает в зимне-весенний период, а большая часть — во вторую половину лета, необходима селекция сортов с продолжительным периодом I—II этапов органогенеза, с тем чтобы этапы формирования зачаточного колоса (III—IV) проходили в начале второй половины лета.

В Западной Сибири сформировался своеобразный тип яровых пшениц. Они относятся к пятому морфофизиологическому типу, который характеризуется среднепозднеспелыми и даже позднеспелыми сортами западносибирской, восточносибирской и дальневосточной селекции, отобранными из местных популяций, а также полученными путем гибридизации с сортами из Канады и степных районов США.

Большинство этих сортов (типа Мильтурум 321, Мильтурум 553) очень медленно развиваются и долго задерживаются на II этапе органогенеза; они легко переносят засуху в мае и в первой половине июня и эффективно используют для дифференциации зачаточного колоса осадки в конце июня и начале июля.

Юго-восток европейской части СССР характеризуется наиболее суровыми засухами и суховеями в течение вегетационного периода. Весной при сильных ветрах часто наблюдаются атмосферные засухи, вплоть до пыльных бурь. Наиболее жесткие атмосферные засухи с высокой температурой характерны для середины и второй половины лета, когда они часто сочетаются с почвенной засухой. В этих условиях необходимы сорта, обладающие высокой конституционной жароустойчивостью и засухоустойчивостью, скороспелые, созревающие до наступления наиболее сильных засух. Селекционерами путем отбора из местных форм и сложной многоступенчатой гибридизации созданы сорта скороспелые и среднеспелые, высокоурожайные, устойчивые к засухе и обладающие высокими хлебопекарными качествами. Эти сорта отличаются интенсивным развитием в период всходов (вплоть до VII этапа органогенеза), сомкнутым типом куста, невысокой продуктивной кустистостью. К ним относятся сорта яровой мягкой пшеницы — Саратовская 29, Альбидум 43, Лютесценс 758, Саратовская 33, Саратовская 38 — и твердой пшеницы — Мелянопус 69, Гордеиформе 27, Мелянопус 1932, Мелянопус 26, Ракета. Все они относятся ко второму морфофизиологическому типу. Многие из этих сортов обладают, как показали исследования П. Г. Генкеля и А. Н. Новоселовой (1955), способностью выносить значительное обезвоживание, возрастающее по мере развития. Причем в засушливых условиях, как отмечает П. А. Генкель (1967), происходит как бы непрерывное приспособление устойчивых сортов к засухе. В результате к наступлению VI—VII этапов у них значительно повышается засухоустойчивость.

Исследования показали также, что у сортов саратовской и краснокутской селекции в суровых условиях юго-востока выработалось не только приспособление протоплазмы к значительной потере воды, но и различная способность удерживать воду. В Волгоградской области в засушливые годы урожай засухоустойчивых сортов на 20—50% и больше превышает урожай менее засухоустойчивых сортов.

К признакам засухоустойчивости и зимостойкости Ф. Г. Кириченко (1962) относит строение корневой системы. Э. Т. Гринфельд (1968) считает, что при отборе на засухоустойчивость следует учитывать глубину проникновения корней в почву. Почвенная засуха, не сопровождаемая атмосферной, может иметь место преимущественно в центральных и в северных районах СССР. Здесь она часто усугубляется плохими физическими свойствами подзолистых почв и сравнительно незначительным объемом почвы, используемым корневой системой. В этих условиях важна селекция сортов, способных хорошо куститься и за счет разнокачественности побегов давать нормальный урожай. Высокая кустистость и разнока-

чественность побегов у яровой пшеницы, которая создается при задержке на II этапе органогенеза пониженными температурами весной, обеспечивает возможность при повреждениях кратковременной засухой тех или иных побегов компенсировать эти потери за счет высокой озерненности других продуктивных побегов, до или после засухи проходивших «критический» период — V—VII этапы органогенеза.

В северной зоне с холодными почвами, затрудняющими поступление воды в корневую систему, выработались особые экологические формы — северная приполярная, восточносибирская (первый морфофизиологический тип) яровых пшениц, семена которых способны прорасти при температурах, близких к нулю, и развиваться в условиях холодных, физиологически сухих почв. Высокая водоудерживающая способность протоплазмы, характерная для этих сортов, помогает растениям переносить поздневесенние заморозки и засуху, связанную с физиологически сухими, холодными почвами.

На опыте исследования засухоустойчивости пшениц первого морфофизиологического типа отчетливо проявляется значение предварительной подготовки растений к сопротивлению губительному действию засухи.

Как показали исследования И. М. Васильева (1929), С. И. Кокиной (1929), И. Н. Кондо (1931), В. А. Новикова (1934), Т. А. Красносельской-Максимовой (1930—1931), И. В. Красовской (1935), Н. Л. Удольской (1936) и многочисленных работ П. А. Генкеля и его школы (1934—1967), предварительное выращивание растений при низкой влажности почвы закаляет растения не только к почвенной и атмосферной засухе, но и к высоким температурам.

Исследования засухоустойчивости пшеницы и процессов закаливания позволили селекционерам в результате испытания большой коллекции районированных и инорайонных сортов значительно быстрее давать всестороннюю оценку селекционного материала. В качестве примера можно сослаться на работы Н. Л. Удольской (1936). Около десяти лет испытывая свыше 430 сортов яровой пшеницы вегетационным методом завядания на засухоустойчивость, Н. Л. Удольской удалось выявить различия в засухоустойчивости различных морфофизиологических типов (биотипов, по классификации Н. Л. Удольской) пшеницы в разные фазы развития. Так, оказалось, что одни сорта и линии западносибирской селекции лучше приспособлены переносить засуху в фазе кушения по сравнению с фазой выхода в трубку и стеблевания. Например, у сорта Мильтурум 321 в том случае, если засуха в опыте наступала в фазе кушения, урожай зерна снижался (в процентах к контролю) до 80, а в фазе стеблевания — лишь до 7,2. Другие результаты получены для таких сортов, как Цезиум 111 (если полив прекращался в фазе выхода в трубку). Если в фазе кушения урожай снижался

на 40—50%, то в фазе выхода в трубку — на 70—75%. Следовательно, для условий Западной Сибири полезно иметь два биотипа пшеницы: скороспелые сорта для ранних сроков посева, которые могут успеть пройти «критический» период за счет зимних и ранневесенних осадков (такие сорта, как, например, Саратовская 29, в настоящее время занимают большие площади в Сибири), и сорта, способные переносить засуху в фазу кушения, однако несколько более скороспелые, чем Мильтум 321.

Испытание на засухоустойчивость больших коллекций пшениц, проводимое Всесоюзным институтом растениеводства им. Н. И. Вавилова в течение многих лет на опытных станциях и в географической сети, а также в лаборатории физиологии растений, сопровождаемое определениями различных физиологических и биохимических показателей засухоустойчивости растений, позволило селекционерам значительно эффективнее использовать мировые коллекции пшениц.

Наряду с селекцией устойчивых к засухам сортов пшеницы разных морфофизиологических типов, приспособленных к той или иной специфике засушливых явлений в каждой географической зоне, в сельскохозяйственной практике уже давно используются мероприятия по мелиорации климата (орошение, снегонакопление и накопление влаги на полях с помощью ряда агротехнических приемов, таких, как черные пары, зяблевая пахота, рациональные сроки сева).

Физиологами предложены приемы для повышения засухоустойчивости пшеницы. К их числу относится метод предпосевного закаливания, разработанный П. А. Генкелем и сотрудниками (1946—1967), приемы углубления узла кушения путем предпосевной обработки семян (Куперман, 1936, 1949, 1950; Бригинец, Куперман, 1937), обработка растений, подвергшихся действию засухи, физиологически активными веществами (Кыдрев, Тянкова, 1962), предпосевная обработка семян микроэлементами, суперфосфатом и другими удобрениями (Школьник, Макарова, Планкевич, 1952; Школьник, Макарова, 1954; Власюк, 1952, 1957, 1968; Пейве, 1956).

Одни из них имеют широкое практическое значение, другие могут быть использованы лишь в отдельные годы, третьи — применимы на селекционных делянках.

Как известно, прием яровизации особенно твердых пшениц был предложен Т. Д. Лысенко в годы, когда в колхозах из-за технических трудностей посевы яровой пшеницы весной очень затягивались, и поздние посевы попадали под действие летней засухи и суховеев. Посев яровизированными семенами, ускоряя развитие яровой пшеницы в степных районах юга Украины, Поволжья и сходных климатических зонах СССР, «уводил» растения от суховеев. Ускорение в развитии даже на

2—3 дня могло играть решающую роль в сохранении урожая и качестве зерна.

Наряду с этим яровизация семенного материала способствовала ускорению в наступлении «критического» периода (III—IV этапов органогенеза) и тем самым возможности использования растениями зимне-весенней влаги, а следовательно, повышению урожайности. Исследования, проведенные многими авторами (Заблуда, 1948; Сапегин, 1940; Сказкин, 1938, 1955, 1961; Сказкин, Эмих, 1950; Сказкин, Лерман, 1952), не только объяснили причины повышения урожайности яровизованных посевов в одни годы, отсутствия прибавки урожая в другие годы, но и вскрыли некоторые физиологические и биохимические различия в развитии растений пшеницы под влиянием яровизации семян. К числу их относятся изменение таких признаков, как рН и гН клеточного сока, увеличение водоудерживающей способности клеток в конусе нарастания, повышения содержания зеленых пигментов в третьем и четвертом листьях главного побега, усиление роста корневой системы (Коеджиков, 1966), изменения биохимизма ряда процессов, усиления их активности (Деваи, 1966).

Интересные исследования засухоустойчивости растений из яровизированных и неяровизированных семян проведены индийскими учеными (Chinoy, 1960, 1961; Chinoy, Nanda, Sirohi, Sawhney, 1959), детально исследовавшими влияние засухи на развитие засухоустойчивости в онтогенезе различных типов пшениц.

Посевы яровизированными семенами, занимавшие большие площади в период организации совхозов и колхозов, значительно сократились, когда наличие техники обеспечило проведение весеннего сева в очень сжатые сроки, а внедрение новых скороспелых сортов позволило дифференцировать сроки посева сортов с различной длиной вегетационного периода. Сокращение посевов яровизированными семенами вызывалось также некоторыми трудностями обеспечения нормальной всхожести их в годы с неустойчивой весной.

Начиная с 1934 г. и затем в 1946 и 1956 гг. П. А. Генкелем с сотрудниками был разработан и предложен метод предпосевого закаливания растений путем воздействия на набухшие или наклюнувшиеся семена. Теоретическими основаниями эффективности этого приема являются открытое И. В. Мичуринным свойство высокой пластичности молодых организмов. Как известно, семена могут переносить без повреждения как очень низкую, так и высокую температуру. Изменения, полученные в ювенильном состоянии, отражаются на прохождении физиологических и биохимических процессов в онтогенезе растений.

Исследования П. А. Генкеля (1956) показали, что при предпосевном закаливании семян (его можно проводить перед

посевом, а также осенью) в растениях под влиянием обезвоживания происходит глубокая физиологическая перестройка.

Наиболее существенно увеличение гидрофильности коллоидов, о чем может свидетельствовать повышение порога коагуляции солевых и водных вытяжек из листьев и колоса (Генкель, 1946). У контрольных вариантов различия в температурном пороге коагуляции белков у разных по устойчивости сортов очень незначительны, у закаленных растений этих же сортов эти различия уже четко проявляются, особенно в колосьях (табл. 135).

Таблица 135

Температурный порог коагуляции (°С) белков у пшеницы в водных вытяжках (1:20) из листьев (по Генкелю, 1946)

Сорт	Вариант	Коагуляция	
		в колосьях	в листьях
Мильтурум 321	Контрольные	67	58
	Закаленные	73	60
Цезиум 111	Контрольные	69	—
	Закаленные	82	—

При закаливании изменяется гидрофильность коллоидов протоплазмы и некоторые свойства белков. Например, в процессе закаливания смещается изоэлектрическая точка — у зародыша пшеницы Мильтурум 321 (в контроле) при pH 3, 7, а у прошедших закаливание — при pH 2, 7.

Изменяется также активность каталазы в семенах. Так в семенах Лютесценс 62 (в контроле) она не превышала 0,25 мл $KMnO_4$ на 1 г сухого вещества, а у закаленных превышала единицу (1,06). Аналогичные данные получены и по сорту Цезиум 111.

Наряду с повышенной активностью ферментов у закаленных растений повышается интенсивность дыхания (табл. 136).

Таблица 136

Интенсивность дыхания проростков пшеницы (по Генкелю, 1946)

Сорт	Вариант	CO_2 на 100 г сырого веса	в % от контроля
Цезиум 111	Контрольные	72,7	100,0
	Закаленные	85,7	118,1
Мильтурум 321	Контрольные	93,1	100,0
	Закаленные	119,2	128,0

Благодаря повышенной гидрофильности коллоидов протоплазмы закаленные к засухе растения в наиболее жаркие часы суток содержат больше воды и характеризуются меньшим водным дефицитом (табл. 137).

Стимуляционный эффект у закаленных растений пшеницы выражается в усилении мощности корневой системы и поступлении питательных веществ из почвы в растения. Наряду с физиологическими изменениями поглощающей способности корневых систем у закаленных растений наблюдается и увеличение числа зародышевых корней.

Таблица 137

Содержание воды и водный дефицит* у пшеницы
Цезиум III в полевых условиях на глубокостолбчатом
солонце (Троицкий заповедник)

Вариант	Содержание воды, % к сухому весу	Водный дефицит, %
Контрольные растения		
Колосья	55	20,6
Листья	64	29,1
Закаленные растения		
Колосья	62	12,5
Листья	67	22,0

* Водный дефицит определялся по методу Л. С. Литвинова.

Высокая гидрофильность коллоидов способствует повышенному фотосинтезу закаленных растений (Добрунов, 1956) и в результате лучшему накоплению сухого вещества.

У закаленных растений отмечается большая ксероморфность анатомо-морфологических признаков. Так, у них наблюдается более развитая сосудисто-проводящая система, нервация листьев, меньше размеры клеток эпидермиса и устьиц, большее число устьиц на единицу площади листа. Размеры листьев у закаленных растений больше, чем у незакаленных. Это, по-видимому, является результатом стимуляции у закаленных растений ростовых процессов и синтеза белковых веществ, ускорения темпов дифференциации конуса нарастания и закладки листовых валиков.

Характерно, что во многих случаях закаленные растения не проявляют различий во время действия засухи, но зато они способны гораздо легче восстанавливать нормальные физиологические функции после перенесенной атмосферной засухи. Как отмечает П. А. Генкель (1967), высокая гидрофильность и эластичность протоплазмы, а также сохранение синтетических функций при обезвоживании обуславливают устойчивость закаленных растений к почвенной засухе.

У закаленных растений в результате повышения энергетического уровня наблюдается усиление интенсивности обмена. Закаленные растения по сравнению с незакаленными, как показывают исследования Н. А. Гусева (1957, 1959), отличаются более высоким содержанием кислоторастворимого фосфора и нуклеопротеидов. Этим, по-видимому, можно объяснить большую интенсивность физиологических и биохимических процессов при сравнительно более высокой гидрофильной вязкости протоплазмы у закаленных растений. Наряду с непосредственным повышением гидрофильной вязкости протоплазмы для закаленных растений может иметь большое значение повышенное содержание нуклеиновых соединений, и в частности, рибонуклеиновой кислоты. Большее содержание нуклеиновых кислот усиливает синтез белков и тем самым также несколько повышает устойчивость закаленных растений.

Наряду с обычной методикой предпосевного закаливания предложено намачивание семян в растворах различных солей и микроэлементов с последующим подсушиванием. Так, П. А. Генкель и И. В. Цветкова (1955) предложили использовать для повышения гидрофильной вязкости протоплазмы раствор хлористого кальция $\frac{1}{49}$ М, погружая в него растения на 24 час. Было установлено увеличение вязкости протоплазмы, а также усиление роста корневой системы. Так, объем корней одного растения увеличился от 0,23 до 0,57 см³, общая поглощающая поверхность корней возросла от 0,28 до 0,62 м², а количество корней увеличилось с 12 до 16% (Генкель, Мягкова, Цветкова, 1958).

М. Я. Школьник с сотрудниками (1950, 1954) при предпосевной обработке семян различными солями с добавлением микроэлементов наблюдали стимуляцию энергии прорастания, силы роста проростков, некоторое повышение засухоустойчивости растений и усиление явлений ксероморфизма.

Влияние предпосевного закаливания в конечном результате приводит к повышению урожайности закаленных растений по сравнению с незакаленными. Как видно из табл. 138, урожайность яровых пшениц может повышаться на 15—30%, а в некоторых случаях и выше. Следует, однако, заметить, что приемы предпосевного закаливания приобретают практическое значение лишь при слабой или средней засухе.

Опыты в производственных условиях в Западной Сибири, Казахстане, Киргизии, Целинном крае, Куйбышевской, Волгоградской, Воронежской, Тамбовской и других областях Союза, в Болгарии, Югославии и Румынии подтвердили перспективность предпосевного закаливания растений как агротехнического приема, повышающего засухоустойчивость и урожайность яровой пшеницы.

Урожай (в ц/га) закаленных к засухе пшениц в полевом опыте
(по Генкелю, 1956)

Сорт	Контроль- ные расте- ния	Зака- ленные расте- ния	% к конт- ролю	Почва	Место проведения опыта
Лютесценс 62	14,3	19,0	132	Чернозем	Тамбовская область
Мильтурум 321	26,0	33,0	127	Глубоко- столбчатый солонец	Троицкий заповед- ник (Челябин- ская область)
Мильтурум 321	9,3	16,2	173	Корково- столбчатый солонец	Там же
Эритроспермум 1024 .	14,6	17,2	118	Чернозем	»
Лютесценс 953	13,0	16,0	122	»	»
Цезиум 111	14,7	17,2	117	»	»

К числу приемов, увеличивающих устойчивость растений к засухе, относится также метод углубления узла кушения путем предпосевной обработки семян. При углублении узла кушения у яровых пшениц развиваются не только зародышевые, но и узловые корни, что способствует лучшему проникновению корневой системы в почву и синхронному кушению растений.

Весной в степных районах узел кушения закладывается на глубине не более 0,5—0,8 см от поверхности почвы. В связи с быстрым пересыханием поверхностного слоя подземный узел может совсем не давать узловых корней; кроме того, они могут начать расти, очень быстро прекратить рост из-за сухости почвы и затем отмереть. Таким образом, эти растения до конца вегетации живут лишь с зародышевой корневой системой. Они становятся значительно более уязвимыми как в условиях почвенной, так и особенно атмосферной засухи. Раннее формирование корневой системы узлов кушения имеет существенное значение для повышения устойчивости и высокой урожайности растений.

Суть предлагаемого приема углубления узла кушения заключается в том, чтобы заставить не разрастаться и не вытягиваться в длину гипокотиле у яровой пшеницы.

Известно, что при любой глубине заделки семян пшеницы ростки выходят на поверхность почвы; при этом, чем глубже заделаны семена и чем меньше доступ света к проросткам, тем сильнее вытягивается гипокотиле и колеоптиле, тем выше обычно образуется и подземный узел кушения.

Исходя из этого, был предложен прием облучения набухших семян прямым солнечным светом (Куперман, 1936; Бригинец, Куперман, 1937). Солнечная радиация, богатая

сине-фиолетовыми лучами, при облучении тонкого, в идеале одного слоя, семян задерживает процесс вытягивания гипокотиле (процесс деэтиолирования ростка), и узел кушения образуется непосредственно над зерновкой, почти на той же глубине, на которой заделаны семена.

Данные Н. Л. Бригинца и М. Я. Трегубенко (1946), результаты опытов Ф. М. Куперман в Алтайском крае (1949), материалы опытов С. И. Савельева (1954) свидетельствуют, что прием углубления узла кушения у озимых пшениц улучшает не только условия перезимовки, но и устойчивость к весенне-летней засухе; последнее, как было показано, может иметь большое значение для яровых пшениц, особенно в степных районах, где температурный и водный режим поверхностных слоев почвы характеризуется рядом особенностей (Шульгин, 1967).

Возможность восстановления некоторых нарушенных процессов в поврежденных засухой растениях яровой пшеницы исследовали Т. Г. Кыдрев и Л. А. Тянкова (1962). Исходя из того, что с прекращением засухи (если она не была очень длительной и суровой) нарушенные физиологические и биохимические процессы нормализуются, авторы для усиления процессов восстановления растений, поврежденных засухой, применяли внекорневую подкормку азотными, фосфорными удобрениями и опрыскивание витаминами. В последующем они проверяли действие на поврежденные засухой растения индолилуксусной кислоты (ИУК), 2, 4-дихлорфеноксиксусной кислоты (2, 4-Д) и смеси из равных частей ИУК и ТИБК (2, 3, 5-триидобензойной кислоты). Эти физиологически активные вещества были выбраны по следующим соображениям: 1) под влиянием засухи уменьшается количество ростовых веществ в растении и очень важно их восстановить; 2) ростовые вещества способствуют позеленению пожелтевших живых листьев; 3) они стимулируют синтез белков, который нарушается при засухе.

Опыты проводили с озимой пшеницей — сорт Сан Пасторе. Полив прекращали в фазу выхода в трубку — начала стеблевания, засуха длилась до тех пор, пока растения не переходили в состояние длительного завядания. После возобновления полива и восстановления тургора растения опрыскивали растворами физиологически активных веществ (ИУК; 2, 4-Д; смесью ИУК и ТИБК) в концентрации 1 г на 1 л воды, из расчета, чтобы на каждое растение приходилось по 100 г вещества в растворе. Измерения и учеты проводили на 20-й день после опрыскивания.

После опрыскивания у завядавших растений, не обработанных после засухи, нижние пожелтевшие листья быстро засохли, а у опрысканных растений они позеленели, причем в зависимости от того, какими веществами опрыскивали рас-

тения, степень позеленения была разной; наиболее эффективным было действие 2, 4-Д. Но общая продолжительность жизни нижних листьев у опытных растений была не больше, чем у контрольных. Однако выяснить роль листьев в восстановлении нормального баланса обмена веществ пока не удалось.

Наряду с эффектом позеленения листьев происходили некоторые изменения в высоте и интенсивности кушения растений — обработанные смесью ИУК и ТИБК замедлили рост и усилили кушение.

Исследования Т. Г. Кыдрева и Л. А. Тянковой представляют интерес не только в связи с действием физиологически активных веществ на растения, подвергшиеся завяданию, но и для анализа изменений физиологических и биохимических процессов, протекающих в озимой пшенице под влиянием засухи. В связи с этим приводим результаты опытов, опубликованных ими в 1962 г. (табл. 139).

Как видно из табл. 140, после завядания во всех органах растений белкового азота было меньше, чем в соответствующих органах растений, не подвергавшихся засухе. Резкие

Таблица 139

Содержание общего и белкового азота у озимой пшеницы
(в мг на 1 г сухого вещества)

Вариант опыта	Ярус листьев	Общий азот			Белковый азот		
		общее количество	разница по сравнению с контролем		общее количество	разница по сравнению с контролем	
			неподсушенным	подсушенным		неподсушенным	подсушенным
Контрольные растения	I	22,50	—	1,50	17,51	—	1,46
	II	14,02	—	-0,28	10,51	—	0,59
	III	5,83	—	0,29	5,36	—	0,11
	Корни	8,17	—	0	8,03	—	0,68
Контрольные растения, подвергшиеся подсушиванию	I	21,00	-1,50	—	16,05	-1,46	—
	II	14,30	0,28	—	9,92	-0,59	—
	III	5,54	-0,29	—	5,25	-0,11	—
	Корни	8,17	0	—	7,35	-0,68	—
То же + ИУК	I	23,90	1,40	2,90	17,51	0	1,46
	II	13,42	-0,60	-0,88	9,92	-0,59	0
	III	6,71	0,88	1,17	6,23	0,87	0,98
	Корни	9,63	1,46	1,46	8,13	0,14	0,82
То же + 2,4-Д	I	23,22	0,72	2,22	20,25	2,74	4,20
	II	14,30	0,28	0	9,92	0,59	0
	III	5,83	0	0,29	5,36	0	0,11
	Корни	9,92	1,75	1,75	8,17	0,14	0,82
То же + ИУК + ТИБК	I	20,66	-1,84	-0,34	16,08	-1,43	0,03
	II	12,85	-1,17	-1,45	9,63	-0,88	-0,29
	III	7,00	1,17	1,46	5,54	0,18	0,29
	Корни	9,92	1,25	1,75	8,17	0,14	0,82

различия по общему азоту отмечены в I ярусе; в листьях II яруса и в корнях содержание общего азота было почти одинаковым.

Наиболее заметно возрастает, превышая контроль, содержание белкового и небелкового азота в листьях I яруса и в корнях растений, обработанных 2, 4-Д и ИУК. Как известно, в физиологической и биохимической деятельности растений самые верхние листья и корни играют основную роль, следовательно, 2, 4-Д и ИУК, оказывая влияние на нормализацию их функций, способствуют восстановлению нарушенных засухой процессов.

Таблица 140

Содержание сахаров в растениях пшеницы (в мг глюкозы на 1 г сухого вещества) (по Кыдреву, Тянковой, 1962)

Вариант опыта	Ярус листьев	Моносахара			Дисахара		
		общее количество	разница по сравнению с контролем		общее количество	разница по сравнению с контролем	
			неподсушенным	подсушенным		неподсушенным	подсушенным
Контрольные растения	I	28,18	—	—36,42	40,40	—	27,78
	II	38,54	—	12,20	79,30	—	56,64
	III	33,16	—	23,86	35,84	—	—21,12
	Корни	15,18	—	15,18	11,66	—	11,66
Контрольные растения, подвергавшиеся + подсушиванию	I	64,60	36,42	—	12,62	—27,78	—
	II	23,34	—15,20	—	22,66	—56,64	—
	III	9,30	—23,86	—	56,96	21,12	—
	Корни	0	—15,18	—	0	—11,66	—
То же + ИУК	I	37,66	9,48	—26,94	49,65	9,25	37,03
	II	22,78	—15,76	—0,56	15,53	—63,77	—7,13
	III	17,06	—16,10	7,76	25,16	—0,68	—21,80
	Корни	17,90	2,72	17,30	3,32	—8,34	3,32
То же + 2,4-Д	I	22,46	5,72	—42,14	34,86	—5,54	22,24
	II	41,15	2,61	17,81	29,60	—49,70	6,94
	III	7,82	—25,34	—1,48	42,75	6,91	—14,21
	Корни	0,34	—14,84	0,34	17,62	5,96	17,62
То же + ИУК + + ТИБК	I	22,00	—6,18	—42,60	58,28	17,88	45,66
	II	42,94	4,40	19,60	30,58	—48,72	7,92
	III	36,18	3,02	26,88	17,88	17,96	—39,08
	Корни	14,70	—0,48	14,70	18,40	6,74	18,40

Прослежены также различия в содержании свободных аминокислот и амидов. Аминокислот больше всего в листьях I яруса, по направлению вниз к корням их состав и количество уменьшается. В листьях I яруса у растений, подвергшихся влиянию засухи, установлено накопление аспарагина, аскорбиновой кислоты и аланина (запасных продуктов рас-

пада белков), в то время как в листьях этого же яруса у растений, не подвергавшихся завяданию, содержалась только аспарагиновая кислота. Наибольшее количество свободных аминокислот было в листьях I яруса при обработке ИУК.

Засуха вызывает, как известно, гидролиз полисахаридов, особенно дисахаридов, и заметное увеличение содержания моносахаридов. В опытах, как видно из табл. 140, наибольшее количество сахаров обнаружено в листьях I яруса подсушенных растений, в то время как в корнях у них полностью отсутствовали моно- и дисахариды. Контрольные неподсушенные растения характеризуются сравнительно равномерным распределением сахаров между подземными органами, узлом кушения и корневой системой.

Засуха, повреждая часть листьев и корней, приводит к преждевременному старению растения, что проявляется в нарушении координации между надземными и подземными органами.

Действие физиологически активных веществ в данном случае как бы несколько замедляет процессы старения растений.

Приведенные данные о действии физиологически активных веществ на восстановление некоторых процессов, нарушенных засухой, пока что имеют больше теоретический интерес, чем практическое значение, и требуют дальнейших исследований.

* *
*

Пшеница, занимающая среди сельскохозяйственных культур наибольшие посевные площади, естественно, больше других привлекла внимание ученых, исследовавших физиологию засухоустойчивости растений. По вопросу о засухоустойчивости пшениц в разных экологических условиях накопилось огромное количество работ. Поэтому в первую очередь важно привести те материалы, которые дают наиболее общие представления о современном состоянии вопроса и наиболее важных вехах его истории, и некоторые данные, которые представляют интерес для использования в дальнейшей работе по созданию сортов и разработке приемов, ослабляющих губительное действие засухи.

В Советском Союзе осуществляется обширная программа мелиоративных работ. Предусматривается осушение миллионов гектаров переувлажненных и заболоченных земель в районах достаточного увлажнения, где посевы пшеницы при соблюдении соответствующих агротехнических мероприятий могут обеспечить устойчивый высокий урожай. Этим планом предусмотрено также орошение земель в засушливых и пустынных районах СССР. Намечены исключительной важности

государственные мероприятия, направленные на борьбу с засухой, на создание устойчивых урожаев, независимо от погодных условий.

Широкие мелиоративные работы ставят перед физиологами новые задачи по изучению засухоустойчивости, водного режима и солеустойчивости растений.

В то же время следует помнить, что, хотя мелиорация и приобретает в развитии сельского хозяйства важнейшее значение, тем не менее еще долгие годы основные урожаи пшеницы наша страна должна и может получать на неполивных землях. Таким образом, необходимость изучения засухоустойчивости и всех средств борьбы с засухой продолжает быть одной из наиболее актуальных проблем физиологии растений.

СОЛЕУСТОЙЧИВОСТЬ ПШЕНИЦЫ

Засоленные почвы в СССР занимают около 10% суши. Они распространены главным образом в Средней Азии, Закавказье, на юге и юго-востоке европейской части СССР и в степных и полустепных районах Сибири. Засоленные почвы в значительной мере распространены в районах, где в течение длительного периода применялось орошение без строгого соблюдения правил дренажа и ухода за поливными землями. На солончаковых и сильно засоленных землях даже после их коренной мелиорации обычно культивируются растения, которые относительно легко переносят засоление в условиях полива: хлопчатник, подсолнечник, кукуруза, ячмень, просо, сахарная и кормовая свекла, люцерна; бахчевые — дыни, тыквы; некоторые кустарники, деревья — лох, дикий миндаль, гранат, абрикос, фисташка, шелковица, грецкий орех.

Происхождение и режим засоленных почв всесторонне исследованы В. А. Ковда (1946). Вопросы солеустойчивости растений, исследования физиологии галофитов, классификация почв по отношению к ним растений, классификация галофитов разного типа, в зависимости от накопления солей в их клетках и тканях, степени проницаемости тканей и клеток для солей, характер различных многообразных приспособлений в онтогенезе и филогенезе растений описаны в монографиях и статьях советских и зарубежных исследователей (Келлер, 1920, 1940, 1951; Рихтер, 1927; Генкель и др., 1935, 1946, 1954; Новиков, 1942, 1949; Ратнер, 1948, 1950, 1953; Жемчужников и др., 1926, 1928; Строгонов, 1958, 1962, 1967; Шахов, 1956).

Пшеница — растение, у которого резко снижается продуктивность на засоленных почвах. Об этом свидетельствуют как сравнительно небольшие площади посевов пшеницы на засо-

ленных землях, так и в особенности отсутствие солеустойчивых сортов. Следует отметить, что сорта, отличающиеся высокой засухоустойчивостью, одновременно лучше переносят засоление почвы, если оно не переходит определенного предела. В. Е. Кабаев (1953) определяет предельную солеустойчивость для пшеницы в начальный период развития содержанием хлора в воздушно-сухой почве от 0,025 до 0,04%, для хлопчатника — 0,03—0,045%, для подсолнечника — 0,055—0,08%.

Пшеницы в условиях засоленных почв быстро накапливают соли, их развитие и рост сильно угнетаются (Сергеев, 1935; Сергеев, Лебедев, 1936; Окнина, 1945, 1953).

Особо ингибирующее влияние на рост, развитие и продуктивность пшеницы оказывают ионы хлора. Н. М. Тулайков (1912) исследовал влияние сернокислого и хлористого натрия на твердую местную пшеницу Белотурку; засоление почвы производилось изомосмотическими концентрациями солей с одинаковым катионом (Na) и разными анионами (SO₄ или Cl) (табл. 141).

Таблица 141

Урожай пшеницы Белотурки при засолении почвы сернокислым и хлористым натрием (по Тулайкову, 1912)

Урожай, ц	Контроль (почва не засолена)	5 атм		10 атм		15 атм		20 атм		30 атм	
		Na ₂ SO ₄	NaCl	Na ₂ SO ₄	NaCl	Na ₂ SO ₄	NaCl	Na ₂ SO ₄	NaCl	Na ₂ SO ₄	NaCl
Общий	31,2	31,4	24,5	21,9	11,9	17,3	4,2	12,6	1,2	2,23	—
Зерна	7,1	8,9	5,1	4,6	2,6	3,9	0,6	6,6	—	0,12	—

Из табл. 141 видно, что действие хлористого натрия на пшеницу было более сильным по сравнению с сернокислым натрием.

Вопросы физиологии солеустойчивости пшеницы разработаны сравнительно мало, а агротехнические и мелиоративные мероприятия направлены в первую очередь на освоение мелиорируемых земель под наиболее устойчивые и ценные для этих зон культуры — хлопчатник, сахарную свеклу, люцерну, бахчевые, плодовые.

Среди агротехнических мер, улучшающих условия произрастания пшеницы, особое значение приобретает внесение органических удобрений. Однако и эти приемы на засоленных почвах не всегда дают ожидаемый эффект.

Наиболее действенной была бы селекция солеустойчивых сортов на основе отбора и гибридизации местных сортов пшениц, но, учитывая низкую продуктивность посевов пшени-

цы на засоленных почвах и пока еще экономически недостаточную эффективность их, исследования солеустойчивости пшеницы ведутся в ограниченных масштабах.

Так же сравнительно невелики еще по масштабам работы по повышению солеустойчивости зерновых культур путем предпосевной солевой обработки семян (Генкель, Колотова, 1940; Генкель, 1954).

Принадлежность пшеницы к гликофитам — растениям пресных местообитаний (Генкель, 1954), обладающим слабой приспособляемостью к засолению, — ограничивает поиски методов выращивания ее на засоленных почвах.

Повышенное количество солей в почве приводит к перегрузке вредными или в лучшем случае бесполезными солями всех органов растения пшеницы (Сергеев, 1953; Сергеев, Лебедев, 1936). Большое скопление балластных солей, как указывает Б. П. Строгонов (1967), приводит к специфической на засоленных почвах минерализации органов пшеницы. При этом, как отмечает В. А. Ковда (1946), избыток легко растворимых солей в почве отрицательно действует на поступление в корни растений минеральных веществ, необходимых для питания.

В результате избыток хлора ведет не только к накоплению балласта и солевому отравлению растений пшеницы, но и вызывает своеобразное состояние голодания по отношению к необходимым питательным веществам. И хотя пшеница, как и другие гликофиты, способна увеличивать сосущую силу за счет фотосинтеза и накопления в тканях продуктов ассимиляции, все же растения очень сильно страдают при посеве на засоленных почвах. Как указывает А. А. Рихтер (1927), степень непроницаемости клеток в корнях пшеницы очень невелика, и после того как она достигает предела, наблюдается быстрое проникновение солей в ткани корня, приводящее к гибели растения.

П. А. Генкель и С. С. Колотова (1940), Е. З. Окнина (1945) также отмечают, что высокая концентрация солей повреждает протоплазму клеток корней и активное избирательное поглощение солей из почвы заменяется пассивным, в результате чего и происходит повреждение протоплазмы.

Н. М. Тулайков (1912) полагает, что интенсивность роста в условиях засоленной почвы определяется величиной осмотического давления почвенного раствора. Однако, как это видно из данных табл. 141, основную роль в интоксикации растений играли ионы хлора, а осмотическое действие солей было второстепенным. В условиях опыта при засолении почвы сернокислым натрием растения пшеницы при разных вариантах осмотического давления сохранились и дали урожай, в то время как на почвах, засоленных хлористым натрием, уже при осмотическом давлении почвенного раство-

ра 20 атм растения не формировали зерна, а при 30 атм они погибли.

В работах Б. П. Строгонова (1958, 1962, 1967) приведен детальный анализ исследований по солеустойчивости растений, представлены материалы, характеризующие современное состояние этой проблемы. Как мы уже отмечали, вопросы физиологии солеустойчивости в основном исследовались на галофитах. Значительно меньше изучена солеустойчивость гликофитов, и в том числе пшеницы. Отсылая читателей, интересующихся вопросами физиологии солеустойчивости растений, так же как происхождением и режимом засоленных почв, к соответствующим монографиям (Строгонов, 1958, 1962; Генкель, 1946, 1954; Шахов, 1956; Ковда, 1946), мы одновременно ограничиваем изложение вопросов солеустойчивости весьма краткими и фрагментарными сведениями, касающимися непосредственно физиологии солеустойчивости пшеницы, а точнее данными о неустойчивости пшеницы к произрастанию на сильно засоленных почвах.

И, по-видимому, до тех пор, пока не будут разработаны действенные методы повышения солеустойчивости пшеницы или получены сорта пшеницы, способные произрастать на засоленных почвах, лучше использовать эти участки под культуры, которые могут расти в этих условиях и давать нормальный урожай.

Что же касается вопросов возделывания пшеницы на средне- и слабозасоленных и «рассоляемых» почвах, то культура ее в этих условиях связана с необходимостью обогащения почвы минеральными и особенно органическими удобрениями. Поэтому эти вопросы рассматриваются в разделе «Минеральное питание пшеницы».

ЛИТЕРАТУРА

Авдонин Н. С. Земледелие, 1956, 5; В сб. «Зимостойкость сельскохозяйственных растений». Изд. МСХ СССР, 1960. Авдонин Н. С., Кузина Е. З. В сб.: «Повышение плодородия почв нечерноземной полосы», 2. Изд-во МГУ, 1962. Алексеев А. М. Уч. зап. Казанск. гос. ун-та, 1937, 97, 5—6, Ботаника. Уч. зап. Казанск. гос. пед. ин-та, вып. 1, 1939. Алексеев А. М. Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1946, 4, 1; Водный режим растений и влияние на него засухи. Казань, Татгосиздат, 1948; В сб.: «Биологические основы орошаемого земледелия». М., Изд-во АН СССР, 1957. Алексеев А. М., Гусев Н. А. Уч. зап. Казанск. гос. ун-та, 1935, 95, 7; ДАН СССР, 1950, 71, 4; Физиология растений, 1955, 3, 2. Алексеев А. М., Кириллова В. Н. Уч. зап. Казанск. гос. ун-та, 1936, 96, 6. Ботаника, 3. Алиев Д. А. Конференция по устойчивости растений. Киев, «Наукова думка», 1968. Алпатьев С. М. Сб. тр. конференции по вопросам водного хозяйства Украины. Киев, Изд-во АН УССР, 1952. Алпатьев А. М. Влагооборот культурных растений. Л., Гидрометеониздат, 1954. Альтергот В. Ф. Конф. по устойчивости растений. Тезисы докл. Киев, «Наукова думка», 1968. Альтергот В. Ф., Сергеев Л. И. Тр. Комиссии по ирригации, 3. Отчет научн. Волжской экспедиции АН СССР, Саратов,

1934. Альтергот В. Ф., Шатилов Ф. В., Хунцаридзе Г. Н. ДАН СССР, 1939, 25, 5. Андреев С. С. Вестн. Моск. ун-та, сер. физ.-мат. и естеств. наук, 1956, 5, 3. Аникиев В. В. В сб. «Физиология устойчивости растений», М., Изд-во АН СССР, 1960. Анци Д. Сельскохозяйственная экология. М., ИЛ, 1959. Баданова К. А. ДАН СССР, 1957, 98. Балашов А. Н. Зап. станции физиологии культурных растений Ленинградск. с.-х. ин-та, 1930, 14. Бассарская М. А. Докл. Всесоюз. совещ. по физиологии растений, 1, 1946; Яровизация, 1947, 3. Беликов П. С. Канд. дисс., 1940. Беликов П. С., Кириллова Т. В. Изв. ТСХА (биол.), 1959, 6 (31). Белкин Н. И. Тр. Днепропетровск. с.-х. ин-та, 1948, 2, 3; Зимостойкость растений. Кишинев, 1961; В сб. «Зимостойкость сельскохозяйственных культур». Изд. МСХ СССР, 1960. Биглов Т. Т. Автореф. канд. дисс. Л., 1960. Благовещенский А. В. ДАН СССР, 1954, 95, 3. Богдан И. К. В сб.: «Зимостойкость сельскохозяйственных культур». Изд. МСХ СССР, 1960. Богданов С. Изв. Киевск. ун-та, 1889. Богданов П. Н. Соц. зерновое хоз-во, 1946, 2—3. Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1953, 8, 1. Бондаренко В. И. Конференция по устойчивости растений. Тезисы докл. Киев, «Наукова думка», 1968. Боржковская Г. Д., Усова Т. К., Богдевич И. Н. Конференция по устойчивости растений. Киев, «Наукова думка», 1968. Боржковская Г. Д., Усова Т. К., Хвостова В. В. Сельскохозяйственная биология, 1967, 11, 2. Борисоглебский Г. И. Автореф. канд. дисс., М., 1954. Бригинец Н. Л. Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1946, 4, 1. Бригинец Н. Л., Куперман Ф. М. Соц. реконструкция сельского хозяйства, 1937, 7. Бровцына В. Л. Тр. Ин-та физиологии растений, 1937, 1, 2; В сб. «Орошение сельскохозяйственных культур в Центрально-Черноземной полосе РСФСР», 1. М., Изд-во АН СССР, 1952. Брунов П. И. Ежегодн. Гл. упр. землеустройства и земледелия. 1908. Будзко И. С. Изв. Иркутск. с.-х. ин-та, 1942, 4. Бухарин П. Д. Физиология растений, 1958, 5, 2. Быстриков Ф. В. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 1931, 25, 3. Вавилов Н. И. Научные основы селекции пшеницы. М.—Л., Сельхозгиз, 1935. Вакар Б. А. Научно-агрон. журн., 1927, 7—8. Вальтер О. А., Бровцына В. Л., Лебединцева Е. В. Тр. Лаборатории физиологии и биохимии растений АН СССР, 1934, 1. Вареница Е. Т. Селекция и семеноводство, 1948, 1. Вареница Е. Т., Пономарев В. И. Докл. ВАСХНИЛ, 1968, 9; Научн. тр. н.-и. с.-х. ин-та центр. районов Нечерноземной зоны. Россельхозиздат, 1958; Докл. ВАСХНИЛ, 1968, 12. Васильев И. М. Изв. по опыту. делу Дона и Сев. Кавказа, 1925, 7; Труды Сев.-Кавказск. ассоциации н.-и. ин-тов, 1927, 28, 7; Тр. по прикл. бот. ген. и селекции, 1929, 22, 1; 1931, 27, 5; Соц. зерновое хоз-во, 1933, 1—2; Зимовка растений. М., Изд-во АН СССР, 1956. Васильев И. М., Васильева Н. Г. Изв. АН СССР, сер. биол., 1934, 9. Васильева Н. Г. В сб.: «Орошение сельскохозяйственных культур в Центрально-Черноземной полосе РСФСР». М., Изд-во АН СССР, 1952; ДАН СССР, 1953, 88, 2, 3; Физиология растений, 1955, 2, 3; В сб. «Орошение сельскохозяйственных культур в Центрально-Черноземной полосе РСФСР», 2. М., Изд-во АН СССР, 1956; В сб. «Биологические основы орошаемого земледелия». М., Изд-во АН СССР, 1957. Васильева И. М., Хисамутдинова В. И. Конференция по устойчивости растений. Киев, «Наукова думка», 1968. Васина А. П. Труды ВИЗХ, 7; Вопросы ирригации, 1936, 3. Винер В. В. Вестн. сельского хоз-ва, 1905, 3—4. Власюк П. А. Применение марганцевых удобрений в СССР. Киев, Изд-во АН УССР, 1952; В сб. «Биологические основы орошаемого земледелия». М., Изд-во АН СССР, 1957; Земледелие, 1961, 8; Конференция по физиологии устойчивости растений. Тезисы докл. Киев, 1968. Власюк П. А., Проценко Д. Ф., Гурилева М. А. Зимостойкость озимой пшеницы на Украине. Киев, 1959. Вобликова Т. В. Физиология растений, 1965, 12, 1. Войтенко Н. В. Канд. дисс. МГУ, 1937. Волков И. А. Вестн. агро-техники, 1940, 2; В сб. «Орошение сельскохозяйственных культур в Цен-

трально-Черноземной полосе РСФСР». М., Изд-во АН СССР, 1954. В. робьев С. О. Катастрофическая гибель озимых на Украине зимой 1927/28 г. Харьков. Вылчанов П. Биол. науки, 1969, 12. Галинская М. С., Калинин Ф. Л. В сб. «Вопросы обмена веществ сельскохозяйственных растений». Киев, Изд-во АН УССР, 1953. Гальченко И. Н. Соц. зерновое хоз-во, 1935, 4; Тр. Всес. ин-та зернового хоз-ва, 7. Вопросы ирригации, 1936, 3; Соц. зерновое хоз-во, 1937, 5. Генкель П. А. Тр. Ин-та физиологии растений, 1946, 5, 1; ДАН СССР, 1952, 82, 5; Тимирязевские чтения, 12. М., Изд-во АН СССР, 1954; Диагностика засухоустойчивости культурных растений и способы ее повышения. М., Изд-во АН СССР, 1956; Физиология сельскохозяйственных растений, 3, Изд-во МГУ, 1967. Генкель П. А., Баданова К. А. Физиология растений, 1956, 3, 5. Генкель П. А., Живухина Г. М. ДАН СССР, 1959, 127, 1. Генкель П. А., Колотова С. С. Изв. Биол. ин-та при Пермск. ун-те, 1934, 9, 1—3. Генкель П. А., Кушниренко С. В. Физиология растений, 1959, 6, 1. Генкель П. А., Марголина К. П. ДАН СССР, 1949, 66, 5; 1951, 76, 4. Генкель П. А., Новоселова А. Н. Физиология растений, 1955, 2, 3. Генкель П. А., Окнина Е. З. Рефераты н.-и. работ за 1944 г. ОБН АН СССР, М., Изд-во АН СССР, 1945. Генкель П. А., Пролетарский К. В., Калмыков К. Ф., Кобылин А. А. Изв. Пермск. биол. н.-и. ин-та, 1935, 9, 9—10. Генкель П. А., Пронина Н. Д. Конференция физиологии по устойчивости растений. Тезисы докл. Киев, «Наукова думка», 1968. Генкель П. А., Цветкова И. В. ДАН СССР, 1950, 74, 6. Гирфанов В. К., Файзулин А. Д., Володько М. М. Конференция по физиологии устойчивости растений. Киев, 1968. Гирфанов В., Шкурихина С., Биглов Т. Биология и вопросы культуры озимой пшеницы в Башкирии. Уфа, 1958. Гладкий М. Ф., Лыхварь Д. Ф. Научно-агрономич. журн., 1927, 5—6. Говоров Л. И. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 1922, 13. Гольцберг И. А. Агроклиматическая характеристика заморозков в СССР и методы борьбы с ними. М., Гидрометеоздат, 1961. Гордеев П. С. Методы селекции зимостойких пшениц. М., Сельхозгиз, 1962. Грабовский И. С. Тр. Сев.-Кавказск. ин-та зернового хоз-ва, 1935, 4. Грамматикати О. Г. В сб. «Орошение сельскохозяйственных культур в Центрально-Черноземной полосе РСФСР», М., Изд-во АН СССР, 1952; В сб. «Биологические основы орошаемого земледелия», М., Изд-во АН СССР, 1957. Гребенников С. Д. Яровая пшеница в Сибири, Новосибирск, 1949. Гринфельд Э. Г. Конференция по физиологии устойчивости растений, Киев, Изд-во «Наукова думка», 1968. Губанов Я. В. Докл. ВАСХНИЛ, 1952, 7. Гунар И. И., Силева М. Н. Физиология растений, 1954, 1, 2. Гупало П. И. ДАН СССР, 1950, 74, 2. Гурилева М. А. Вестн. АН УССР, 1952, 10. Гусев Н. А. В сб. «Биологические основы орошаемого земледелия». М., Изд-во АН СССР, 1957; Физиология растений, 1957, 4, 4; Некоторые закономерности водного режима растений. М., Изд-во АН СССР, 1959; Конференция по физиологии устойчивости растений. Тезисы докл. Киев, «Наукова думка», 1968. Гушин И. В. Сб. научн. работ Краснокутск. селекц. станции 1944—1948 гг., 1950; ДАН СССР, 1946, 51, 4. Давид Р. Э. Избранные работы по сельскохозяйственной метеорологии. Л., Гидрометеоздат, 1965. Давитая Ф. Ф. Изв. АН СССР, сер. геогр., 1959, 1; Земледелие, 1959, 2. Делоне А. Н., Корольская Г. А., Рабинович С. В. Тр. Укр. н.-и. ин-та растениеводства, селекции и генетики, 1962, 7. Добрунов Л. Т. Физиологические изменения в онтогенезе растений. Алма-Ата, 1956. Долгов С. И. В сб.: «Биологические основы орошаемого земледелия». М., Изд-во АН СССР, 1957. Долгушин Д. А. Селекция и семеноводство, 1963, 1. Егоров Д. В. Соц. зерновое хоз-во, 1938, 1. Елисеева Н. С., Сулейманов И. Г. Конференция по физиологии устойчивости растений. Киев, «Наукова думка», 1968. Жемчужников Е. А., Васильев И. М. Тр. Сев.-Кавказск. ассоциации н.-и. ин-тов, 1926, 5, 1. Жемчужников Е. А., Сказкин Ф. Д. Тр. Сев.-Кавказск.

ассоциации н.-н. ин-тов, 1928, 53, 9. Живухина Г. М. Автореф. канд. дисс., М., 1961. Жолкевич В. Н. В сб. «Биологические основы орошаемого земледелия». М., Изд-во АН СССР, 1957. Жолкевич В. Н., Корецкая Т. Ф. В сб. «Физиология устойчивости растений». М., Изд-во АН СССР, 1960. Журавлев З. М. Культура озимой пшеницы в Западной Сибири. Сибкрайиздат, 1930. Заблуда Г. В. Уч. зап. Уральск. гос. ун-та, 1948, 4; Засухоустойчивость хлебных злаков в разные фазы их развития. Свердловск. обл. изд-во, 1948. Задонцев А. И., Бондаренко В. И. Агробиология, 1963, 1; Вестник с.-х. науки, 1962, 11. Задонцев А. И., Бондаренко В. И. Агробиология, 1963, 1; Задонцев А. И., Бондаренко В. И., Повзик М. М. Докл. ВАСХНИЛ, 1965, 3. Задонцев А. М., Бондаренко В. И., Хмара В. В. Докл. ВАСХНИЛ, 1967, 2. Задонцев А. И., Куперман Ф. М. Соц. реконстр. сельского хоз-ва, 1934, 12. Зайцев К. Н. Докл. ВАСХНИЛ, 1940, 19. Зайцев К. Н., Сердобов В. А., Багряинцев С. Г., Лызин А. А., Коган Я. Н. Спутник бригадира орошаемого земледелия. Куйбышев, 1938. Заленский В. Р. Изв. Киевск. политехн. ин-та, 1904, 1; Тр. III Всеросс. съезда по селекции и семеноводству в Саратове, 1920, 1. Заленский В. Р. Изв. Саратовск. обл. с.-х. опытно. станции, 1921, 3, 1—2. Зернова Л. К. Соц. зерновое хоз-во, 1934, 4. Иванов В. К. Изв. Омск. отд. Всес. геогр. об-ва, 1965, 7. Иванов П. К. Соц. зерновое хоз-во, 1938, 6. Иванов С. М. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 1930; 1935, ср. 3, 6. Измайльский. Влажность почвы и грунтовая вода в связи с культурным состоянием поверхности почвы, Пгтава, 1894. Ильин В. С. Опытн. агроп. Юго-Востока, 1927, 4, 2. Кабаев В. Е. Соц. сельск. хоз-во Узбекистана, 1953, 1; Кабанов П. Г. Борьба с засухой. М., «Знание», 1959; Соц. зерновое хоз-во, 1935, 5. Калмыков К. Ф. Уч. зап. Пермск. гос. ун-та, 1936, 2, 4. Качинский Н. А. Тр. Моск. обл. с.-х. опытно. станции, 1925, 7. Квасников Б. В. Научн.-агрон. журн., 1929, 4; Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР, 1945, 2. Келлер Б. А. Журн. Русск. бот. об-ва, 1920, 5; Тр. Лаборатории эволюционной экологии растений. 1. М., Изд-во АН СССР, 1949; Избр. соч. М., Изд-во АН СССР, 1951. Кириченко Ф. Г. Агробиология, 1947, 2; Методы селекции зимостойких пшениц. М., Сельхозгиз, 1962. Ковда В. А. Происхождение и режим засоленных почв. М., Изд-во АН СССР, 1946. Кокина С. И. Изв. Гл. бот. сада РСФСР, 1925, 24, 1929, 28. Колкунов В. В. Изв. Киевск. политехническ. ин-та, 1905, 5, 4; Журн. опытн. агрономии, 1913, 14; В сб.: «Наука на Украине», 2. Харьков, 1922. Колкунов В. В., Оселедец П. И. Тр. Научн. ин-та селекции, 2. Киев, 1928. Коломиец И. А. Тр. Лаборатории физиологии и биохимии растений, 1934, 1. Колосов И. И. Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1954, 8, 2; Поглощительная деятельность корневых систем растений. М., Изд-во АН СССР, 1962. Колосов И. И., Ухина С. Ф. ДАН СССР, 1953, 91, 2. Колосова О. И. Конференция по физиологии устойчивости растений. Киев, «Наукова думка», 1968. Кондо И. Н. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 1931, 27. Константинов Н. П. Научно-агрон. журн. 1925, 7, 8. Корнилов А. А. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1929, 34; Докл. ВАСХНИЛ, 1946, 8; ДАН СССР, 1951, 78, 4. Коробейникова Ю. И. Работы по селекции и семеноводству. Киев—Харьков, 1947. Коровин А. И., Дроздов С. Н., Новицкая Ю. Е., Комулайнен А. А., Курец В. К. ДАН СССР, 1961, 136, 4. Коровин А. И., Сычева З. Ф., Барская Т. А., Быстрова З. А. В сб. «Роль минеральных элементов в обмене веществ и продуктивности растений». М., «Наука», 1964. Коровин А. И., Попов С. Р., Винтер А. К., Курец В. К. Метеорология и гидрология, 1968, 9. Красавцев О. А. Конференция по физиологии устойчивости растений. Тезисы докл. Киев, «Наукова думка», 1968. Красносельская-Максимова Т. А. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1930—1931, 25, 3. Красносельская-Максимова Т. А., Кондо И. Н. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 1934, сер. 3, 3 (5). Красов-

ская И. В. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 1925, 15, 5; Зап. Ленинградск. с.-х. ин-та, 1929, 5; Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 1935, сер. 3, 8; Научн. отчет ин-та зернового хоз-ва Юго-Востока. Саратов, 1947. Красовская И. В., Кумаков В. А. Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР, 1951, 7, 3. Кружилин А. С. Физиология растений, 1963, 10, 3. Кружилин А. С., Шведская З. М., Алпатьева Л. А. Тр. конференции по физиологии устойчивости растений. М., Изд-во АН СССР, 1960. Кукса И. Н. Сов. агрономия, 1939, 8; В сб. «За устойчивый урожай на Юго-Востоке». 1940. Кулешов Н. Н. Зап. Харьковский с.-х. ин-та, 1951, 7. Кулик М. С. Районирование территории по степени засушливости. Киев, Изд-во АН УССР, 1950; Лекции по сельскохозяйственной метеорологии. Л., Гидрометеиздат, 1966. Куперман Ф. М. Яровизация, 1935, 2; Метеорология и гидрология, 1939, 3; Докл. ВАСХНИЛ, 1948, 5; Биологические основы культуры пшеницы. Изд-во МГУ, 1950, 1953, 1956; Наука и передовой опыт, 1957, 2; 1958, 10; Тезисы докл. конференции по физиологии устойчивости растений. М., Изд-во АН СССР, 1959; Земледелие, 1959, 8. Куперман А. М., Задонцев А. И. Защита озимых от зимних повреждений. М.—Л., Сельхозгиз, 1934; Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 1935, сер. 3, 6. Укр. н.-и. ин-т зернов. господарства, 4. Збірник по зимостійкості озимих пшениць, 1936. Куперман Ф. М., Кучерява М. І. Укр. н.-и. ин-т зернов. господарства, 4. Збірник по зимостійкості озимих пшениць, 1936. Куперман Ф. М., Рыбакова М. Н. Методы селекции зимостойких пшениц. М., Сельхозгиз, 1962. Курсанов А. Л. Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР, 1955, 10. Кыдырев Т. Г., Тянкова Л. А. Физиология растений, 1962, 9, 4. Лапцевич Г. П., Цыбулько В. С. Вести. с.-х. науки, 1962, 12. Лебедев А. Ф. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 1929, 34. Лебедева Т. С., Чикаленко В. Г. Конференция по физиологии устойчивости растений. Киев, «Наукова думка», 1968. Лебединцева Е. В., Бородин И. Н., Бровцына В. Л. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 1931, 25. Ливанов К. В. ДАН СССР, 1948, 66. Литвинов Л. С. Бот. журн. 1932, 17, 2. Личикаки В. М. ДАН СССР, 1955, 100, 4; Тр. Укр. НИГМИ, 1962, 28; Конференция по физиологии устойчивости растений. Киев, «Наукова думка», 1968. Личикаки В. М., Шелудякова Р. М. Тр. Укр. НИГМИ, 1964, 44; Вопросы агроклиматологии, 65. Гидрометеиздат, 1967. Лобанов Н. В. Научно-агрон. журн. 1925, 4; 1926, 10. Лобов В. П. Канд. дисс. Ин-т бот. АН УССР. Киев, 1955. Лобов М. Ф. Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР, 1946, 4, 1. Лукьяненко П. П. Методы селекции зимостойких пшениц. М., Сельхозгиз, 1962. Лысенко Т. Д. Стадийное развитие растений. М., Сельхозгиз, 1952. Львов С. Д., Фихтенгольц С. С. Эксп. бот., 2, М.—Л., Изд-во АН СССР. Ляубе Г. П. Хозяйство, 1912, 33. Максимов Н. А. Изв. Лесн. ин-та, 1913, 25. Вести. защиты растений, 1939, 1; Избр. работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, 1. М., Изд-во АН СССР, 1952. Максимов Н. А., Александров В. Г. Тр. Тифл. Бот. сада, 1917, 19. Максимчук Л. П. Бюлл. сорт.-сем. упр. Сахаротреста, 1923, 6. Мацков Ф. Ф. Сов. ботаника, 1936, 1. Мельцер Р. Автореф. канд. дисс. МГУ, 1967; Методы определения морозостойкости растений. М., «Наука», 1967. Меднис Я. А., Киршпилос Я. М. Сельск. хоз-во Ивановск. обл., 1935, 3. Механик Ф. Я., Голещинский Д. А. Тр. Белорусск. с.-х. ин-та, 1939, 10. Минина Е. Г., Игрицкая Е. Б., Мацкевич П. П. ДАН СССР, 1941, 30, 1. Минина Е. Г., Мацкевич П. П. ДАН СССР, 1940, 26, 7. Мойсейчик В. А. Метеорология и гидрология, 1963, 11; Тр. ГМЦ, 1967, 9. Мосолов В. П. Агротехника в борьбе с гибелью озимых культур. Казань, Татгосиздат, 1938. Муринов Д. Изв. Московск. с.-х. ин-та, 1914, 20, 3. Насонов Д. Н., Александров В. Я. Реакция живого вещества на внешние воздействия. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940. Недокучаев Н. К. Как предохранить озимые хлеба от выпревания, вымокания, вымерзания, Л., 1926. Нестерова Е. И. Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР, 1946, 4, 1. Низенков Н. П.

Электрометрический метод определения холодостойкости и засухоустойчивости сельскохозяйственных растений. Харьков, 1946. Новиков В. А. Тр. Комиссии по ирригации, 1934, 3, 8; Тр. Узбекск. филиала АН СССР, 1942, 11, 5; Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР, 1949, 6, 2. Новогрудский Д. М. ДАН СССР, 1946, 52, 8. Носатовский А. И. Пшеница. М., «Колос», 1965. Овечкин С. К. Делегатск. съезд Всерос. бот. об-ва 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957. Овчинников Н. Н., Шиханова Н. М. Закономерности онтогенеза однолетних культурных злаков, М., Изд-во АН СССР, 1964. Окерман О. Исследования гибели от холода и холодостойкость растений. Опыты по зимостойкости растений. (на укр. яз.). Харьков, 1933. Окнина Е. З. Рефераты н.-и. работ за 1944 г. ОБН АН СССР, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1945; Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР, 1953, 8, 1. Окунцов М. И., Аксенова О. Ф. Тезисы докл. конференции по физиологии устойчивости растений. М., Изд-во АН СССР, 1960. Олейникова Т. В., Углов П. Д. Бот. журн., 1962, 47, 3. Панченко Н. П. Пшеница в СССР. М.—Л., Сельхозгиз, 1957. Пейве Я. В. Тр. Всесоюз. совещ. по микроэлементам. Рига. Изд-во АН Латв. ССР, 1956. Перетурин Ф. Т. Изв. Московск. с.-х. ин-та, 1912, 18, 2. Петин Н. С. Тр. Лаборатории физиологии и биохимии, 1934, 1; Тр. Комиссии по ирригации, 1936, 8; ДАН СССР, 1938, 18, 1; Физиология растений, 1954, 1, 1; Физиология орошаемой пшеницы. М., Изд-во АН СССР, 1959. Петин Н. С., Бровцына В. Л., Прусакова Л. Д. В сб. «Орошение сельскохозяйственных культур в Центрально-Нечерноземной полосе РСФСР», 1. М., Изд-во АН СССР, 1952. Петин Н. С., Бровцына В. А., Прусакова Л. Д. В сб. «Орошение сельскохозяйственных культур в Центрально-Черноземной полосе РСФСР», 2. М., Изд-во АН СССР, 1956. Петин Н. С., Молотковский Ю. Г. Физиология растений, 1956, 3, 6; 1957, 4, 3. Петин Н. С., Размаев И. И. Физиология растений, 1961, 8, 2, 4. Петров Л. Р. Изв. Кольск. и Карельск. филиала АН СССР, 1959, 1. Петуни И. М. Тр. ЦИП, 1949, 18(45); Методика составления прогноза условий перезимовки озимой пшеницы и озимой ржи. Л., Гидрометеоиздат, 1957. Полимбетова Ф. А. и др. Конференция по физиологии устойчивости растений. Киев, «Наукова думка», 1968. Пономарев Б. П. В сб.: «Морфогенез растений», 1. Изд-во МГУ, 1961. Пономарев В. И. Научн. тр. н.-и. ин-та сельского хоз-ва Центрально-Нечерноземной зоны, 21. Россельхозиздат, 1968; Автореф. канд. дисс. М., 1968. Пухальский А. В. Селекция и семеноводство, 1936, 7. Проценко Д. Ф. Конференция по физиологии устойчивости растений. Тезисы докл. Киев, «Наукова думка», 1968. Пронина Н. Д. Бюлл. Гл. бот. сада, 1963, 51. Рабинович С. В., Делоне Л. Н., Корольская Г. А. В сб.: «Вопросы растениеводства». Харьков, 1962. Радченко С. И. Сов. ботаника, 1934, 6; Изв. Акад. пед. наук РСФСР, 1959, 29. Ратнер Е. И. Почвоведение, 1948, 1; Минеральное питание и поглотительная способность почв. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950. Рассел Э. Почвенные условия и рост растений. М., ИЛ, 1955. Рихтер А. А. Журн. опыты. агрономии Юго-Востока, 1927, 2. Рихтер А. А., Гречушников А. И. Изв. АН СССР, 1932, 3. Роде А. А. Почвенная влага. М., Изд-во АН СССР, 1952. Романова Л. Н. Автореф. канд. дисс. М., 1966; Тр. Всес. с.-х. ин-та заочного образования, 1966. Рубин Б. А. Растение и среда. М., «Знание», 1951. Рубин С. С., Ильченко В. А. Сельскохозяйственная биология, 1966, 1, 2. Рыбакова М. И. Конференция по физиологии устойчивости растений. Тезисы докл. Киев, «Наукова думка», 1968. Сабинин Д. А., Колосов И. И. Тр. ВИУАА, 1935, 8. Сабинин Д. А. Тимирязевские чтения, 9. М., Изд-во АН СССР, 1949; Физиологические основы питания растений. М., Изд-во АН СССР, 1955. Савельев С. И. Агробиологические основы возделывания озимой пшеницы на Юго-Востоке СССР. Саратовск. книжн. изд-во, 1954. Сакс А. И. Соц. растениеводство, 1936, сер. А, 20. Сакс А. Т. Бародзіна І. Н. Асновы фізіялогіі зімастойкасці азімага збожжа. Мінск, 1934. Салтыковский М. И. Журн.

опытн. агрономии Юго-Востока, 1929, 7, 2; Тр. по селекции Саратовск. селекц.-ген. станции, 1934, 1. Салтыковский М. И., Сапрыгина Е. С. ДАН СССР, 1935, 4, 1—2. Самыгин Г. А. Быстрое определение относительной морозостойкости образцов пшеницы путем промораживания проросших семян. М., Сельхозгиз, 1967; Конференция по физиологии устойчивости растений. Тезисы докл. Киев, «Наукова думка», 1968. Сапегин А. А. Изв. АН СССР, 1940, 4. Сатарова Н. А. ДАН СССР, 1952, 34, 2. Сегета В. В сб. «Физиология устойчивости растений». М., Изд-во АН СССР, 1960. Секун В. Ф. Озимая пшеница в нечерноземной полосе. М., Сельхозгиз, 1954. Селянинов Г. Т. Принципы агроклиматического районирования СССР. М., Сельхозгиз, 1958. Сергеев Л. И. ДАН СССР, 1935, 1, 7—8. Сергеев В. З., Бурина И. А. Конференция по физиологии устойчивости растений. Киев, «Наукова думка», 1968. Сергеев Л. И., Лебедев А. М. Бот. журн. 1936, 21, 2. Сисакян Н. М. Биохимическая характеристика засухоустойчивости растений. М., Изд-во АН СССР, 1940. Сисакян Н. М., Рубин Б. А. Биохимия, 1939, 4, 2. Сказкин Ф. Д. ДАН СССР, 1938, 18, 45; В сб.: «Биологические основы орошаемого земледелия». М., Изд-во АН СССР, 1957; Тимирязевские чтения, 21. М., Изд-во АН СССР, 1961. Сказкин Ф. Д., Лерман Р. И. ДАН СССР, 1952, 84, 3. Смирнова С. И. Автореф. канд. дисс. ЦИП, 1966. Софин М. К. Сб. работ аспирантов и молодых научных сотрудников ВИР, 1958, 1. Стебут А. И. Вестн. сельского хоз-ва, 1916, 6. Строгонов Б. П. Физиологические основы солеустойчивости растений при разнокачественном засолении почвы. М., Изд-во АН СССР, 1962; Физиология сельскохозяйственных растений, 3. Изд-во МГУ, 1967; Растения и засоленные почвы. М., Изд-во АН СССР, 1958. Сулакшадзе Т. С. Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1945, 4, 2. Тимофеева-Тюлина М. Т. Агробиология, 1948, 5; Сов. агрономия, 1948, 10. Товарицкий В. И. Бюлл. Ивановск. опытн. станции, 7—8, Харьков, 1928. Топорков С. Д. Сельское хозяйство и лесоводство, 1899. Трунова Т. И. Методы определения морозостойкости озимых растений, 1967; Конференция по физиологии устойчивости растений. Тезисы докл. Киев, «Наукова думка», 1968. Тулайков Н. М. Солонцы, их улучшение и использование. М., Госиздат, 1922; Журн. опытн. агрономии, 1912. Туманов И. И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. Л., Сельхозгиз, 1940; Основные достижения советской науки в изучении морозостойкости растений. М., Изд-во АН СССР, 1951; Физиология растений, 1955, 2, 3; Вестн. АН СССР, 1955, 5; Конференция по физиологии устойчивости растений. Киев, «Наукова думка», 1968; Туманов И. И., Бородин И. Н., Олейникова Т. В. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 1935, серия 3, 6. Туманов И. И., Трунова Т. И. Физиология растений, 1963, 2. Тюрина М. М. В сб. «Зимостойкость сельскохозяйственных культур». Изд. МСХ СССР, 1960. Удольская Н. Л. Засухоустойчивость сортов яровой пшеницы. ОМГИЗ, 1936. Уколов А. А., Пухальский В. А. Докл. ТСХА, 1963, 93. Уланова Е. С. Тр. Центр. ин-та прогнозов, 1965, 15; Тр. ГМЦ, 1967, 9. Федоров А. К. Особенности развития зимующих растений. М., Изд-во АН СССР, 1959. Федорова Н. А., Полишко Н. П. Конференция по физиологии устойчивости растений. Киев, «Наукова думка», 1968. Хлебникова Н. А. Проблема Волго-Каспия, 1934. Хоринко П. А. Тр. Пермск. с.-х. ин-та, 1948, 12. Хрипченко М. Г. Тр. Киргизск. с.-х. ин-та 1956, 9. Цубербиллер Е. А. Геофизика, 1933, 3, 4(10). Цыбулько В. С. Тр. Харьковск. с.-х. ин-та им. В. В. Докучаева, 1959, 18. Цюрупа Б. Н. Уч. зап. Ростовск. гос. ун-та, 1957, 28. Чижов Б. А. Тр. Ин-та засухи, 1931, 2. Чирков Ю. И. Метеорология и гидрология, 1955, 5; Определение жизнеспособности озимых культур по состоянию конуса нарастания (биологический контроль). М., 1956; В сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961. Шалин Ю. П. Конференция по физиологии устойчивости растений. Тезисы докладов. Киев, «Наукова думка», 1968. Шашко Д. И. Сов. агрономия, 1947, 5. Шахов А. А.

Солеустойчивость растений. М., Изд-во АН СССР, 1956. Шевелев И. Н. Сб. материалов Всесоюз. конференции по борьбе с засухой. 1932. Шестаков В. Е., Сергеев Л. И. ДАН СССР, 1936, 4, 1. Шиголов А. А., Пономарев Б. Л. Тр. Центр. Ин-та прогнозов, 1958, 72. Школьник М. Я., Макарова Н. А. Земледелие, 1954, 11. Школьник М. Я., Макарова Н. А., Планкевич Ю. Е. ДАН СССР, 1952, 84, 4. Шульгин А. М. Вести. с.-х. науки, 1960, 3; Климат почвы и его регулирование. Л., Гидрометеоздат, 1967. Шульгин И. А. Тезисы докл. выездной сессии ОБН АН СССР. Казань, 1960. Шульгин А. Ф. Методы селекции зимостойких пшениц. М., Сельхозгиз, 1962. Эмих А., Сказкин Ф. Д. Изв. Акад. пед. наук РСФСР, 1950, 29. Яковлев А. Г. Склеротиния озимых хлебов и меры борьбы с нею. Кировск. обл. изд-во, 1941. Яковлев Н. Н. Климат и зимостойкость озимой пшеницы. Л., Гидрометеоздат, 1966. Якубцинер М. М., В кн.: «Методы селекции зимостойких пшениц». М., Сельхозгиз, 1962. Ясинский М. А. Озимая пшеница в Зауралье и Западной Сибири. Челябинск, 1941. Ястребов Ф. С. Тр. Харьковск. с.-х. ин-та, 1959, 18. Яхтенфельд П. А., Баранский Д. И. Озимая пшеница в Иркутской области. 1941; Яхтенфельд П. А. Заморозки, Иркутск, 1947; Культура яровой пшеницы в Сибири. М., Сельхозгиз, 1961. Andersson G. Gas change and frost hardening studies in Winter cereals. Lund., 1944. Arland A. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 47, 1925; «Fiebernde» Pflanzen mehr Brot? Berlin, 1953. Briggs L. J., Shantz H. L. Bot. Gas., 1911; U. S. Dep. Agric., Bureau of Plants. Industry Bull., 1913. Buchinger A. Fortschr. Landwirtsch., 1927, 2. Chino J. J. Fyton, 14(2). Argentina, 1960; Fyton, 16(2), Argentina, 1961. Chino J. J., Nanda R. R., Sirohi G. S., Sawhney R. L. Indian Journ. of Plant Physiol., 1959, 2. Drezgich P., Jevtic S. Современа полиопривреда, 1961, 4. Fischer A. Gefrieren und Erfrieren. Eine physiologochemische studie, 1911. Foltyn J. Agrotechnicke Ihtutseti ozimych obilnin. Praha. 1961; Rostlinna vyroba. Rocnik, 7, 36. Cisto, 5, 1963. Jevtic S., Spasojevic V. Savremena poljoprivreda, 6, Novi Sad, 1965. Костић М. А. Светски конгрес за дубрива. Опати, 1961; Исхрана пшенице азотом под условима ниских температура. Београд, 1963. Lewitt J. The hardiness of plants. New York, 1956; Protoplastologia, 1958, 8. Милославский М., Дрезгич П., Катич П., Спасоевич Б. Температура снежного покрывача са леденом кором и нен утицај на озиму пшеницу. Нови Сад, 1965. Misić T. Savremena poljoprivreda, posebna izdanja, 2. Novi Sad, 1962; Zbornik radova, Institut za poljoprivreda istrazivanja, Novi Sad. Godina III. Sveska 3. Novi Sad, 1964. Mothes K. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1928, 46. Rimrau R. H. Zum Pflanzenzücht., 1958, 40, 3. Салчева Г. Изв. на Центр. н.-и. ин-т по растениеводство, кн. X. Изд. на бълг. акад. на науките. София, 1961; Изв. на н.-и. ин-т по растениеводство. Кн. XIII. София, 1962. Салчева Г., Павлов П., Граматикова Х. Rastenievadni nauki, 1964, 1, 2. Сарич М. Физиологија раста и развита пшенице. Београд, 1959. Sarić M., Kastori R. Zemljiste i Biljka, 1965, 14, 1. Novi Sad, 1965. Sarić M., Curic R. Letopis naucnih radova Poljoprivrednog fak., 9 Novi Sad., 1965. Segeta V., Teltscherova L., Bares I. Vedeche prace vyzkumneho ustavu rostlinne Vyroby CSAZV v Praze-Ruzyni. 1957. Slavik V. Preslia, 1955, 27, 2; Physiologie Plant., 1958, 11, 3. Spaldon E., Andrašćik M., Adamovskyy E., Huska J. Inform. sprava, Nitra, 1964, 1. Teltscherova L. Thaer. Archiv, 1962, 6. Ulrich H., Heber U. Planta, 1957, 48, 6. Zeller O. Planta, 1951, 39, 6. Циков Д., Дучевска-Топала Х. Изв. на н.-и. ин-т по растениеводство. Кн. XIII. София, 1962. Zillman K. H. Zeitschrift für Acker und Pflanzenbau, 1957, 104, 3. Zwicker R. Zeitschrift Acker u. Pflanzenbau, 1956, 101, 4. Walter H. Ann. Rev. Plant. Physiol., 1955, 6.

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПШЕНИЦЫ, ПОРАЖЕННОЙ РАЗЛИЧНЫМИ ПАТОГЕННЫМИ МИКРООРГАНИЗМАМИ

Сельское хозяйство СССР располагает большими возможностями для повышения урожайности сельскохозяйственных культур. В частности, большое значение имеет устранение потерь и недоборов урожаев, обусловленных всевозможными болезнями культурных растений. Несмотря на интенсивное развитие работ в области иммунитета растений, многие вопросы устойчивости растений к болезням не могут считаться решенными. До сих пор неясен механизм воздействия паразита на растение, не в полной мере выяснена реакция растения на внедрение возбудителя, нет достаточных данных для суждения об иммунитете в частных случаях.

Болезням подвержены все культурные растения. В различных странах время от времени происходят опустошительные эпифитотии. В отношении пшеницы особенно опасны ржавчины. Ржавчинные грибы — облигатные паразиты, поражающие вполне здоровые, хорошо развитые растения.

Ржавчина злаков и других сельскохозяйственных культур известна с давних времен. Существуют указания на широкое распространение ржавчины хлебов в Египте, Греции, Риме и других древних государствах. Первое обстоятельное описание одного из видов ржавчинных грибов (*Puccinia graminis*) было опубликовано в конце XVIII в. итальянским исследователем Ф. Фонтана.

В нашей стране всестороннее изучение ржавчины хлебных злаков началось с 1932 г. В начале 30-х годов почти на всей территории СССР наблюдалась сильнейшая эпифитотия ржавчины на основных зерновых культурах.

Недобор урожая пшениц в Воронежской и Курской областях составил в 1933 г. 300 тыс. т (Горленко, 1960). Как было показано еще работами Мейнса (Горленко, 1938), степень снижения урожая пшеницы из-за поражения ее листовой ржавчиной зависит от фазы развития растений. По его данным, урожай пшеницы, сильно пораженной бурой ржавчиной

в фазе кущения, уменьшается на 97,4%; пораженной в такой же степени в период цветения — до 24,7%.

Листовые ржавчины особенно вредоносные, поскольку в некоторые годы они могут принимать характер эпифитотий. По данным В. Ф. Купревича (1957), в таких случаях потери урожая хлебов достигают 70—80%. В целом по стране снижение урожайности зерновых под влиянием грибных заболеваний, в основном ржавчины, определяется в 10—15% (Вавилов, 1961).

Вредоносность заболевания проявляется не только в общей потере урожая, но и в снижении качества зерна. В работах А. Я. Кокина (1939) по изучению различных рас ржавчины и ее влиянию на пшеницу было показано, что при поражении ржавчиной абсолютный вес 1000 зерен уменьшился на 15—20%. Подобные результаты получены С. П. Гвритишвили (1950) в Грузии на широко распространенном там сорте Долис-пури 35-4, Петурсоном и сотрудниками в Канаде (Peturson, Lewton, Whiteside, 1945).

Широкое распространение ржавчинных грибов вызывает интенсивное развитие исследовательских работ. Например, немецкими учеными проводится подробное изучение устойчивости пшеницы к стеблевой (*Puccinia graminis*) и бурой (*Puccinia triticina*) ржавчинам, наносящим наибольший вред. Поражение растений стеблевой ржавчиной, по данным Фукса (Fuchs, 1951, 1958), вызывало снижение веса 1000 зерен до 65%, выхода муки — до 81%, содержания белка — до 87%. Мука, приготовленная из зерен пшеницы, пораженной бурой ржавчиной, имела желтую окраску, ухудшилось качество выпечки.

Пораженные черной стеблевой ржавчиной, наиболее часто встречающейся в Северной Англии, растения пшеницы дают урожай на 30—60% ниже, а в некоторых областях снижение урожая восприимчивого вида Кода II составляло 90% (Batts, Elliott, 1957). Не менее вредоносной в Англии является желтая ржавчина (*Puccinia glumarum*). Поражение пшеницы этим видом гриба приносит наибольший вред на ранних фазах развития растений. Средний урожай восприимчивого сорта, например, в опытах Баттс и Эллиотт (Batts, Elliott, 1952) был на 78% ниже, чем устойчивого. Аналогичные результаты получены Санёсоном (Suneson, 1954). Снижение урожая восприимчивой разновидности Ваарт варьировало от 25 до 47% по сравнению с устойчивой Ваарт-46. В опытах Самборского и Петурсон (Samborski, Peturson, 1960) обильная инфекция листовой ржавчиной на ранней стадии развития растений вызывала снижение урожая у восприимчивой разновидности на 58%; у устойчивого сорта эта величина колебалась в пределах от 12 до 28%.

Значительный вред сельскому хозяйству приносят и дру-

гие заболевания пшеницы, такие, как головня, гельминтоспориоз, вирусные. В обзоре Л. Ф. Русакова (1959) по карликовой головне (*Tilletia controversa* Kühn.) дается краткое описание больных растений. Пораженные растения в 2—4 раза ниже здоровых, но больше кустятся. При 12% поражения карликовой головней снижение урожая пшеницы составляло 26%.

В опытах Симмондса (Simmonds, 1960) с пшеницей, пораженной корневой гнилью (*Helminthosporium sativum*) наблюдалось замедленное развитие больных растений, снижение количества и качества урожая.

Поражение пшеницы мозаикой и штриховатой мозаикой (Finney, Sill, 1963) увеличивало содержание белка в зерне (12%) по сравнению с контролем (9%). Объем хлеба, приготовленного из зерна больных растений, был больше, влагоемкость муки тоже возрастала.

Все перечисленные данные, характеризующие вредоносность заболеваний, наглядно подтверждают актуальность обсуждаемой проблемы, связанной с оздоровлением самой ценной хлебной культуры — пшеницы. Естественно, что проблема борьбы с болезнями пшеницы, включающая вопросы иммунитета, имеет большое народнохозяйственное значение.

БИОХИМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ГЕТЕРОТРОФНЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ

Способность патогенных микроорганизмов паразитировать на растениях определяется присущими им специфическими особенностями обмена веществ, позволяющими преодолевать защитные реакции автотрофных растений и использовать содержимое клеток растения-хозяина в качестве питательного субстрата. В связи с этим для познания сущности паразитизма, так же как и для изучения защитных реакций растения, необходимо иметь достаточно полное представление о биохимических особенностях патогенных микроорганизмов, о характере их питания и путях воздействия на ткани высших растений.

Наибольшее число работ по биохимии и физиологии паразитов, поражающих пшеницу, посвящено ржавчинным грибам, наиболее распространенным в природе и самым вредоносным. Установлено, что прорастание спор ржавчинных грибов (род *Puccinia*) зависит от соотношения стимулирующих и тормозящих веществ, содержащихся в спорах или образующихся в процессе прорастания.

Френч и Вайнтрауб (French, Weintraub, 1957a), считают эндогенным стимулятором прорастания уредоспор стеблевой ржавчины пеларгоновый альдегид. Исходя из того, что споры

богаты жирами, эти авторы предполагают, что содержание пеларгонового альдегида увеличивается благодаря самоокислению жиров. В варианте с водой проросло только 6% уредоспор, на растворе пеларгонового альдегида ($2,5 \cdot 10^{-4}$ М) — 72%. Механизм стимулирования прорастания спор этим соединением Френч и Вайнтрауб усматривают в ингибировании эндогенных ядов, содержащихся в спорах. Френчу (French, 1961) удалось обнаружить стимулирующее действие на прорастание спор и других веществ, например терпенов и родственных им соединений. Некоторые из них оказались активнее, чем стимуляторы, экстрагируемые из уредоспор гриба, в частности пеларгоновый альдегид.

Сьюмер с сотрудниками (Van Sumere, Vining et al., 1957) обнаружили в прорастающих уредоспорах этого же вида ржавчины индолилуксусную кислоту, кумарин, протокатеховую кислоту, которые обладали стимулирующим действием на прорастание спор.

Кумарин и фенольные соединения, образуемые стеблевой ржавчиной пшеницы, могут играть важную роль в действии этого паразита на растение-хозяин, влияя на обмен индолилуксусной кислоты. Образование патогеном этих соединений, определяющих в известной степени скорость синтеза и расщепления индолилуксусной кислоты, приводит к накоплению ауксина в местах проникновения, что, в свою очередь, может влиять на общий метаболизм и перемещение питательных веществ в инфекционные пятна. Напротив, устойчивость, по-видимому, может быть обусловлена способностью растения-хозяина тем или иным путем нейтрализовать образуемые ржавчиной фенольные соединения.

Подобные активные соединения были обнаружены М. Н. Талиевой и Л. Н. Андреевым (1961) в уредоспорах бурой ржавчины *Puccinia triticina*. Установлено, что споровая вытяжка не производит тормозящего действия на прорастание собственных уредоспор, но резко подавляет прорастание спор некоторых грибов — сапрофитов, факультативных паразитов и уредоспор *Puccinia suaveolens*. Кипячение вытяжки в течение 1 мин полностью уничтожало ее фунгистатические свойства. По-видимому, антибиотический, тормозящий прорастание спор фактор, содержащийся в уредоспорах бурой ржавчины, термолабилен или летуч и специфичен по действию.

По данным Хоугена, Грейга, Ледингхэма (Hougen, Graig, Ledingham, 1958), уредоспоры стеблевой ржавчины содержат до 20% жиров, разделяющихся на фракции жирных кислот и неомыляемых соединений. Авторы наблюдали, что в первые моменты прорастания жирные кислоты являются основным дыхательным субстратом. Следовательно, повышенное поглощение кислорода, необходимое для осуществления дыха-

ния, может привести к нарушению газового баланса в среде прорастания, создать конкуренцию за кислород. Это влечет за собой наблюдаемое в таких случаях подавление прорастания большинства спор. Наиболее жизнеспособные из них прорастали и отличались величиной ростковых трубок. Усиленная ростовая реакция проросших спор может быть объяснена только присутствием в окружающей среде стимулирующих веществ в повышенной концентрации, но не действием метаболитов — ингибиторов. Следовательно, торможение прорастания может быть следствием нарушения газового обмена наряду с действием каких-то метаболитов-ингибиторов.

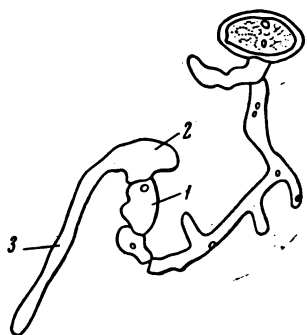


Рис. 92. Инфекционные структуры, развивающиеся из уредоспоры на фосфатном буфере рН 7 за 2 дня (по Allen, 1957) 1 — аппрессория; 2 — подустынный узелок; 3 — инфекционная гифа

Положительный результат проращивания тех же количеств спор, но при использовании в качестве среды для прорастания вытяжки из спор следует приписать повышению концентрации стимулирующих веществ.

Данные В. В. Филиппова и Л. Н. Андреева (1957), установивших высокое содержание пантотеновой кислоты и биотина в спорах *Puccinia triticina* и *P. glumarum*, а также повышение содержания этих веществ в тканях пораженных растений, убедительно свидетельствуют о том, что вещества-

стимулирующими прорастание спор, являются биотин и пантотеновая кислота (а возможно, и другие витамины, содержащиеся в спорах). Это подтверждается и опытами М. Н. Такиевой и Л. Н. Андреева (1957).

Косвенные указания в пользу данного заключения можно получить из многих исследований. Например, Аллен (Allen, 1957), рассматривая причины возникновения *in vitro* инфекционных структур ростковых трубок в отсутствие какого-либо стимулирующего вещества, приходит к выводу, что сами уредоспоры содержат достаточные количества стимулирующего агента (рис. 92). Многими исследователями признается то обстоятельство, что вещества, содержащиеся в спорах и оказывающие стимулирующее действие на их прорастание, несомненно присутствуют и в тканях растения-хозяина, воздействуя на первые стадии патогенеза.

Фаркаш, Ледингхэм (Farkaš Ledingham, 1959) в работе, посвященной исследованию окислительного метаболизма прорастающих уредоспор *Puccinia graminis*, приходят к заключению, что начальным пунктом процесса ингибирования при

прорастании является комплекс коэнзим А — жирные кислоты. Авторы обнаружили, что в дыхании как покоящихся уредоспор, так и на первых фазах прорастания в качестве дыхательного субстрата используются жирные кислоты, окисление которых осуществляется помимо цикла Кребса. Они предполагают, что подобный тип окислительного обмена обусловлен присутствующим в спорах ингибитором, блокирующим комплекс коэнзим А — жирная кислота. Удаление ингибитора, происходящее при прорастании, усиливает поглощение кислорода, использование жирных кислот и углеводов с участием цикла трикарбоновых кислот.

Подобное изучение жирных кислот в уредоспорах стеблевой ржавчины проводилось и другими исследователями. Анализ жирных кислот с помощью жидкостно-газовой хроматографии, проведенных Туллох с сотрудниками (Tulloch, Craig, Connell, Ledingham, 1959), показал, что среди других кислот в наибольшем количестве присутствует пальмитиновая кислота (47,4%) и *цис*-9,10-эпоксиоктадекановая (28,5%).

Опыты Райзенера, Коннелла и Ледингхэма (Reisener, Connell, Ledingham, 1961) по изучению влияния жирных кислот с короткой цепочкой на дыхание уредоспор *Puccinia graminis* показали, что жирные кислоты, добавленные к суспензии уредоспор, стимулировали дыхание в следующем порядке: ацетат < пропионат < бутират < валерионат. В исследованиях с меченым углеродом было установлено, что количество CO₂, содержащей меченый углерод карбоксила, сильно возрастает по мере удлинения цепочки.

Как было показано опытами Шу, Таннера, Ледингхэма (Shu, Tanner, Ledingham, 1954), в период прорастания спор стеблевой ржавчины более всего используются липидные соединения. Наряду с этим потребляются и азотистые соединения, прежде всего белки; в процессе прорастания спор возрастает содержание хитина. При изучении отдельных звеньев дыхательного процесса Шу с сотрудниками обнаружил в спорах цитохромную систему. Малонат и фторид не оказывали никакого действия на дыхание. Но пирофосфат, другой ингибитор сукцинатдегидрогеназы, подавлял образование CO₂. Моноодуксусная кислота, бензоат и арсенат также заметно ингибировали дыхание.

Наличие цикла Кребса в уредоспорах бурой ржавчины подтверждается обнаруживанием в них трикарбоновых кислот. Согласно данным Стапеля (Stapel, 1957), уредоспоры листовой ржавчины пшеницы содержат следующие органические кислоты: янтарную, молочную, лимонную, малоновую и аконитовую. Добавление солей янтарной кислоты усиливало поглощение кислорода неповрежденными уредоспорами, причем стимулирующий эффект сукцината снимался ингибитором сукцинатдегидрогеназы — малонатом. Аллену (Allen,

1959) не удалось воспроизвести стимулирующее действие сукцината на дыхание уредоспор ржавчины. Изучая дегидрогеназы, он обнаружил в этих же спорах дегидрогеназу яблочной кислоты, но наиболее активными оказались связанные с НАДФ дегидразы: глюкозо-6-фосфата и 6-фосфоглюконата.

Среди грибов широко распространены ферменты, окисляющие фенольные вещества; полифеноксидаза обнаружена в уредоспорах стеблевой ржавчины пшеницы (Farkas, Ledingham, 1959). В опытах Фаркаша и Ледингхэма наблюдалась специфичность данного фермента по отношению к субстрату — галловая кислота окислялась наиболее быстро. Фаркаш и Ледингхэм исследовали влияние 2,4-динитрофенола ДНФ на полифеноксидазную систему у ржавчины. Энзим ржавчины, инкубированный в смеси катехола с 10^{-4} М 2,4-ДНФ, давал более сильные изменения окраски, чем без разобшающего агента, что свидетельствовало об ингибировании редуктазы. Действие 2,4-ДНФ совпадало с блокирующим действием окисленного трифосфопиридиннуклеотида.

Рорингер (Rohringer, 1964) в непроросших спорах листовой ржавчины *Puccinia recondita* обнаружил относительно большие количества пиридиннуклеотидов (НАД — $2 \cdot 10^{-7}$ М/г и меньшие количества НАД·Н и НАДФ·Н — $2 \cdot 10^{-8}$ М/г). Спустя 6 час после начала прорастания концентрация пиридиннуклеотидов в спорах уменьшалась наполовину.

Среди грибов распространены адаптивные энзимы, проявляющие активность при прорастании уредоспор. Ван Сьюмер, Грифф, Тенчи обнаружили в уредоспорах стеблевой ржавчины целлюлазы и гемицеллюлазы. В более поздней работе было доказано адаптивное образование муцилагеназы (Sumere, Griff et al., 1957, 1961).

Для более полной биохимической и физиологической характеристики гетеротрофных организмов следует еще привести данные хроматографического анализа сахаров, аминокислот, пигментов в их уредоспорах.

В опытах Бройлеса (Broyles, 1952) в спиртовом экстракте спор ржавчины были идентифицированы восемь соединений, соответствующих глюкозе, галактозе, маннозе, арабинозе, рибозе, ксилозе, мальтозе, фруктозе. Обнаружено большое количество аминокислот и амидов, выделено 11 неидентифицированных соединений, которые, по данным Бройлеса, являются, вероятно, растворимыми белками, пептидами или аминами.

В табл. 142 приведены результаты изучения углеводного состава уредоспор желтой и бурой ржавчины пшеницы.

В уредоспорах почти полностью отсутствуют сахара, но содержится относительно много гемицеллюлоз (11,0—11,5% на абсолютно сухой вес).

Содержание углеводов в уредоспорах желтой и бурой листовых ржавчин пшеницы (по Евтушенко, 1960)

Дата определения	Виды ржавчины	Сорт пшеницы	Содержание		I группа (моносахара)	II группа (дисахары)	I-II группа	III группа	V группа гемиполиозы	Общая сумма подвижных углеводов
			сухого вещества	воды						
			в % на сырой вес							
20/VI	Желтая	Озимая Нигриаристатум 87	88,7	11,3	0,93	1,36	2,29	0,0	14,67	16,96
	Желтая Бурая	Яровая	88,1	11,9	1,00	1,41	2,41	0,34	14,57	17,32
		Озимая Эритроспермум 115	87,0	13,0	0,76	1,08	1,84	2,68	13,73	18,25
8/VII	Бурая	Озимая Эритроспермум 115	88,5	11,5	0,58	1,01	1,59	1,13	15,16	17,88

Среди пигментов, обнаруженных в уредоспорах, в основном встречаются каротины. В исследованиях Хоугена, Грейга и Ледингхэма (Hougen, Graig, Ledingham, 1958) в наибольшем количестве обнаружены β - и γ -каротин. Установлено присутствие небольших количеств фитонина, ликопина, *цис*- β -каротина и *цис*- γ -каротина. Аналогичные данные получены Ирвином с сотрудниками (Irvine, Golubchuk, Anderson, 1954) при изучении пигментного состава уредоспор ряда ржавчинных грибов.

БИОХИМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ БОЛЬНОГО РАСТЕНИЯ ПШЕНИЦЫ

Большое количество пластических веществ, содержащихся в спорах многих паразитов, делает возможным прорастание их без притока питательных веществ извне.

Уже давно отмечалось значительное стимулирующее действие, оказываемое веществами растения-хозяина на прорастание спор (De Vary, 1884; Brown, 1922 и др.). Нобл (Noble, 1924) наблюдал, что споры *Urocystis tritici*, не способные прорасти в дистиллированной воде, хорошо прорастают при добавлении экстракта из пшеничных зерен.

Инфекционная капля, содержащая прорастающую спору, обогащается питательными веществами за счет диффузии последних из поверхностных клеток растения-хозяина. Количество питательных веществ, диффундирующих в инфекционную каплю, зависит от проницаемости протоплазмы клеток

растения. Вещества эти влияют на скорость прорастания, на количество проросших спор и тем самым могут в известной мере определить исход заражения. Показано, что проницаемость протоплазмы существенно различается у отдельных сортов растений, причем уровень проницаемости коррелирует с устойчивостью последних к грибным заболеваниям. А. Я. Кокин (1948) установил, что восприимчивость сортов пшеницы к ржавчине находится в прямой зависимости от проницаемости протоплазмы. Ван Вельсен (цит. по Flentje, 1959) нашел, что прорастание спор ингибируется на листьях некоторых сортов пшеницы. Исследования показали, что выделения листьев пшеницы оказывают в зависимости от сорта различное воздействие на прорастание спор *Helminthosporium sativum*. В то время как на листьях некоторых сортов прорастание спор сильно ингибируется, на других сортах процент прорастания спор на листьях не отличается от такового на дистиллированной воде.

Уже на первой фазе индивидуального развития грибов отчетливо проявляются их физиологические особенности, связанные с приспособленностью этих организмов к определенным условиям среды. Согласно концепции, развиваемой Б. А. Рубиным и Е. В. Арциховской, инфицированное растение представляет собой качественно новую специфическую биологическую систему. Физиолого-биохимические свойства этого нового организма не являются результатом простого суммирования свойств, характерных для каждого из партнеров в отдельности. Новые качества возникают как следствие взаимного влияния партнеров, во многом изменяющего характер обмена каждого из них.

ИЗМЕНЕНИЯ ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИХ СВОЙСТВ ПЛАЗМЫ

Заболевание растений, как правило, сопровождается существенными изменениями физико-химических свойств плазмы. Одной из наиболее характерных сторон этих изменений является повышение проницаемости пограничных слоев плазмы, выражающееся в увеличении экзоосмоса неорганических солей и органических соединений из клеток. Повышение проницаемости у больных растений наблюдали Н. А. Дорохова (1940), Тетчер (Thatcher, 1940, 1942) и другие исследователи. А. Я. Кокин (1948), изучая физиологические изменения, вызываемые ржавчиной у растений пшеницы, нашел, что выываемость органических веществ у больных растений возрастает до 500%.

ВОДНЫЙ РЕЖИМ

Поражение ржавчиной в большинстве случаев сопровождается повышением транспирации (Купревич, 1934). Усиление транспирации может зависеть не только от влияния па-

разита: на проницаемость протоплазмы, но также от повреждений покровных тканей и изменений характера устьичных движений (Рихтер, Гречушников, 1929). Эти же авторы наблюдали снижение интенсивности транспирации при заболевании растений мучнистой росой. Одна из наиболее частых причин снижения транспирации при далеко зашедшем заболевании — уменьшение транспирационной поверхности листьев вследствие развития некротических пятен или отмирания части листового аппарата (Harvey, 1930).

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ

Большое число наблюдений показывает, что заболевание растений сопровождается значительным ослаблением их фотосинтетической активности.

Аллен (Allen, 1928) описал постепенное уменьшение и полное исчезновение хлоропластов в клетках пшеницы, пораженной *Puccinia graminis*. Однако при некоторых заболеваниях количество хлорофилла в тканях, окружающих очаг инфекции, повышается (Allen, 1942). Листья пшеницы, пораженные мильдью, синтезируют новый хлорофилл, который, однако, является, по мнению Аллена, неактивным в фотосинтезе. Хлорофилл образуется вокруг места спороношения при поражении пшеницы ржавчинными грибами, например, *Puccinia graminis* (Купревич, 1947).

Некоторое активирование фотосинтеза на начальных фазах, а также при слабой степени поражения облигатными паразитами наблюдалось многими авторами. Так, Л. А. Курсанов (1928) нашел, что фотосинтез листьев, листовых влагалищ стеблей пшеницы, пораженных пыльной головней (*Ustilago tritici*), стимулируется по сравнению со здоровыми растениями на 4—30%. Значительное усиление фотосинтетического процесса у растений пшеницы, слабо пораженных ржавчиной, наблюдала А. М. Яркина (1940). В опытах В. П. Силиной и А. Н. Парийской (1955) со злаками, пораженными мучнистой росой, наблюдалось снижение интенсивности фотосинтеза. На рис. 93 представлены кривые фотосин-

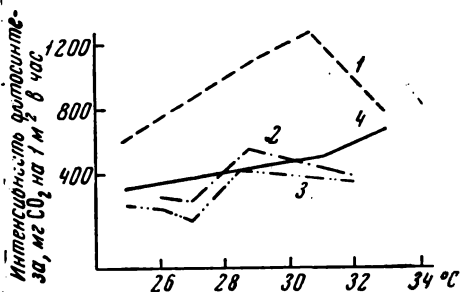


Рис. 93. Фотосинтез здоровых (1, 4) и пораженных *Erysiphe graminis* (2, 3) листьев пшеницы в зависимости от температуры при полном насыщении водой (1, 2) и с естественным дефицитом влажности (3, 4) (по Сухорукову, 1960)

теза пшеницы, пораженной *Erysiphe graminis*. Данные, полученные К. Т. Сухоруковым (1960), подтверждают вышеизложенные результаты.

УГЛЕВОДНЫЙ ОБМЕН

Характер изменений, вызываемых грибными заболеваниями в составе и содержании углеводов растительных тканей, определяется многими факторами. Для вегетирующих растений большое значение имеет влияние, оказываемое паразитом на фотосинтетический процесс, от которого в значительной степени зависит общее содержание углеводов в растении. Не меньшую роль играет интенсивность потребления углеводов паразитом, а также самим растением, в результате вызванного инфекцией активирования окислительных процессов. Кроме того, результатом заболевания являются изменения в передвижении углеводов: нарушение оттока из ассимилирующих органов вследствие повреждения сосудистой системы, либо приток пластических веществ к очагу инфекции.

Общее количество углеводов, в том числе и резервных форм, возрастает в растениях пшеницы, пораженной пыльной головней (Курсанов, 1928). Шоу, Броун, Джонс (Shaw, Brown, Jones, 1954), давая листьям пшеницы, пораженным мучнистой росой, 0,25%-ный раствор ксилозы, меченной по углероду, наблюдали концентрацию радиоактивности в колониях. Приток углеводов к инфицированному месту продолжался при удалении с листа колоний паразитического гриба и зависел не столько от поглощения веществ листом, сколько от перераспределения их в листовой ткани. Зона повышенной радиоактивности соответствует зоне активного синтеза крахмала клетками растения-хозяина. Накопление крахмала в виде кольца в местах инфекции обнаружено этими же авторами и в листьях пшеницы, пораженной стеблевой ржавчиной.

Подобный факт установлен ранее Алленом (Allen, 1942) методом окраски иодным раствором. Автор наблюдал, так же как и Шоу с сотрудниками (Shaw et al., 1954, 1956; Trelease, Trelease, 1929), увеличение содержания глюкозы и сахарозы в пораженных мучнистой росой листьях. Поскольку в здоровых листьях пшеницы крахмал не обнаруживается, ответственным за такое резкое изменение в углеводном обмене при инфекции Аллен считает фосфоорилазу, активность которой под влиянием внедрившегося патогена значительно возрастает.

В целях изучения природы устойчивости растений пшеницы к стеблевой ржавчине Джейн и Пеллетье (Jain, Pelletier, 1958) исследовали распределение меченого углерода фотосинтетически фиксированного CO_2 в листьях восприимчивой разновидности Литтл Клуб.

С помощью хроматографического анализа были идентифицированы раффиноза, мелибиоза, мальтоза, сахароза, глюкоза и фруктоза. Аналогичные сахара за исключением мальтозы и седогептулезы обнаружены в опытах многих авторов. Наиболее выраженным изменением в обмене, вызванным инфекцией, явилось накопление радиоактивности в седогептулезе в листьях восприимчивых растений. Это указывает на резкое активирование апотомического цикла окисления углеводов в процессе дыхания.

В опытах по изучению содержания углеводов в устойчивых и восприимчивых к *Puccinia graminis* разновидностях пшеницы показано, что уровень растворимых углеводов, особенно восстанавливающих сахаров, много выше в устойчивом сорте, чем в восприимчивом (Lyles, Futrell, Atkins, 1959).

Крог с сотрудниками (Krog, Le Tourneau, Hart, 1961), исследовавший другие сорта пшеницы, зараженной тем же видом ржавчины, наблюдали уменьшение общего содержания сахаров, особенно сахарозы, в незначительной степени в устойчивом растении-хозяине и очень заметное — в листьях восприимчивой разновидности.

Для пшеницы, пораженной бурой листовой ржавчиной, в опытах Е. П. Ниловой и Н. Г. Степановой (1958) установлено заметное снижение содержания моносахаров не только на первых этапах роста гриба, но и при полном развитии пустул.

Уменьшение количества растворимых углеводов отмечается и для растений пшеницы, сильно пораженной желтой ржавчиной (*Puccinia glumarum*). Результаты исследований, проведенных Г. А. Евтушенко (1960) на восприимчивом сорте Нигриаристатум 87, представлены в табл. 143.

Данные по количеству сахаров в здоровых и пораженных ржавчиной листьях показывают, что в сильно пораженных листьях содержится значительно меньше сахаров, преимущественно за счет дисахаров. Последние гидролизуются до мо-

Таблица 143

Влияние желтой ржавчины на углеводный состав (в % на абсолютно сухой вес) листьев восприимчивого сорта Нигриаристатум 87 (по Евтушенко, 1960)

Дата определения	Листья	Моносахара	Дисахара	Сумма сахаров	Гемцеллюлозы	Общая сумма подвижных углеводов
29/V	Здоровые	1,43	4,47	5,60	12,85	18,45
	Сильно пораженные	0,43	0,91	1,34	18,29	19,63
4/VI	Здоровые	2,47	8,18	10,66	10,35	21,01
	Сильно пораженные	0,86	2,63	3,49	16,89	20,28

носахаров и расходуются большим листом на его дыхание, а также на дыхание и питание гриба. Эти процессы особенно усиливаются в период спорообразования паразита. Очевидно, простые углеводы поступают в мицелий, а оттуда — в уредоспоры, где они нацело используются на их образование и на синтез сложных углеводов и жиров, представляющих собой более устойчивые и энергоемкие запасующие вещества. При прорастании спор последние гидролизуются, используются на усиленное дыхание и образование гаусторий и всего тела молодого гриба.

ОБМЕН АЗОТИСТЫХ СОЕДИНЕНИИ

Литературные данные по влиянию инфекции на азотный обмен растений показывают, что и в этом случае характер изменений, наступающих в пораженном растении, может сильно варьировать.

В опытах Гасснера и Франке (Gassner, Franke, 1938) показано, что в растениях пшеницы, инфицированных бурой и желтой ржавчиной, содержится примерно в два раза большее количество азотистых веществ, в основном за счет растворимых соединений азота. В. П. Нилова и Н. Г. Степанова (1958) обнаружили, что уменьшение количества азотсодержащих веществ при поражении пшеницы бурой ржавчиной происходит не только в пораженных листьях, но и в более молодых, не затронутых инфекцией, расположенных выше по стеблю. Эти же авторы наблюдали пониженное содержание растворимых форм азота, в том числе полипептидов и аминокислот, при одновременном возрастании количества белков.

При изучении азотистого состава листьев пшеницы, пораженной желтой листовой ржавчиной, установлено также, что количество небелковых соединений азота возрастает и уменьшается содержание белка (Евтушенко, 1960).

Помимо воздействия, оказываемого инфекцией на соотношение между белком и продуктами его распада, имеются данные об изменениях состава аминокислот в пораженных тканях. Так, заражение корней пшеницы *Helminthosporium sativum* приводило к незначительному возрастанию содержания свободных и связанных аминокислот и к увеличению концентрации свободного аланина, серина и аспарагина в два раза по сравнению со здоровыми (Hrushovetz, 1954). При хроматографическом изучении аминокислот пшеницы Фукс и Рорингер (Fuchs, Rohringer, 1959) нашли, что в растениях, пораженных *Puccinia graminis*, в отличие от здоровых отсутствует гистидин, лейцин и аспарагин. Резкое возрастание содержания глутамина наблюдал Рорингер в другой серии опытов с пшеницей, зараженной тем же ржавчинным грибом (Rohringer, 1957). Накопление глутамина и других амидов

Изменения в растворимых соединениях азота в пшенице после заражения ржавчиной

Сорт	Вариант обработки	Номер расы ржавчины	Тип реакции	Концентрация, мг/г сырого веса					
				глутаминовая кислота		глутамин		аспарагин	
				здоровые	больные	здоровые	больные	здоровые	больные
Литтл Клуб	H ₂ O	21	4	0,050	0,052	0,031	0,105	0,013	0,050
Капли	H ₂ O	21	1	0,047	0,079	0,035	0,070	0,020	0,055
Вернал	H ₂ O	158	3	0,058	0,065	0,027	0,060	0,009	0,050
Вернал	H ₂ O	21	0	0,058	0,060	0,027	0,040	0,009	0,040
Литтл Клуб	NH ₄ NO ₃ 0,025M	—	—	0,015	—	0,155	—	0,014	—
Литтл Клуб	α-кетоглутарат, 0,01M	—	—	0,152	—	0,040	—	0,015	—
Литтл Клуб	α-кетоглутарат, 0,01M	—	—	0,140	—	0,185	—	0,016	—

в тканях пшеницы, инфицированной ржавчиной, было установлено и в опытах Фаркаша и Кирая (Farkas, Király, 1961) (табл. 144).

В опытах по изучению азотного обмена проростков пшеницы, пораженных *Puccinia graminis* (Rudolph, 1963), отмечено активирование протеолитических процессов, а также накопление аминокислот и амидов, особенно аспарагина: содержание серина, глутаминовой кислоты и аланина при этом снижается. На 5-й день после заражения изменения выражены еще более отчетливо. В отделенных от растения зараженных листьях эти характерные сдвиги отсутствуют, содержание аспарагина в них незначительно, а глутаминовой кислоты повышено.

Значительные изменения в количественном и качественном составе аминокислот обнаружены Шоу, Колотело и Сахай (Shaw, Colotelo, Sahai, 1961) при поражении пшеницы черной ржавчиной. Через девять дней после заражения количество свободных аминокислот возросло в 4 раза, а связанных — в 2 раза. Наиболее резкие изменения установлены в уровне содержания свободного глутамин, γ-аминомасляной кислоты, треонина и аминокислот, присутствующих только в незначительных количествах перед инокуляцией, в частности ароматических и основных кислот. У устойчивого сорта Капли эти авторы наблюдали менее существенные сдвиги в азотном обмене, вызванные инфекцией. Исходя из полученного материала, Шоу, Колотело и Сахай делают

предположение, что в патологических условиях ферментные системы, участвующие в азотистом обмене растения, могут изменяться.

Указание на возможность такого изменения получили Кирай и Фаркаш (Király, Farkas, 1957), констатируя снижение активности декарбоксилазы глютаминовой кислоты у пшеницы при поражении ржавчиной. Эти авторы отмечают возрастание активности глютаминсинтетазы в связи с инфекцией ржавчиной. В серии опытов Фаркаш и Кирай (Farkas, Király, 1961) установили активирование деамидазы и деаминазы в больных листьях. Последние два фермента катализируют процессы отщепления аммиака от амидов и аминов. Среди соединений, возникающих в пораженной инфекцией ткани при распаде белка, особое значение придается аммиаку, который, являясь составной частью выделений многих патогенных грибов, образуется также и в клетках пораженных растений. Повышенное содержание аммиака и мочевины в листьях растений, пораженных ржавчиной, отмечалось А. И. Гречушниковым (1936).

Качественный состав аминокислот, содержащихся в ткани растения-хозяина, может до известной степени влиять на поражаемость их грибами. Так, Баррет и Мак Лафлин (Barratt, Mc Laughlin, 1954) показали, что *Puccinia triticina* поражает пшеницы, содержащие белки с высоким отношением амино- и карбоксильных групп. Инфекция растений бурой ржавчиной вызывала падение этого соотношения.

В работе Шоу с сотрудниками (Shaw, Srivastava, Sahai, 1964) изучалась другая группа азотсодержащих веществ — пуринов и пуриноподобных соединений. Из здоровых проростков пшеницы были выделены гуанин, аденин и неидентифицированный пурин. Последние вещества имелись в большем количестве, чем гуанин, их содержание в первых листьях проростков увеличивалось после заражения стеблевой ржавчиной в 4—5 раз.

АУКСИНОВЫЙ ОБМЕН

Шоу и Хоукинс (Shaw, Hawkins, 1958) исследовали содержание индолилуксусной кислоты в листьях здоровых и больных растений пшеницы, пораженной стеблевой ржавчиной, а также активность декарбоксилазы этой кислоты. В работе использовали меченный по углероду гетероауксин. Авторы установили, что в неинфицированных листьях содержание свободной индолилуксусной кислоты составляет 0,5—3,2 мкг на 1 кг сырого веса. На ранних стадиях развития болезни оно уменьшалось, спустя 10 дней после инфекции грибом увеличивалось до 5—10 мкг на 1 кг сырого веса листьев восприимчивого сорта. В непроросших спорах стеблевой

ржавчины Шоу и Хоукинс нашли другие активирующие рост соединения, но не гетероауксин. После инокуляции резко возрасла способность тканей листа декарбоксиллировать экзогенную индолилуксусную кислоту, особенно в восприимчивом сорте.

Сривастава и Шоу (Srivastava, Shaw, 1962) подробно исследовали превращение экзогенно введенного гетероауксина, меченного по углероду. Колеоптили восприимчивого сорта Литтл Клуб и овса, инфицированные и здоровые листья Литтл Клуб и устойчивой разновидности Капли, а также уредоспоры *Puccinia graminis* инкубировались с индолилуксусной кислотой, меченной по углероду. В этих тестах обнаружено 8—14 различных продуктов, участвующих в реакции Сальковского и Эрлиха. Подобные соединения не были определены при инкубировании в воде. Одно эфирорастворимое и четыре нерастворимых соединения индольного типа характеризовались ультрафиолетовым спектром поглощения. В здоровых листьях Сривастава и Шоу идентифицировали четыре водорастворимых индольных соединения, в пораженных ржавчиной — два. Индолилпировиноградная кислота не обнаружена в инфицированных листьях восприимчивого сорта, в то же время она идентифицирована не только в больных, но и в здоровых листьях устойчивой разновидности Капли. При изучении уредоспор стеблевой ржавчины авторам удалось наглядно продемонстрировать способность их превращать экзогенный гетероауксин в индольный альдегид и индолилпировиноградную кислоту.

Определенный интерес представляют данные, полученные Дейли и Девералл (Daly, Deverall, 1963) в опытах по изучению способности здоровых и пораженных растений декарбоксиллировать меченый гетероауксин на разных стадиях развития гриба. Определялось количество индолилуксусной кислоты, разрушаемой в темноте здоровыми и зараженными ржавчиной первыми листьями пшеницы. Здоровые листья заметно декарбоксилировали экзогенную индолилуксусную кислоту, введенную в концентрации, оказывающей ростовое действие. У зараженных листьев в первые 2—3 дня после инфекции декарбоксилирование грибом значительно увеличивалось при появлении видимых симптомов заболевания, в начале спорообразования степень декарбоксилирования уменьшалась; на стадии активной споруляции паразита уровень декарбоксилирования становился меньше, чем в контрольных растениях.

ДЫХАНИЕ

В большинстве случаев заболевание растений, по крайней мере на начальных фазах, сопровождается более или менее значительным активированием дыхательного газообмена. Этот

факт обратил на себя внимание уже в самых ранних исследованиях, проведенных на больных растениях. Постепенное усиление дыхательного газообмена начинается с момента заражения, вслед за чем дыхательная активность инфицированных тканей падает. Это снижение может быть объяснено двумя причинами. Иногда оно является результатом отмирания тканей. У устойчивых разновидностей ослабления дыхательной активности связано с преодолением инфекции и возвращением окислительного обмена к исходному состоянию (Рубин, 1955; Рубин, Аксенова, 1957; Рубин, Арциховская, 1948; Рубин, Арциховская, Иванова, 1950; Рубин, Волобуева, 1951; Рубин, Иванова, 1959; Рубин, Четверикова, Арциховская, 1965; Андреев, 1958; Shaw, Samborski, 1958; Fuchs, Siebert, 1959).

Известно, что характер изменения дыхательного процесса тесно зависит от стадии развития заболевания (Pratt, 1938). В опытах Пратта дыхание проростков пшеницы значительно активировалось в течение первых дней после заражения мучнистой росой.

Бассе (Bassett, 1957) разработал метод учета роста мицелия ржавчины в листьях пшеницы, основанный на определении количества хитина, входящего в состав клеточных стенок гриба и не синтезируемого тканями высших растений. Исследования этого автора показали, что массовое накопление хитина в пораженных листьях пшеницы наступает после достижения максимума в накоплении углеводов и дыхательной активности. Обильный рост мицелия сопровождается значительной тратой углеводов, содержащихся в клетках хозяина, и снижением дыхательной активности листьев пшеницы.

Стимулирующее влияние поражения различными микроорганизмами на дыхательный процесс — универсальная закономерность, характерная для заражения пшеницы как факультативными, так и облигатными паразитами. В опытах Аллена и Годдарда (Allen, Goddard, 1938) дыхание пораженной мучнистой росой пшеницы было много выше, чем здоровой (рис. 94). Часть этого «экстрадыхания» приходится на долю самого гриба, а большая часть — на клетки мезофилла растения-хозяина, которые не поражаются из-за отсутствия контакта с гифой паразита. Возрастание уровня дыхания достигает максимума на 6-й день после инокуляции; в дальнейшем активность дыхания ткани хозяина постоянно остается в 3—4 раза выше, чем дыхание гриба, несмотря на ряд быстрых и значительных колебаний в абсолютной интенсивности дыхания обоих. Аллен и Годдард изучали также скорость образования анаэробной CO_2 здоровыми и больными листьями пшеницы. Оказалось, что количество анаэробно образованной CO_2 в инфицированной мучнистой росой пшенице на 50% выше, чем в здоровой.

Аналогичные данные получены в работах Фаркаша и Кирая (Farkas, Kiraly, 1955), Самборского и Шоу (Samborski, Shaw, 1956). Шоу (Shaw, 1959) подробно исследовал дыхательные диски (2,5 мм) из инфицированных и здоровых участков пораженного листа. Им установлена строгая локализация активированного дыхания в местах инфекции ржавчиной и мучнистой росой. Величина дыхательного коэффициента существенно не изменяется под влиянием инфекции и остается приблизительно равной 1,0. Однако соотношение выделенного CO_2 в атмосфере азота и на воздухе снижалось от 1,0 до 0,2. Шоу рассматривает эти данные как исчезновение пастеровского эффекта, наступающее после заражения пшеницы ржавчинным грибом.

В случае поражения пшеницы другими видами ржавчины (желтой и бурой) наблюдается также возрастание дыхательной активности, причем наибольший сдвиг в интенсивности дыхания наблюдается у восприимчивых сортов (Андреев, 1958).

Этот принципиально важный вопрос служил предметом многолетних исследований Б. А. Рубина и его школы. Установленные этими авторами факты свидетельствуют о том, что различия между дыханием больной и здоровой ткани касаются не только интенсивности процесса, но и участвующих в нем ферментных систем. В частности, показано, что в пораженных тканях не только активируются некоторые ферменты наряду с ингибированием других, но нередко происходит смена путей использования дыхательного субстрата. Одним из наиболее часто наблюдаемых эффектов является возрастание абсолютной и относительной доли гексозомонофосфатного цикла.

Аллен и Годдард (Allen, Goddard, 1938) установили, что дыхание здоровых листьев пшеницы подавляется 10^{-3} М растворами азида и цианида, а также моноокисью углерода. У листьев, пораженных мучнистой росой, дыхание устойчиво к действию окиси углерода, но на 25% подавляется азидом натрия. Неподавляемое азидом дыхание больных листьев в 2,5 раза активнее соответствующего дыхания здоровых

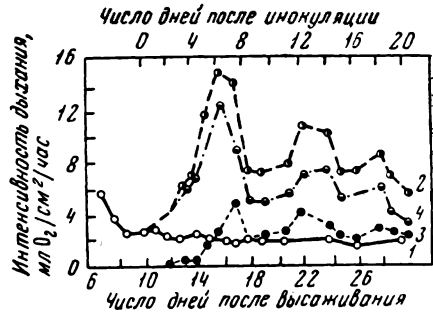


Рис. 94. Интенсивность дыхания как функция времени (по Allen, 1938)
 1 — здоровая пшеница; 2 — пшеница, пораженная мучнистой росой; 3 — эпидермис, пораженный мучнистой росой; 4 — пшеница, пораженная *Erysiphe graminis* (эпидермис, в котором распространена мучнистая роса, удален)

листьев. Дыхание эпидермиса больных листьев, в котором сосредоточен мицелий паразита, подавляется азидом на 90%. Авторы приходят к выводу, что повышенная интенсивность дыхания больных листьев частично зависит от действия выделяемой в ткани хозяина оксидазы паразита. Эти результаты свидетельствуют о том, что заболевание приводит к качественным изменениям дыхательного процесса.

Фаркаш и Кирай (Farkas, Kiraly, 1955), изучая дыхание проростков пшеницы, пораженных мучнистой росой и ржавчиной, также приходят к выводу, что усиленное дыхание растений, определяемое воздействием токсина, качественно отличается от дыхания здоровых растений. Окислительные процессы, протекающие при этом, лишь частично связаны с циклом трикарбоновых кислот, играющим существенную роль в дыхании здоровых проростков. Оба использованные в данной работе ингибитора гликолиза (фторид и моноиодацетат) примерно в одинаковой степени ингибировали дыхание больных и здоровых тканей, а различия проявлялись на этапе окисления конечных продуктов гликолиза.

В опытах Шоу и Самборского (Shaw, Samborski, 1957, 1959) по изучению дыхания пшеницы в качестве дыхательных субстратов использовалась глюкоза, меченная по углероду в 1 и 6-м положении. Величина отношения C_6/C_1 ясно свидетельствовала об активировании в инфицированных тканях пентозофосфатного пути распада глюкозы. В листьях пшеницы, инфицированной мучнистой росой, также наблюдалось падение отношения C_6/C_1 . Например, для сильно пораженных ржавчиной листьев восприимчивого сорта Литтл Клуб было найдено, что величина C_6/C_1 приблизительно равна 0,1, т. е. минимум 90% их дыхания идет по пентозофосфатному пути. Апотомический путь дыхания устойчив к действию NaF и моноиодацетата, которые, однако, ингибируют гликолиз. Согласно исследованиям Шоу и Самборского (1957), дыхание прорастающих уредоспор ржавчины не ингибируется фторидом, но подавляется моноиодацетатом; активность некоторых энзимов пентозофосфатного пути обнаруживается в их экстрактах. Данные, полученные при изучении действия ингибиторов гликолиза на дыхание пораженных растений, не должны противоречить данным о большей значимости пентозофосфатного пути, обусловленной инфекцией. Вполне можно предположить, что триоза, образованная при пентозофосфатном распаде глюкозы, окисляется до пирувата наряду с триозой, образуемой в ходе гликолитического пути, посредством последнего.

Фаркаш (Farkas, 1961) наблюдал значительное активирование двух начальных дегидрогеназ пентозофосфатного пути в инфицированных стеблевой ржавчиной листьях пшеницы. Люндерштэйт с сотрудниками подробно исследовали началь-

ные пути дыхания пшеницы, зараженной ржавчиной (Lünderstädt, Heitefuss, Fuchs, 1962). Авторы изучали активность дегидрогеназ начальных этапов дыхания на различных стадиях развития заболевания. Согласно полученным результатам, дегидрогеназная активность, возрастая под влиянием инфекции, сохраняется на всех этапах заболевания. На 4-й день после заражения грибом резко возрастает активность гексокиназы и на 8-й день она в 5—6 раз выше, чем у здоровых растений того же возраста. В этот же период значительно возрастает активность обоих дегидрогеназ апотомического пути дыхания. На основании своих данных Люндерштэdt, Гайтефус и Фукс предполагают, что распад глюкозо-6-фосфата в значительной степени может протекать через гексозомонофосфатный путь, но что это вряд ли имеет место на поздних стадиях развития процесса. Результаты опытов Люндерштэdt с сотрудниками совпадают с данными, полученными Фаркашем (Farkas, 1961) в том, что активность дегидрогеназ глюкозо-6-фосфата и 6-фосфоглюконата возрастала на 10-й день после заражения грибом. Очевидно, преждевременно делать вывод об активном участии гексозомонофосфатного пути в общем дыхательном процессе на самых ранних стадиях заболевания. В действительности активность гексокиназы повышается примерно тогда, когда становятся видимыми хлоротичные пятна. Активность дегидрогеназ глюкозо-6-фосфата и 6-фосфоглюконата, так же как и активность фосфоглюкомутазы и фосфоглюкоизомеразы, заметно возрастает только при наступлении видимого развития пустул. Максимум активности энзимов совпадает со временем активной споруляции гриба.

Энзимы гексозомонофосфатного пути в самих уредоспорах ржавчины обладают значительной активностью. На основании этих результатов Люндерштэdt с сотрудниками приходят к заключению, что значительное возрастание активности гексокиназы и дегидрогеназы глюкозо-6-фосфата на поздних стадиях развития заболевания обусловлено прежде всего присутствием самого паразита.

Подробному исследованию участия пентозофосфатного шунта в инфекционно активированном дыхании пшеницы посвящена работа Дейли, Белла, Крупки, использовавших меченные по углероду радиоактивные сахара (Daly, Bell, Krupka, 1961).

В табл. 145 представлены данные по изучению интенсивности дыхания и его альтернативных путей в листьях пшеницы, зараженной ржавчиной.

Как следует из данных, приведенных в табл. 145, величина отношения C_6/C_1 снижается, причем в данном опыте это наблюдается уже на той стадии развития паразита, когда симптомы споруляции еще заметны и вряд ли гриб может

Изменения в дыхании в инфицированных ржавчиной первых листьях пшеницы (159 пустяк на лист) (по Daly et al., 1961)

Число дней после инокуляции	Стадия*	Газообмен				Превращение изотопов					
		Q O ₂		Q CO ₂		C ₁		C ₂		C ₂ /C ₁	
		здоровые	больные	здоровые	больные	здоровые	больные	здоровые	больные	здоровые	больные
3	—	2,1	2,0	3,0	2,7	10,5	8,5	5,0	3,7	0,48	0,44
4	—	2,2	2,5	3,1	3,6	7,5	7,3	3,3	3,1	0,44	0,42
5	F	2,5	2,9	3,2	3,6	8,7	5,3	4,1	2,3	0,47	0,44
6	(F) S	2,1	3,0	2,9	3,8	7,0	6,3	2,8	2,3	0,40	0,37
7	40%S	2,1	4,0	2,8	4,8	6,6	5,1	2,0	1,1	0,30	0,22
8	80%S	1,8	4,1	2,4	5,3	4,0	3,3	1,5	0,6	0,38	0,20
10	100%S	1,9	5,0	2,7	5,6	5,4	6,6	1,5	0,7	0,28	0,11
11		1,7	3,5	2,3	4,3	12,2	13,1	2,3	1,2	0,19	0,09

* F — много пятен; (S) — следы спороношения; % S — приблизительный процент споруляции уредопустул.

быть в значительной мере ответствен за активирование пентозофосфатного пути дыхания. В этой же работе авторы определяли дыхательный коэффициент. Как выяснилось, величина ДК под влиянием инфекции существенно не изменялась.

Согласно точке зрения, развиваемой Б. А. Рубиным и его школой, значение пентозофосфатного пути в общем процессе дыхания, активированного под влиянием инфекции, заключается частично в том, что с его функционированием тесно сопряжен синтез ароматического кольца, лежащего в основе фенольных соединений. Авторы придают этим соединениям в соответствии с учением А. Н. Баха особую роль в защите высших растений от патогенных микроорганизмов.

Основываясь на данных по активированию дегидрогеназ апотомического пути дыхания, можно наметить корреляцию с повышенным биосинтезом ароматических соединений на тех же этапах развития инфекции. Фаркаш (Farkas, 1961) при изучении содержания фенолов в зараженных ржавчиной тканях в качестве отправной точки избрал метод гидроксирования. Установлено, что здоровые ткани пшеницы могут гидроксировать экзогенную коричную кислоту с образованием *n*-кумаровой кислоты и ее эфира. Пораженные листья, синтезирующие большие количества фенолов из эндогенных субстратов, обладают лишь незначительной способностью гидроксировать инфильтруемую коричную кислоту.

Скорость накопления фенолов, как было показано Кираем и Фаркашем (Farkas, Kiraly, 1962), в инфицированных тканях тесно связана с типом инфекции. На рис. 95 приведены

результаты проведенных этими авторами опытов, из которых видно, что в зараженных листьях устойчивой разновидности пшеницы наблюдается значительное накопление фенолов. В опытах этих же исследователей установлена высокая активность хинонредуктазы, зависящей от НАД. Под влиянием заражения активность фермента не изменялась.

Вопрос о наличии в пшенице другого фермента, связанного с фенольным обменом — полифенолоксидазы, — до недавнего времени оставался открытым.

Однако данные, полученные в последние годы, позволяют считать доказанным, что ткани пшеницы содержат этот фермент, но активность его выявляется не во всех условиях и лишь в отношении отдельных субстратов. В. Е. Соколова и О. Н. Савельева (1956) в лаборатории Б. А. Рубина показали, что срезы листьев пшеницы интенсивно окисляют хлорогеновую кислоту, но только при пониженной температуре (10°), тогда как при 40°, как правило, не удается обнаружить полифенолоксидазной активности.

Кирай (Király, 1959) установил, что в тканях пшеницы можно обнаружить активность полифенолоксидазы при использовании галловой кислоты в качестве субстрата. Инфекция ржавчиной вызывает окисление фенольных соединений как в восприимчивых,

так и устойчивых разновидностях пшениц, но у восприимчивой пшеницы активность полифенолоксидазы обнаруживается лишь на последней стадии развития болезни. Устойчивый сорт в ответ на инфекцию грибом проявляет типичную реакцию «сверхчувствительности», под которой подразумевается быстрая локализация инфекции, сопровождающаяся гибелью паразита. Активирование полифенолоксидазы в тканях устойчивой пшеницы связано с уменьшением содержания редуцирующих веществ, большей частью аскорбиновой кислоты (Farkas, Kiraly, Solymosy, 1959; Sahai, Shaw, 1961).

Предполагается, что аскорбиновая кислота используется на синтез хинонов. Количество аскорбиновой кислоты в пораженных тканях восприимчивой разновидности увеличивается. Эта закономерность нашла подтверждение в работах Пилгрима и Футрелла (Pilgrim, Futrell, 1954), а также в бо-

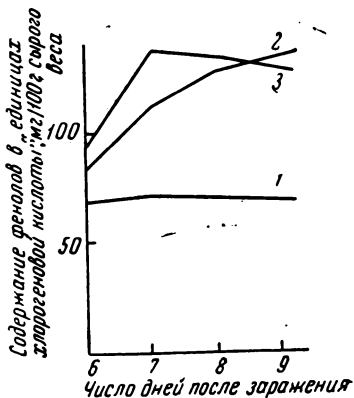


Рис. 95. Кривые накопления фенолов в пшенице, инфицированной стеблевой ржавчиной (по Farkaš, Kiraly, 1962)
1 — здоровые листья; 2 — инфицированные расой 15В (восприимчивая комбинация); 3 — инфицированные расой 21 (устойчивая комбинация)

лее поздних исследованиях Кирая и Фаркаша (Király, Farkas, 1962).

Литературные данные свидетельствуют о том, что внедрение паразита вызывает наиболее существенные сдвиги в тех звеньях дыхания, которые находятся между гликолизом и конечными реакциями окисления. В опытах Фаркаша и Кирая (Farkas, Kiraly, 1955) сильное ингибирование поглощения кислорода наблюдалось в тканях пшеницы, обработанной азидом; величина подавления дыхания была одинакова как в инфицированных, так и здоровых листьях пшеницы. Это свидетельствует об участии металлсодержащих оксидаз в конечных реакциях окисления. Дальнейшие исследования авторов (Király, Farkas, 1957) показали, что завершающий этап дыхания катализируется у здоровых растений пшеницы в основном ферментами, содержащими в простетической группе железо. При поражении стеблевой ржавчиной основное значение приобретают медьсодержащие ферменты, в первую очередь аскорбиноксидаза. Активность последней у пораженных растений возрастает параллельно активированию дыхательного газообмена. Не исключена возможность, что в данном случае функции цитохромоксидазы переходят к системе НАДФ — глутатион — аскорбиновая кислота, присутствие которой установлено у растений (Mapson, Goddard, 1955; Mapson, Moustafa, 1956) либо к какой-нибудь другой системе, осуществляющей окисление НАДФ·Н₂, образующегося в процессе пентозофосфатного пути, молекулярным кислородом.

Активирование аскорбиноксидазы при поражении другим видом ржавчинного гриба (*Puccinia triticina*) обнаружено в опытах Г. А. Егоровой (1958). Результаты, приведенные в табл. 146, наглядно свидетельствуют о ясной корреляции между степенью пораженности пшеницы бурой ржавчиной и активностью аскорбиноксидазы. На увеличение активности аскорбиноксидазы указывал и Шоу (Shaw, 1959), однако он считал еще недоказанной роль этого фермента в качестве конечной оксидазы при поражении пшеницы ржавчиной.

Таблица 146

Связь между активностью аскорбиназы и интенсивностью поражения листьев пшеницы бурой ржавчиной (по Егоровой, 1958)

Поражение листьев ржавчиной	Хлорофилл, % на 100 г абс. сухого вещества	Активность аскорбиназы, мг аскорбиновой кислоты на 1 г сухого вещества за 30 мин
Интенсивное (90%)	0,230	128
Слабое (25%)	0,604	79
Здоровые листья	0,692	50

Одновременно с активированием аскорбиноксидазы Кирай и Фаркаш (Király, Farkas, 1957) отмечают падение активности оксидазы гликолевой кислоты. Авторы предполагают, что причиной этого падения является использование паразитом витаминной части молекулы оксидазы гликолевой кислоты (рибофлавинфосфат).

Из литературных данных известно, что под влиянием инфекции уменьшается значение цикла трикарбоновых кислот. Фаркаш и Кирай (Farkas, Kiraly, 1955) установили, что дыхание пшеницы, пораженной ржавчиной, нечувствительно к малонату, который, ингибируя сукцинатдегидрогеназу, прекращает тем самым действие трикарбонового цикла. Вместе с тем, малонат оказывает ингибирующее действие на дыхание здоровых растений. В опытах этих же авторов показано, что добавление разбавленных растворов (0,01 M) малоната, сильно снижающего потребление кислорода, не ингибирует в соответствующей степени образование CO_2 , и ДК значительно возрастает (~от 1,0 до 2,1). Ингибирование малонатом может быть устранено посредством промежуточных соединений цикла трикарбоновых кислот. Соли яблочной кислоты, добавленные в концентрациях, равных концентрациям малоновой кислоты, в значительной степени восстанавливают поглощение кислорода. Подтверждение этому было получено Кираем и Фаркашем (Király, Farkas, 1957), а также Шоу (Shaw, 1959), изучавшими пути дыхания в пораженной ржавчиной пшенице. Внимание многих исследователей привлекает возникновение под влиянием инфекции дыхания, устойчивого к малонату.

Дейли, Белл, Крупка (Daly, Bell, Krupka, 1961) объясняют подобное действие малоната более высоким содержанием янтарной кислоты, которую они обнаружили в пораженной ржавчиной ткани. Поскольку малонат — конкурентный ингибитор сукцинатдегидрогеназы, то отсутствие ингибирования дыхания Дейли с сотрудниками объясняют прежде всего изменением количества субстрата, а не включением нового пути. Дальнейшие исследования Дейли и Крупки (Daly, Krupka, 1962) с использованием метода бумажной хроматографии показали, что инфекция действительно связана с возрастанием содержания яблочной и лимонной кислот. Исключением является аконитовая кислота, количество которой резко уменьшалось от 3-го до 6-го дня развития инфекционного процесса. Возрастание содержания лимонной, щавелевой и яблочной кислот отмечалось еще ранее в работах Гассебраука и Кауля (Hassebrauk, Kaul, 1956, 1957), изучавших дыхание восприимчивой к бурой ржавчине пшеницы.

Все эти данные свидетельствуют о сложных количественных и качественных изменениях, вызываемых инфекцией в цикле трикарбоновых кислот. Кауль и Шоу (Kaul, Shaw,

1960) сообщили о вызываемых инфекцией значительных изменениях редокс-потенциала в соке пшеницы. После заражения окислительно-восстановительный баланс в листьях восприимчивого сорта Литгл Клуб вновь восстанавливался благодаря включению новых систем, позволяющих клеткам сохранять соответствующий окислительно-восстановительный потенциал. В тканях устойчивого сорта Капли обнаруживается быстрое необратимое окисление компонентов окислительно-восстановительной системы. После заражения окислительно-восстановительная система у устойчивого сорта слабо сбалансирована, о чем свидетельствует возрастание потенциала и результаты титрования. Авторы предполагают, что изменения в окислительно-восстановительной системе под влиянием инфекции связаны с появлением каких-то новых катализаторов. Последние регулируют скорость транспорта водорода к молекулярному кислороду. В какой степени эти изменения сопряжены со сдвигами в обмене органических кислот в инфицированной ткани пока неясно.

В опытах Рудольфа (Rudolph, 1963) содержание большинства органических кислот при поражении пшеницы стеблевой ржавчиной возрастало, но наблюдалось снижение количества *цис*-аконитовой кислоты. Рудольф обнаружил также увеличение концентрации яблочной кислоты и кетокислот, особенно глиоксиловой.

Шоу и Самборский (Shaw, Samborski, 1956; Shaw, 1956), а также Ванг (Wang, 1960), Сидов и Дурбин (Sydow, Durbin, 1962), используя метод радиоавтографии, показали, что в тканях пшеницы, пораженной мучнистой росой и стеблевой ржавчиной, резко изменяется характер распределения радиоактивности. Включение метки углерода из глюкозы, меченной в 1 и 6-м положении, в нерастворимую в спирте фракцию было в пораженных ржавчиной листьях через 6 час в 2,5 раза больше, а через 24 час — в 3,6 раза больше, чем в неинфицированных. Изменения в интенсивности локализации радиоактивности параллельны развитию паразита и идут в том же направлении, в котором изменяется общая интенсивность дыхания инфицированных листьев.

Подобные же результаты получены Ливне и Дейли (Livne, Daly, 1962), которые при изучении фиксации углекислоты, меченной по углероду, здоровыми и пораженными листьями пшеницы установили корреляцию между повышенной способностью инфицированных листьев поглощать CO_2 и возрастанием в них содержания органических кислот. Кроме того, материалы, полученные авторами, показали, что необходимость в предшественнике, возможно пирувате, для темновой фиксации CO_2 менее всего выражена в зараженной ткани. Но в то же время синтез его в течение светового периода более интенсивен, чем в здоровой ткани.

При обсуждении возможных путей, которыми может осуществляться дыхание в больной ткани, следует упомянуть теорию Аллена (Allen, 1953), основанную на экспериментах Семпио (Sempio, 1946, 1950).

Согласно Семпио, в листьях пшеницы, зараженных мучнистой росой, исчезает пастеровский эффект (подавление расщепления углеводов на воздухе) и, таким образом, увеличивается потребление кислорода. Ответственным за это Аллен считает активирование АТФ-азы, обусловленное инфекцией. Поскольку пастеровский эффект, т. е. подавление ферментации в аэробных условиях, ингибируется под влиянием инфекции, этим можно объяснить стимулирование процессов аэробной ферментации в пораженных ржавчиной растениях.

Подобный факт отмечался в опытах Шоу и Самборского (Shaw, Samborski, 1957), которым удалось показать, что пастеровский эффект, обнаруживаемый в здоровой ткани

$\left(\frac{\text{CO}_2 \text{ анаэр.}}{\text{CO}_2 \text{ аэроб.}} \sim 1,2 \right)$, почти полностью исчезает под влиянием

инфекции $\left(\frac{\text{CO}_2 \text{ анаэр.}}{\text{CO}_2 \text{ аэроб.}} \sim 0,2 - 0,3 \right)$.

Возникновение устойчивого к малонату дыхания, очевидно, можно объяснить усилением аэробной ферментации, наступающим в результате заражения. Этот же факт, по-видимому, можно рассматривать как указание на возможное использование вносимого извне малоната в процессе дыхания. В последнее время во многих растениях обнаружена малоновая кислота; кроме того, известно, что малоновая кислота участвует в дыхании, образуя комплекс малонил — коэнзим А.

Стимулирование дыхания под влиянием заражения сопровождается изменением активности некоторых ферментов. На рис. 96 и 97 приведены результаты опытов, проведенных Ле Турно (Le Tourneau, 1955) на проростках пшеницы, пораженной стеблевой ржавчиной. Аддитивное действие уредоспор ржавчины на возрастание активности каталазы Ле Турно обнаружил у восприимчивого сорта.

В опытах Г. А. Евтушенко (1960) показано, что поражение растений пшеницы желтой ржавчиной снижает активность пероксидазы; получены материалы, свидетельствующие об отсутствии этого фермента в уредоспорах возбудителя. Установлено (Kigaly, Farkas, 1958), что заражение пшеницы черной ржавчиной не влияет на активность пероксидазы. Другой металлсодержащий фермент — цитохромоксидаза — изучалась в опытах Дейли и Енсена с помощью дыхательных ядов избирательного действия.

Определяя активность фермента на разных стадиях развития заболевания, Дейли и Енсен доказали участие цитохромоксидазы в дыхании листьев пшеницы, пораженной стеблевой ржавчиной (Daly, Jensen, 1961).

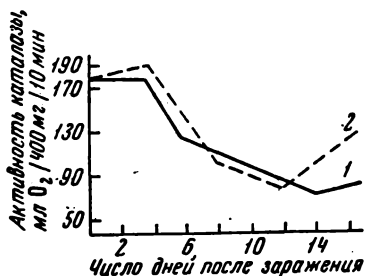


Рис. 96. Активность каталазы первых листьев восприимчивой пшеницы сорта Литтл Клуб здоровой (1) и инфицированной 38-й расой стеблевой ржавчины (2). Конечные типы инфекции 3 и 4 (по Tourneau, 1955)

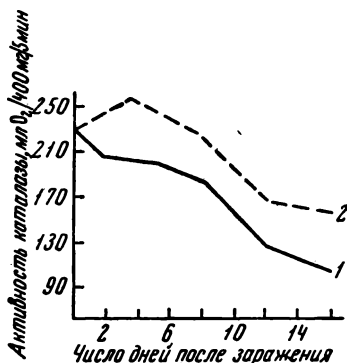


Рис. 97. Активность каталазы первых листьев устойчивой пшеницы сорта Айнкорн неинфицированной (1) и инфицированной 56-й расой стеблевой ржавчины (2). Конечные типы реакции от 0 до 1 (по Tourneau, 1955)

ФОСФОРНЫЙ ОБМЕН

Вызываемое облигатными паразитами повышение интенсивности дыхания растения-хозяина свидетельствует о серьезных нарушениях в энергетическом обмене пораженного растения. Детальному изучению этой проблемы посвящены многолетние исследования Б. А. Рубина с сотрудниками. В этих исследованиях показано, что характер изменений в обмене энергии тесно связан со степенью устойчивости растения-хозяина. Иммунные формы растений характеризуются высокой устойчивостью системы запасаания энергии и эффективным использованием ее в акте дыхания. Отличительной особенностью неиммунных форм растений является лабильность, неустойчивость этих систем, проявляющаяся под влиянием инфекции. Закономерности, устанавливаемые при изучении энергетического обмена пшеницы, полностью согласуются с основными выводами, сделанными для других растений. Так, Аллен (Allen, 1954) установил, что в пшенице, инфицированной облигатными паразитами, может наблюдаться явление, подобное эффекту, вызываемому динитрофе-

нолом, т. е. разобщение дыхания и фосфорилирования. Аллен доказал, что в листьях, пораженных мучнистой росой, отношение органический фосфор / неорганический фосфор сдвинуто в сторону увеличения неорганической фракции.

2,4-Динитрофенол значительно усиливает дыхание здоровых тканей пшеницы, в то время как поглощение кислорода листьями, пораженными стеблевой ржавчиной, при тех же условиях не подавляется и даже слабо ингибируется (Farkas, Kiraly, 1958). Это можно объяснить тем, что разобщающее действие в больных тканях осуществляется метаболитами патогенного организма.

Установлено, что в зараженных тканях отношение АТФ/АДФ всегда уменьшено. По мнению Фаркаша и Кирая, это может быть обусловлено активированием синтетических процессов, требующих АТФ.

Значительное количество радиоактивного фосфора аккумулируется в пораженных ржавчиной участках листа; максимум радиоактивности обнаружен в тех участках листа, где находился паразит (Gottlieb, Garnet, 1946). Определение радиоактивности в уредоспорах ржавчины показало, что накопление фосфора в них было больше, чем в тканях листа пшеницы.

Опыты Пожара и Кирая (Pozsar, Kiraly, 1958, 1959) подтвердили вышеизложенные результаты о возрастании количества богатых энергией фосфатов при заражении пшеницы ржавчиной. При дальнейшем исследовании фосфорного обмена Пожару (Pozsar, 1961) удалось обнаружить связь между распадом фосфолипидов в листьях пшеницы и заражением ее ржавчиной.

Согласно данным Гайтефусса и Фукса (Heitefuss, Fuchs, 1961), на четвертый день после инокуляции грибом содержание P^{32} во фракции, растворимой в трихлоруксусной кислоте, составляло 135%, на седьмой день — 110% по сравнению со здоровыми листьями растений. В эти же фазы развития инфекционного процесса указанные авторы наблюдали повышенную активность P^{32} в нуклеотидной фракции и усиленный синтез РНК.

Изучение фосфорного обмена растений пшеницы, пораженной ржавчиной, проводилось Кристевым (Kristev, 1961) на более ранних стадиях развития инфекции (на второй день). При определении активности пиррофосфатазы автору удалось обнаружить пятикратное возрастание ее по сравнению с контролем. Увеличенная активность пиррофосфатазы рассматривается этим автором как стимулятор реакций, в результате которых освобождается неорганический фосфор, что, в свою очередь, влечет за собой повышение скорости дыхания.

Дальнейшие исследования дали дополнительные сведения о нуклеиновом обмене пораженных ржавчиной растений пшеницы (Heitefuss, 1961; Rohringer, Heitefuss, 1961; Heitefuss, Fuchs, 1962).

Через 4—5 дней после заражения пшеницы стеблевой ржавчиной наблюдается резкое возрастание удельной активности РНК, выделенной из листьев восприимчивых растений. Через семь с половиной дней после окончания образования паразитом спор биосинтез РНК замедляется и прекращается. На этом этапе развития болезни удельная активность РНК в здоровых и больных листьях одинакова. Заражение устойчивого сорта ржавчиной не вызывало изменения содержания меченого фосфора в РНК.

Порингер, Самборский и Персон (Rohringer, Samborski, Person, 1961), изучавшие листовую ржавчину пшеницы *Puccinia recondita*, обнаружили возрастание активности рибонуклеазы в пораженных листьях; через сутки после инфекции грибом эта активность увеличивалась более чем на 100%. В здоровых листьях уровень активности фермента не изменяется в течение всего периода наблюдений.

Авторы показали, что активность рибонуклеазы повышалась независимо от типа заражения, но количественно была разной. Прорастающие споры обладали незначительной активностью рибонуклеазы. В зараженных и контрольных листьях наиболее высокое содержание фермента обнаружено в хлоропластах.

Инфекция вызывала уменьшение размеров хлоропласта и ядра. Этот тип реакции характерен для клеток устойчивых сортов и лишь иногда наблюдается у восприимчивых разновидностей (Whitney, Shaw, Naylor, 1962). Уайтней с сотрудниками определил, что под влиянием инфекции содержание РНК в ядрах мезофилла возрастает примерно в два раза.

Мюкере и Шоу (Mukherjee, Shaw, 1962) нашли, что содержание общего фосфора возрастает, а отношение $\frac{\text{органический фосфор}}{\text{неорганический фосфор}}$ в листьях восприимчивого сорта при заражении стеблевой ржавчиной уменьшается. Особенно значительные изменения происходят в липидах и других фракциях органического фосфора. После обработки динитрофенолом отношение $\frac{\text{органический фосфор}}{\text{неорганический фосфор}}$ увеличивалось в здоровых листьях на 22—33%, а в инфицированных — на 58—150%.

Возрастание содержания неорганического фосфора наблюдалось в опытах с пшеницей, пораженной мучнистой росой (Comhaire, 1962). В больных листьях растений радиоактивный фосфор накапливался в участках листа, пораженных грибом. Авторы установили, что присоски гриба содер-

жат высокоактивную фосфатазу; положительную реакцию на этот фермент дают митохондрии в прилегающей к присоскам цитоплазме.

Нильсеном и Рорингером (Nielsen, Rohringer, 1963) наглядно продемонстрирована способность больных и здоровых участков пораженных листьев включать метку H^3 — радиоактивного водорода — из цитидина. Наиболее активно тритий включался в ядра клеток растения-хозяина, и лишь незначительно — в другие структуры клетки, в том числе в хлоропласты. В клетках зараженных участков листа обнаружено меньше цитидина, чем в клетках, удаленных от места заражения.

В литературе имеются указания на изменения в содержании пиридиннуклеотидов под влиянием инфекции. Рорингер (Rohringer, 1964) показал, что в здоровых листьях концентрация пиридиннуклеотидов изменялась в зависимости от возраста растений до восьмого дня после посева. После этого содержание пиридиннуклеотида оставалось постоянным: НАД — $5 \cdot 10^{-9}$ м/г сырого веса и НАД·Н₂ — $7 \cdot 10^{-9}$ м/г сырого веса. В восприимчивых разновидностях раньше наблюдалось возрастание НАД, обусловленное инфекцией. На последующих этапах инфекционного процесса количество пиридиннуклеотида в восприимчивом сорте возрастает, а в устойчивых разновидностях достигает величины здоровых листьев.

УСТОЙЧИВОСТЬ ПШЕНИЦЫ К РАЗЛИЧНЫМ ПАТОГЕННЫМ МИКРООРГАНИЗМАМ И СПОСОБЫ УПРАВЛЕНИЯ ЕЮ

Проблема иммунитета пшеницы к различным заболеваниям имеет большое практическое значение, так как от ее разрешения непосредственно зависит организация мероприятий по борьбе с болезнями, защите урожая, созданию форм сельскохозяйственных растений, устойчивых к болезням и вредителям.

О том ущербе, который наносят сельскому хозяйству болезни этой ценной культуры, говорилось выше. В этом разделе будут обсуждены внешние и внутренние факторы иммунитета и мероприятия, направленные на повышение устойчивости пшеницы к заболеваниям.

Практикой установлено, что пораженность пшеницы различными микроорганизмами тесно связана с условиями внешней среды, причем характер воздействия отдельных факторов и их комплекса зависит от сорта пшеницы и расы возбудителя (рис. 98). Факторы внешней среды влияют не только

на растение-хозяина, они активно воздействуют на начальный период роста паразита и в зависимости от этого на его вирулентность, а также на взаимоотношения между паразитом и растением.



Рис. 98. Срез через раскрытую пустулу *Puccinia triticina* (по Новиковой, 1957) Восприимчивый сорт Артемовка. Семена обработаны раствором цинка ($ZnSO_4$). Хорошо видна развитая членистая грибница с пустыми гидами. Увел. 1200

ВЛИЯНИЕ ФИЗИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

Опытами Гасснера и Штрайба (Gassner, Straib, 1934) было показано, что влияние температуры на поражаемость пшеницы ржавчиной колеблется в зависимости от физиологических рас гриба и сорта питающего растения. Подвергая зараженные бурой ржавчиной растения воздействию низкими температурами ($8-12^{\circ}$), они установили, что растения, весьма устойчивые при 20° , становились высоковосприимчивыми при $8-12^{\circ}$.

Температурные условия влияют на проявление реакции пшеницы к головне. В опытах Смита (Smith, 1932) посев пшеницы сорта ХОП в обычное время весной способствовал сохранению ее устойчивости к трем физиологическим расам *Tilletia triticae* и двум формам *Tilletia levis*. При посеве осенью она поражалась всеми пятью расами головни. По данным Ву (цит. по Родигину, 1964), растения пшеницы (X-1102) наиболее восприимчивы к стеблевой головне (*Uro-*

cystis tritici) при температуре 20° (26,1% пораженных растений), при 9—14° — количество пораженных растений составляло 10,8%.

Н. А. Наумова (1949, 1951), изучая поражаемость различных сортов яровой пшеницы бурой ржавчиной, нашла, что наряду с слабо поражаемыми группами сортов существует группа сортов пластичных.

Реакция этих растений на инфекцию существенно изменяется в зависимости от температурных условий, в которых выдерживались растения на ранних фазах развития. Н. А. Наумова установила, что растения, находившиеся в фазе кушения при температуре 8,7°, оказывались в фазе колошения значительно более устойчивыми к заражению бурой ржавчиной, чем растения, подвергавшиеся в фазе кушения воздействию температуры 13,1—16,9°. Весьма вероятно, что влияние температуры, к которой не приспособлена яровая пшеница в фазе кушения, искажает нормальный для этого растения обмен веществ; его способность противостоять внедрившемуся патогену значительно снижается. Снижение устойчивости под влиянием температурных условий, несвойственных растению, наблюдали также Диксон и Холберт (Dickson, Holbert, 1928), показавшие, что пшеница легче заражается грибом *Gibberella saubinetii* при повышенных температурах. Как показали опыты М. В. Горленко (1946), наиболее сильно пшеница поражается мучнистой росой в засушливые годы, причем озимая пшеница, подверженная инфекции в меньшей степени, служит одновременно источником заражения.

Согласно данным Е. М. Растегаевой (1960), особенно значительно на изменение внешних условий реагирует ржавчина. В предгорных и горных районах Узбекистана при наличии благоприятных температур и в дождливые годы наблюдалось сильное поражение пшеницы желтой ржавчиной (до 95%). В опытах Хосни (Hosni, 1960) по изучению влияния температур на поражение пшеницы стеблевой ржавчиной было установлено, что высокая температура (29—31°) до и после заражения обуславливала повышение восприимчивости пшеницы к расе 139 А.

Указания на тесную связь между температурой воздуха и продолжительностью развития уредостадии бурой ржавчины пшеницы имеются в работе К. М. Степанова (1940) и В. А. Кулешовой (1954). Бромфильд (Bromfield, 1961) наблюдал, насколько значительно температура может изменять реакцию определенных разновидностей пшеницы к стеблевой ржавчине. При 22° устойчивый тип реакции хорошо сохранялся во всех разновидностях. При 25° и выше обнаруживалась характерная чувствительность реакции (инфекционный тип 3+ или 4). Наличие определенной влажной атмосферы —

необходимое условие для прорастания спор многих паразитов и начальных стадий их роста.

По данным Е. М. Растегаевой (1960), наибольшее поражение пшеницы бурой ржавчиной в Ростовской области наблюдается в дождливые годы, а в Узбекистане — в зоне орошаемого земледелия. На Дальнем Востоке изменения в поражаемости пшеницы линейной ржавчиной тесно связаны с метеорологическими факторами (Чумаков, 1958). Интересные опыты проведены Фридрихсоном (1937). Изучая роль поливов в орошаемых хозяйствах Саратовской области, он обнаружил, что поражаемость пшеницы без поливов составляла 7,93%, а с двумя поливами — от 11,7 до 30,31%. Сабурова (цит. по Родигину, 1964) на основании физиологических исследований приходит к выводу, что изменение устойчивости пшеницы к бурой ржавчине под влиянием различного увлажнения почвы находится в определенной связи с изменениями количества белков в листьях. Повышенное содержание их при высокой влажности почвы соответствует большей поражаемости. Повышение содержания сахаров до известного порога при низкой влажности почвы тоже может способствовать большей восприимчивости растения к ржавчине.

Согласно данным Г. И. Левковской (1948), твердая головня поражает растения тем сильнее, чем ниже температура почвы и выше ее влажность. Больше страдают от этого возбудителя и от желтой ржавчины пшеницы озимые посевы, от пыльной головни и бурой ржавчины — яровые. Гассебраук (Hassebrauk, 1939) отмечал, что степень поражаемости пшеницы зависит от сортовых особенностей растений, от вирулентности расы возбудителя. На характер поражаемости растений в значительной степени влияют окружающие условия (свет, фаза развития, минеральное питание и др.).

Первые наблюдения за влиянием света на ржавчину принадлежат П. Нильсону (по Родигину, 1964). Автор установил, что интенсивное освещение усиливает поражение пшеницы ржавчиной. Этот факт отмечался многими исследователями, которые наблюдали полную невосприимчивость этиолированных растений к ржавчине. Согласно Мейнсу (Mains, 1917), срезанные листья, выдерживаемые в темноте, могут заразиться ржавчиной при условии дополнительного снабжения углеводами. Форвард (Forward, 1932) нашла, что в темноте даже в присутствии углеводов, пшеница почти не поражается стеблевой ржавчиной. Вместе с тем, прерывистое освещение стимулирует заражение даже в том случае, когда освещение настолько незначительно, что накопление углеводов существенно снижается. Это позволило автору прийти к выводу, что для развития ржавчины необходимы нестойкие промежуточные продукты ассимиляции CO_2 , образуемые на свету. Наблюдения над влиянием длины светового периода

на степень поражаемости растений имеются для стеблевой ржавчины пшеницы (Shukla, 1954), для твердой головни пшеницы (Griffith, Zscheile, Oswald, 1955).

У пшеницы, зараженной *Puccinia graminis*, инфекционный процесс, включая все стадии с момента прорастания и кончая развитием в ткани растения-хозяина, может быть разделен на две фазы в отношении влияния, которое на них оказывает температура и свет. Согласно Шарпу с сотрудниками (Sharp, Staley, Schmitt, Kingslover, 1957), прорастание и образование апрессории гриба успешно проходило при 60—75° F (15—23°) и освещении 300 св. После образования апрессории гриб лучше развивался при 85° F (28,4°) и освещении в 500 св. В опытах этих авторов большая поражаемость (в 10 раз) наблюдалась при повышенной влажности и температуре 85° F (29,4°) в течение 1 час по сравнению с развитием инфекции при более низкой температуре (60° F = 15,6°) в продолжение 10 час. Подобная закономерность установлена на основании материалов, полученных Капорали (Caporali, 1961). Автор показал, что слабое освещение в первые три дня после инокуляции грибом благоприятно для паразита, но по мере разрастания мицелия в тканях паразит становится все более связанным с фотосинтетической активностью хозяина.

Облигатные паразиты, для успешного развития которых необходимы активные метаболические процессы в клетках растения-хозяина, чаще поражают растения в период его активной жизнедеятельности. Это относится и к ржавчинным грибам (Stakman, Hart, 1936).

ВЛИЯНИЕ ФАЗЫ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

Неодинаковое поражение растений пшеницы различными заболеваниями в зависимости от фазы развития растения подчеркивается многими исследователями давно и доказано специальными опытами. М. В. Горленко (1939), изучая возрастную устойчивость пшеницы Тетчер к бурой ржавчине, наблюдал, что наиболее поражаем данный сорт в фазе кущения на II этапе органогенеза, устойчив во время колошения и на последующих этапах развития. Автор связывает это явление с изменением физиологических особенностей сорта Тетчер. Исследования В. П. Ниловой по влиянию возрастных особенностей обмена веществ листьев пшеницы на их восприимчивость к бурой ржавчине показали, что восприимчивость листьев 10-дневных проростков пшеницы снижается от вершины листа к основанию параллельно уменьшению активности каталазы, полифенолоксидазы, пероксидазы и изменению содержания основных пластических веществ.

В отношении поражаемости пшеницы этим же грибом В. С. Горя (1959) было установлено, что наибольшую устой-

чивость к бурой ржавчине сорта мягкой пшеницы проявляют в фазе выхода в трубку и колошения. Многие из этих сортов, сильно поражающиеся на начальных фазах развития растений, проявляют впоследствии высокую устойчивость. К подобному же выводу пришел Дуфф (Duff, 1954) при изучении возрастной устойчивости кенийских пшениц к стеблевой ржавчине. В условиях Ростовской области приуроченность поражения пшеницы бурой ржавчиной к определенной фазе развития растений тесно связана с количеством выпадающих осадков (Растегаева, 1961). Автору удалось показать, что чаще всего наибольшее поражение пшеницы этим грибом наблюдается в фазе колошения, причем при выпадении осадков до 50 мм количество пораженных растений составляет около 30%, а при более обильных осадках поражения настолько значительны, что отдельные растения гибнут от болезни.

По мнению Т. И. Федотовой (1958), одной из причин нарастания поражаемости в фазе колошения является резкое расхождение в уровне минерального питания, в частности, избыточное снабжение растений азотом по отношению к калию. Автор считает, что в эту фазу развития растений необходимы подкормки калием.

ВЛИЯНИЕ МИКРОУДОБРЕНИЙ

В литературе имеется достаточно данных, свидетельствующих о большом влиянии, оказываемом уровнем агротехники, удобрениями и другими факторами на поражаемость пшеницы различными заболеваниями.

Гасснер и Гассебраук (Gassner, Hassebrauk, 1931) в условиях вегетационных опытов показали, что отсутствие подкормок азотом во всех случаях приводит к возрастанию устойчивости. При увеличении дозы азота в питательном растворе восприимчивые сорта становятся более поражаемыми уже при небольших добавках. Из азотных соединений сильнее всего влияют на увеличение поражаемости аммонийные соли, затем азотные соединения кальция, натрия и калия (Страхов, 1938). Особенно наглядно это продемонстрировано в опытах Дейли (Daly, 1949).

Напротив, калий, вносимый в виде подкормки, в значительной степени способствовал повышению устойчивости. В опытах Гасснера и Гассебраука (1931) было показано, что добавка уже $\frac{1}{20}$ порции калийного удобрения в питательный раствор способствовала возрастанию устойчивости. Ниже приведены данные (количество пустош ржавчины на 50 участков по 25 м²), полученные Брюнингом (Brüning, 1954) при изучении влияния калийных удобрений на поражаемость пшеницы бурой ржавчиной.

НРК	НР
273	586
192	487
231	470
240	517
Итого: 936	2010

Подобные результаты получены Грюммером (Grümmer, 1955) при изучении поражаемости пшеницы другими видами ржавчины — желтой и стеблевой.

Внесенные удобрения могут существенно изменить характер реакции устойчивого растения на внедрение паразита. Н. А. Наумова (1939) отмечает, что иммунный к бурой ржавчине гибрид 062 на фоне азотного удобрения имел 31% некротических пятен, тогда как на неудобренном фоне — 6%, а по фону, где были внесены калийные удобрения, — доли процента.

В опытах Н. А. Наумовой (1951) указывалось, что эффективность вносимых удобрений зависит от специфики сорта. Например резкое возрастание устойчивости восприимчивых к бурой ржавчине пшениц Тулун 3А-31 и Лютесценс 62 наблюдается при нормальной дозировке калия, а у устойчивого сорта Гарнет сдвиги реакции в сторону большей устойчивости происходят лишь при внесении калия в тройной дозе.

По вопросу о значении питания пшеницы в сопротивляемости ее как факультативным, так и облигатным паразитам имеется обширная отечественная и зарубежная литература (Стефановский, 1934; Last, 1953; Цымбал, 1954; Карасева, 1955; Гулканян, Оганесян, Оганесян, 1956; Карасева, 1958; Егоров, 1959; Kovacs, 1963; Новикова, 1962, 1964).

Материалы, полученные этими исследователями, и все вышеизложенные, являются ярким доказательством тесной связи жизнедеятельности растения с условиями окружающей среды, влияющими, в частности, на их устойчивость к различным патогенным микроорганизмам.

В некоторых случаях существенное влияние на устойчивость растений оказывают их анатомо-физиологические особенности, роль которых проявляется главным образом на первой фазе заболевания растения при внедрении паразита внутрь растительной ткани. Однако известны случаи, когда анатомо-морфологические особенности могут воздействовать также и на скорость распространения инфекции внутри пораженного растения. Для ростовых трубок многих микроорганизмов кутикула не служит сколько-нибудь существенным препятствием. Так, возбудитель мучнистой росы пшеницы *Erysiphe graminis* легко проникает через кутикулярный слой; вместе с тем, свойственное некоторым разновидностям пшеницы утолщение оболочек эпидермальных клеток может оказаться непреодолимым барьером для внедряющихся гиф (Lupton,

1956). Н. И. Вавилов (1913, 1919, 1935) показал, что ни число устьиц на единицу поверхности, ни их линейная величина не связаны с устойчивостью пшеницы к ржавчине.

ЗНАЧЕНИЕ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА РАСТЕНИЙ

Много внимания уделяется вопросу о значении химического состава тканей растений для дальнейших этапов заболевания — распространения паразита по растению и образования им репродуктивных органов.

Аллен (Allen, 1954, 1959) пришел к выводу, что успешное развитие паразита определяется его способностью изменять обмен веществ растения. У устойчивого же хозяина изменения в обмене веществ, начавшиеся при заражении, прерываются на ранних фазах развития паразита, в результате чего рост паразита приостанавливается.

Известно, что интенсивность многих фотосинтетических процессов оказывает существенное воздействие на степень поражаемости растения-хозяина облигатными паразитами. Например, показано, что на результат заражения пшеницы мучнистой росой влияют не только условия освещения, но и содержание в среде углекислоты.

Вопрос о роли азотного обмена в устойчивости растений к облигатным паразитам изучен еще недостаточно.

Известно, что развитие облигатного паразита на восприимчивом хозяине, по крайней мере на первых фазах заболевания, почти не оказывает повреждающего воздействия на растительные клетки. Реакция «сверхчувствительности», свойственная тканям устойчивых растений и выражающаяся в быстром отмирании пораженных клеток вместе с проникшими в них гаусториями гриба, например, для *Erysiphe graminis* (Cherewick, 1944), может определяться отсутствием специфических белков, способных парализовать действие токсических веществ паразита. В данном случае «сверхчувствительность» рассматривается как свойство, обусловленное скорее всего отсутствием специфических веществ, т. е. своего рода «дефектностью» тканей.

С этой точкой зрения совпадают взгляды многих исследователей, которые изучали роль азотистого обмена в устойчивости злаков к ржавчине. Иммунитет к ржавчине обусловлен высоким содержанием в тканях злаков аммиака и мочевины — продуктов метаболизма, являющихся токсическими как для гриба, так и для клеток растения-хозяина. На связь, существующую между устойчивостью растения к облигатным паразитам и особенностью его белков, указывают данные Баррета и Мак Лафлина (Barrett, Mc Laughlin, 1954) и Зиберта (Siebert, 1961).

Большое внимание исследователей привлекают антибиотические свойства растений, обусловленные содержащимися в них веществами, токсичными для микроорганизмов. Согласно экспериментальным данным Ньютон и Андерсона (Newton, Anderson, 1929), сок растений пшеницы, устойчивой к ржавчине, не подавляет прорастание спор возбудителя, но вместе с тем тормозит развитие ростовых трубок. В результате этого заражения спорами, прораставшими на соке устойчивых растений, удается плохо. Сок восприимчивых растений не оказывал подобного действия. Аналогичные результаты были получены Изекиелем (Izekiel, 1930). Сильверманом (Silverman, 1960) был выделен токсин из растений, пораженных *Puccinia graminis* и выращиваемых при температуре выше 32,2°. При инфильтрации под вакуумом токсин не вызывал хлороза листьев у растений восприимчивого сорта Литтл Клуб и вызывал хлороз у растений сорта Маркиз, выращенных при 21,1°. Выделенный токсин оказался водорастворимым, жароустойчивым и при хранении в течение четырех месяцев при 10° не терял токсичности.

Среди содержащихся в растительных организмах веществ, токсичных для микроорганизмов, большое значение имеют различные фенольные соединения. Общая теория действия фенолов и их роли в иммунитете растений была выдвинута еще в конце прошлого столетия А. Н. Бахом. Дальнейшее развитие в теоретическом и экспериментальном плане идеи А. Н. Баха получили в работах А. И. Опарина, Б. А. Рубина и их учеников. Являясь активным участником процесса дыхания, фенолы выполняют важную защитную функцию.

Ньютон и Андерсон (Newton, Anderson, 1929; Anderson, 1934) обнаружили, что устойчивость пшеницы к *Puccinia triticina* коррелирует с содержанием в листьях веществ фенольного типа. При этом выяснилось, что физиологическая активность различных представителей группы так называемых дубильных веществ весьма неодинакова.

Н. П. Каргополова (1935, 1937), изучая значение фенолов для устойчивости пшеницы к ржавчине, также пришла к выводу о большом значении качественного состава содержащихся в растении фенолов. Наибольшей токсичностью обладают фенолы с пара- и орторасположением гидроксильных групп (пирокактин, гидрохинон), тогда как метасоединения неактивны.

Отличия в физиологическом действии отдельных групп фенольных производных обусловлены, по мнению автора, способностью этих веществ к окислению. Согласно гипотезе Н. П. Каргополовой, физиологическая роль дубильных веществ сводится к усилению протекающих в клетке окислительных процессов благодаря усиленному вовлечению в обмен кислорода.

При изучении устойчивости озимой пшеницы к черному

бактериозу (*Bacterium translucens* var. *undulosum*) М. В. Горленко (1938, 1939) обнаружил зависимость между этим свойством и пигментацией колосьев. Н. В. Новотельновым и М. Т. Головкиной (1956) в зернах пшеницы обнаружены пигменты, относящиеся к флавоновым глюкозидам. При набухании зерен хорошо растворимые в воде желтые пигменты вымываются и создают вокруг зерна бактерицидную зону. Вымывание глюкозидов делает также возможным прорастание зерна. Таким образом, высокие концентрации антибиотических веществ являются в данном случае важным приспособительным фактором, обеспечивающим как состояние покоя, так и защиту проростков от поражения микроорганизмами.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ИММУНИТЕТ

Большое значение для растениеводства имеет иммунитет естественный, зависящий от наследственных свойств растений, изменяющийся в ходе развития растений и под влиянием окружающих условий. Естественный иммунитет против паразитических организмов, специализированных в отношении определенных растений, зависит в основном от способности растения определенным образом реагировать на контакт с возбудителем инфекции, развивать активные защитные реакции. Реакции эти в большинстве случаев возникают после проникновения паразита в клетки и обуславливают так называемую устойчивость к распространению паразита. Результатом реакции сопротивления в зависимости от ее интенсивности является либо замедление распространения инфекции, либо ее локализация, либо гибель микроорганизмов и выздоровление растения. Как было показано в разделе по биохимии и физиологии больного растения, в ходе заболевания обмен веществ растения существенно изменяется, причем характер этих изменений теснейшим образом связан со степенью устойчивости растения. У неустойчивых форм изменения обмена веществ, вызванные заражением, как бы способствуют развитию инфекции, тогда как у иммунных форм смещения в обмене направлены на подавление инфекционного начала.

На протяжении десятилетий в литературе по биохимии и физиологии иммунитета растений широко представлена точка зрения, согласно которой окислительные процессы играют положительную роль в борьбе растения с инфекцией. Основоположником учения о защитной роли окислительных процессов и в первую очередь процессов дыхательного газообмена является академик А. Н. Бах.

В результате исследований, осуществляемых коллективом сотрудников под руководством Б. А. Рубина и Е. В. Арциховской, создана общая биохимическая теория иммунитета, в

которой нашли полное подтверждение и получили дальнейшее развитие идеи, выдвинутые впервые А. Бахом.

Основные положения этой теории в ее современном состоянии могут быть кратко сформулированы следующим образом. Явления иммунитета представляют собой во всех случаях результат ответной реакции на воздействие чужеродного организма. Эта реакция может развиваться как в филогенезе, благодаря созданию признаков, затрудняющих заражение, так и в онтогенезе, путем непосредственного воздействия на возбудителя инфекции. В основе исследуемых процессов заложены качественные сдвиги в обмене веществ растения-хозяина, вызванные патогенным микроорганизмом. Прежде всего нарушается нормальный ход процессов окислительного метаболизма. Характер возникающих при этом изменений зависит от многих условий, в том числе от устойчивости растения, типа питания возбудителя инфекции, специфических особенностей окислительной системы обоих партнеров и т. д. При этом большое значение имеют гетерогенность и пластичность, свойственные окислительной системе.

Одним из выражений гетерогенности окислительного аппарата растений является различная чувствительность отдельных компонентов этого комплекса к действию патогенных микроорганизмов и продуктов их жизнедеятельности. Вызываемые инфекцией сдвиги в общей интенсивности дыхания заключаются, в частности, в усилении действия одних групп катализаторов и ослаблении активности, а в ряде случаев и полной инактивации других ферментов. Как правило, у иммунных форм растений активируются те ферменты дыхания, которые устойчивы к продуктам жизнедеятельности. Это и определяет у иммунных форм растений способность не только сохранять уровень дыхательной активности, свойственный здоровой ткани, но в подавляющем большинстве случаев активировать ее, причем весьма значительно.

Результат глубоких изменений метаболизма высшего растения — образование и накопление продуктов искаженного обмена. Этим самым создается материальная основа для возникновения на пути инфекции барьеров химической природы. Универсальной в этом отношении должна быть признана система полифенолы — полифенолоксидаза.

В процессе окисления фенолов образуются метаболиты, которые обладают высокой и притом разнообразной физиологической активностью. Так, среди них имеются ингибиторы дегидрогеназ тканей хозяина и паразита, причем и в этом случае весьма четко проявляется принцип разнокачественности ферментов данной группы. Едва ли не наиболее важной стороной физиологической активности окисленных фенолов представляется функционирование их как агентов, разобщающих дыхание и фосфорилирование. Тем самым нарушаются

процессы продуктивного использования энергии дыхания. Ткани растения-хозяина, содержащие значительные количества физиологически активных дериватов фенолов, представляют своего рода барьер, препятствующий распространению возбудителя инфекции.

Механизм образования химического барьера другого типа на основе измененного дыхания состоит в накоплении аммиака в зараженной ткани. Совокупным функционированием описанных механизмов и обусловлено образование некрозов, занимающих, как отмечалось выше, весьма важное место в системе защитных реакций растения.

У иммунных форм растений инфекция индуцирует образование не только специфических ферментных белков, но и новообразование клеточных структур — митохондрий, а также рибосом. Следовательно, активирование дыхания, наблюдающееся в инфицированной клетке иммунного растения, — результат усиления деятельности митохондрий, а также новообразования этих центров энергетической активности протоплазмы.

Исходя из данных современной биохимии и физиологии можно утверждать, что возникающая в инфицированной клетке сложная цепь изменений в деятельности ферментов обусловлена одновременным влиянием на все важнейшие центры метаболической активности клетки.

Воздействие распространяется на механизмы:

а) ядерного аппарата, программирующего природу синтезируемых клеткой аминокислот; б) рибосом, осуществляющих синтез специфических белков; и в) митохондрий, доставляющих для этих синтезов энергию. Несомненно важная роль должна принадлежать также каталитическим системам, сосредоточенным в цитоплазме. Конечный этап взаимодействия партнеров в системе растение-хозяин — паразит определяется соотношением между названными видами. Воздействия. Большая роль при этом должна быть отведена общим физико-химическим свойствам протопласта, причема особого внимания заслуживает способность последнего и его структурных компонентов к обратимому связыванию и высвобождению ферментов. Работами А. И. Опарина установлено, что указанным процессам принадлежит исключительно важная роль в регулировании всей совокупности осуществляющихся в клетке процессов ферментативного катализа.

Таким образом, иммунитет не является частным признаком растительного организма. Способность определенным образом реагировать на внедрение патогена — выражение защитных свойств всего протопласта клетки, органа и организма в целом. Он представляет собой в высшей степени сложную, гетерогенную и, вместе с тем, функционально единую систему.

Таково в кратких чертах современное состояние идей, лежащих в основе теории, разрабатываемой В. А. Рубиным с сотрудниками. Данные, полученные в исследованиях по проблеме иммунитета пшеницы, полностью согласуются с изложенными выше положениями. Универсальная реакция растения на инфекцию, заключающаяся в активировании дыхательного газообмена, наблюдается при поражении пшеницы как факультативными, так и облигатными паразитами.

Так, Аллен и Годдард (1938), изучая дыхание пшеницы, пораженной мучнистой росой, отмечают, что возбудитель проникает в клетки эпидермиса, не нанося явного вреда этим клеткам. Угнетение больных растений зависит, по мнению этих авторов, от ненормально высокой интенсивности дыхания, нарушающей обычный баланс образования и расходования дыхательного субстрата. Появление симптомов болезни, начинающееся во время дыхательного максимума, зависит от голодания растения. В. П. Нилова и В. Д. Свойская (1948) обнаружили, что устойчивость пшеницы к ржавчине находится в обратной зависимости от тирозиназной активности тканей и положительно коррелирует с пероксидазной активностью. Подобная закономерность наблюдалась и в опытах В. Ф. Пересыпкина и В. Д. Гоцуляка (1961) с пшеницей, зараженной бурой ржавчиной. Происходят существенные изменения в активности каталазы (Le Tourneau, 1955), аскорбиноксидазы (Farkas, Kiraly, 1955) и других ферментов. Примечательно то, что в сортах, отличающихся по устойчивости, в защитных реакциях против внедрившегося паразита участвуют различные дыхательные системы. В многочисленных опытах, проведенных с дыхательными ингибиторами избирательного действия и с меченой глюкозой, обнаружено значительное возрастание доли апотомического пути окисления в общем дыхании пшеницы, пораженной мучнистой росой и ржавчиной. Материалы, полученные Дейли, Сейре, Шоу и Самборским, Люстинек и Покорка (Luštinec, Pokorka, 1962) наглядно показали, что по мере развития больных листьев в их дыхании приобретает все большее значение пентозофосфатный цикл. Параллельно наблюдается снижение активности гликолиза.

В тесной связи с изменениями дыхания под влиянием заражения находятся изменения в энергетическом обмене растений. Согласно Дюфренуа (Dufrenoy, Humphrey, 1944; Dufrenoy, 1945), в тканях пшеницы, пораженной ржавчиной, наблюдается разрушение соединений, содержащих макроэргические фосфатные связи (АТФ, нуклеотида).

Как уже упоминалось выше, при поражении пшеницы мучнистой росой исчезает пастеровский эффект (Sempio, 1946, 1950): под действием токсина возникает разобщение дыхания и сопряженного с ним в нормальных условиях фос-

форилирования. Согласно современным представлениям, одним из факторов, регулирующих скорость дыхания клетки, служит содержание в ней акцепторов неорганического фосфата (АДФ) на этапе окислительного фосфорилирования (Simon, 1953; Slater, Levis, 1954; Слейтер, Хюльсман, 1962). В процессе дыхания в нормальных условиях происходит непрерывное запасывание энергии в макроэргических соединениях типа АТФ. Под влиянием 2, 4-динитрофенола повышается активность ферментов, расщепляющих АТФ, что приводит к накоплению большого количества аденозиндифосфата. Образующийся АДФ, в свою очередь, стимулирует дыхание ткани.

В литературе имеются многочисленные данные, свидетельствующие о том, что при поражении растений пшеницы ржавчинными грибами происходит активное накопление фосфора. Нарастание содержания фосфора приводит к активированию фосфорилирующих ферментов промежуточного углеводного обмена. При этом значительно возрастает потребление углеводов и соответственно активизируется дыхание. На основании опытов по подавлению дыхания листьев пшеницы специфическим ингибитором окислительного фосфорилирования — 2, 4-ДНФ — Фаркаш и Кирай (Farkas, Kiraly, 1956) пришли к выводу, что заражение пшеницы мучнистой росой приводит к разобщению дыхания и фосфорилирования. Этими данными подтверждается теория Аллена о разобщающем действии токсинов ряда патогенных микроорганизмов.

СПОСОБЫ ПОВЫШЕНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ К РАЗЛИЧНЫМ МИКРООРГАНИЗМАМ И НЕКОТОРЫЕ МЕТОДЫ ДИАГНОСТИКИ ЗАБОЛЕВАНИЯ

Все исследования, проводимые по физиологии и биохимии пшеницы, пораженной различными заболеваниями, направлены на выяснение природы защитных реакций, приводящих к невосприимчивости или выживанию больного растения. Как уже указывалось выше, иммунитет тесно связан не только с внутренними, но и внешними условиями существования организма. Знание физических и химических факторов внешней среды, активно воздействующих на сопротивляемость высшего растения к поражению микроорганизмами, может служить одним из средств управления иммунитетом и направленного оздоровления растений.

Защита растений — важное условие интенсификации сельского хозяйства. Еще в 1918 г. при Народном Комиссариате земледелия РСФСР был организован специальный отдел, задачей которого явилось развитие научных исследований по защите растений, в частности пшеницы, — основной хлебной

культуры. К работе были привлечены виднейшие ученые. Один из ведущих микологов А. А. Ячевский рассматривал вопрос о мерах борьбы с болезнями растений как вопрос первостепенной государственной важности. По его мнению, важно не столько помешать развитию паразита, сколько дать растению-хозяину возможность продолжать свою жизнедеятельность в присутствии паразита. В особенности остро вопрос о защите пшеницы от вредителей и болезней встал в связи с продвижением этой культуры на север и восток.

Из различных методов борьбы с вредителями, сорняками и болезнями в первую очередь уделяется внимание самому простому — агротехническому. Неразрывны с агротехническим методом и вопросы выведения устойчивых к болезням и вредителям сортов сельскохозяйственных растений.

Сельское хозяйство в северных районах Казахстана в степных районах Западной Сибири несет большие потери от вредных организмов. В годы массового размножения вредителей и развития болезней создается угроза больших потерь урожая. В числе главных заболеваний пшеницы — корневые гнили, головня и в отдельные годы ржавчина. Широкое распространение болезней — результат не только длительного бессменного возделывания пшеницы без научно обоснованной системы земледелия, но и следствие допускающихся нарушений элементарных агротехнических приемов.

Корневые гнили, вызываемые преимущественно грибом гельминтоспориумом, стали основным заболеванием яровой пшеницы, снижающим урожай зерна ежегодно на 8—20%, в зависимости от агроклиматических условий. Для защиты пшеницы от корневых гнилей в первую очередь следует использовать для посева высококачественные и протравленные семена. Лучшими сроками сева в засушливых целинных районах должны быть средние и оптимально поздние (16—25 мая).

Головневые заболевания повсеместно распространены в этой зоне. В борьбе с наружными видами головни хороший эффект дает химическое протравливание зерна, в частности, при помощи увлажненного способа с прилипателями. Это защищает растение пшеницы и от других заболеваний; подобная обработка в определенной степени стимулирует развитие растений, в особенности на начальных фазах роста.

Поражение яровой пшеницы стеблевой ржавчиной в большей части зоны причиняет существенный ущерб лишь в отдельные годы. Основной метод снижения вредоносности ржавчины — выведение и внедрение в производство устойчивых сортов. В условиях преимущественно зернового хозяйства безусловно самым рентабельным путем разрешения проблемы защиты растений нужно считать испытание комплексно устойчивых сортов.

Однако наряду с этим для борьбы с различными заболеваниями пшеницы, вызываемыми как факультативными, так и облигатными паразитами, широко используются различные химические препараты.

Как показали опыты З. И. Бурхардт (1954), поражаемость ветвистой пшеницы снежной плесенью (*Septoria nodorum*) заметно снижается после протравливания семян гранозаном и опыливания посевов хлорокисью меди. В борьбе с черным бактериозом применяется мокрое протравливание семян формалином, причем это не влияет на всхожесть семян пшеницы (Горленко, 1939). Широко распространено применение гранозана в борьбе со склеротинией озимых (Шалавин, 1960). Все больше внедряются в сельскохозяйственную практику различные серные и сульфонамидные препараты, оказывающие эффективное воздействие не только на снижение поражаемости пшеницы, но и на улучшение качества зерна и урожай (Горленко, 1944; Livingston, 1953; Crowry, Ellias, Rudd-Jones, 1958 Лу Фань и др., 1960; Miladinovic, Spasic, 1960).

В последнее время, наряду с гексахлораном, в борьбе с головней и ржавчиной пшеницы (Сторчевой, 1961; Полишук, 1959) широко применяются различные антибиотики. Ван Асше (Van Assche, 1957) предложил новый способ обеззараживания семян пшеницы от внутренних инфекций пыльной головни при помощи обработки их гумулоном или лупулоном, растворенными в гексане. Растворы нистатина или актиномицина также оказались эффективными против пыльной головни пшеницы. Дэвис с сотрудниками (Davis, Chaiet, Rothrock, 1960) выделили антибиотик Р-9 из *Streptomyces* sp., ингибировавший развитие бурой и стеблевой ржавчины и мучнистой росы пшеницы. Препарат быстро действовал, хорошо сохранялся, не вызывал фитотоксического эффекта и по активности воздействия на бурую ржавчину пшеницы превышал в 30 раз актидион.

В литературе имеется много данных, свидетельствующих о благоприятном влиянии некоторых микроэлементов на устойчивость пшеницы к поражению различными микроорганизмами (Исмаилов, 1954, 1955; Растегаева, 1955; Страхов, 1952; Ладиженська, 1959; Зубко, 1961). В опытах Т. Д. Страхова (1952) было показано, что эффективность микроудобрений особенно возрастает, если их вносить подряд 2—3 года. Согласно данным Ладиженской (1959), внесение микроудобрений совместно с гранулированным суперфосфатом не только значительно повышает устойчивость пшеницы к бурой ржавчине, но и вызывает прибавку урожая на 6—11 ц в зависимости от вида удобрения. Особенно эффективен в борьбе с мучнистой росой пшеницы марганец, иногда снижающий пораженность этим грибом в 2—4 раза (Зубко,

1961). В некоторых случаях эффективным средством против мучнистой росы оказывается литий. В опытах Смита (Smith, 1950) обработка растений 0,8%-ным раствором хлористого лития способствовала снижению пораженности листа от 11 до 1%.

В последнее время получает распространение солнечный обогрев семян для их обеззараживания, например, от спор головни (Горленко, 1955; Кожевникова, 1953; Клещевич, Зарецкая, 1960).

В результате многолетних исследований сотрудниками Всесоюзного института защиты растений была разработана и принята на практике химическая иммунизация растений. Основные положения этой теории заключаются в следующем. Химические соединения проникают в растения и изменяют его устойчивость к заболеваниям не только в год применения, но и в последующих поколениях. Это и называется химической иммунизацией растений и является дальнейшим развитием хемотерапии. Различают хемотерапию растений местного и системного действия. В первом случае хемотерапевтическое вещество применяется в месте инфекции или поражения. Системным оно является тогда, когда хемотерапевтическое вещество применяется в других местах растения и переносится к месту инфекции. В тех случаях, когда применение хемотерапевтических веществ имеет целью защищать растение от инфекции не только в данном году, но и в последующих поколениях, необходимо употреблять химические иммунизаторы растений. К ним относятся соединения, которые помимо начального токсического действия на гриб могут ассимилироваться растением и оказывать влияние на его обмен веществ. Благодаря этому повышается устойчивость к паразиту как в год применения, так и в последующих поколениях. При этом стимулируется рост и развитие растений, а вследствие этого повышается урожай.

Одними из самых вредоносных для пшеницы являются головневые и ржавчинные грибы. Для борьбы с твердой головней пшеницы широко применялись формалин, гранозан (НИУИФ-2). В результате опытов, проведенных И. М. Поляковым и К. Я. Калашниковым (1951), выяснилось, что обрабатывать ими следует физиологически созревшие семена. Однако применение препарата НИУИФ-2 весьма ограничено из-за действия его только в сухом виде. Не менее вредоносна и пыльная головня пшеницы. Применение новых методов борьбы с этим заболеванием пшеницы в основном связано с обработкой семенного материала. Сушка семян, обработанных роданом в течение 1 час при 150°, повышает устойчивость растений как к пыльной головне, так и к ржавчине. И. М. Поляковым с сотрудниками (Поляков, Любошиц, Клапцова, 1960) были получены следующие результаты.

Поражено растени в %

Вариант	пыльной головней	ржавчиной
Контроль	0,75	28,0
Обработка роданом и просушивание при 150°	0,04	9,0

Широкое применение получили и другие препараты — тетраметилтиурамдисульфид (ТМТД) и гексахлорбензол (Поляков, 1963). Одним из главных факторов, определяющих фунгицидоустойчивость грибов, является физиологическое состояние растения-хозяина, в котором аккумулировались условия среды в предшествующем онтогенезе. Регулируя физиологическое состояние зерна условиями возделывания культуры, можно изменять степень пораженности посевов твердой головней и сдерживать нарастание устойчивости паразита к протравителям. И. М. Поляков с сотрудниками показали, что поражение пшеницы головневыми грибами можно снизить благодаря замене применяемых протравителей резервными, которые должны быть иного способа действия. Поэтому возникает задача оценивать новые протравители на токсичность к устойчивым формам гриба (в отношении географических популяций).

В некоторых случаях в борьбе с головневыми заболеваниями используются различные комплексные препараты. В частности, в условиях Нечерноземной зоны особенно эффективна предпосевная обработка семян комбинированными препаратами. В этом отношении перспективны меркуран, ТМТД в смеси с гептахлораном (Поляков, 1967).

В задачи, поставленные перед химической промышленностью, входит разработка новых препаратов, в том числе и полимерных, которые нашли бы применение в защите растений. Ученые, разрабатывающие способы борьбы с различными заболеваниями растений, пришли к выводу, что к растворам, эмульсиям, суспензиям ядохимикатов необходимо добавлять ингредиенты, способствующие их закреплению на семенах и листьях растений. Для этой цели ранее предлагался желатин, агар, казеин и другие вещества. Но ни одно из них не нашло применения на практике или вследствие экономической нерентабельности, или слабого технического эффекта. В результате опытов, проведенных И. М. Поляковым с сотрудниками (Поляков, Андреев, Хотянович, 1960), выбор пал на поливинилацетатную эмульсию (ПВА) и лесохимическую перегонную смолу (ЛС). В опытах использовалась 4%-ная суспензия протравителя (от веса семян). После просыхания на семенах образовывалась пористая пленка ПВА и ЛС, включающая заданный ядохимикат. Кроме семян обработке подвергались и листья. Авторы пришли к выводу, что некоторые полимерные

соединения пригодны для изготовления камер или мешков, в которых можно дезинфицировать зерно против пыльной головни (в анаэробных условиях). Сущность анаэробного способа состоит в следующем. Семена пшеницы замачивают при 22° в течение 4 час, а затем переносят в закрытое помещение на 96 час (в условия анаэробноза). Наряду с мешками из синтетических пленок пользуются также, например, в Канаде, специальными контейнерами с откачкой. Кроме анаэробного метода в борьбе с пыльной головней пшеницы эффективен и термический. Активная сушка семян, как правило, не способствует развитию пыльной головни пшеницы.

От физиологической зрелости зерна зависит эффект применения родана (25%-ный парародананилин). Например, сорт III Гордеиформе, культивируемый на целине, при обработке роданом, как правило, не поражается пыльной головней, чего нельзя сказать про Цезиум — сорт более скороспелый и потому обеспечивающий ускоренное физиологическое состояние семян (Поляков, 1960). Дело в том, что в физиологически зрелых семенах возбудитель частично находится в форме микросклероциев, устойчивой к различным видам направленного воздействия.

В борьбе с пузырчатой головней зерновых, и в частности пшеницы, почву обрабатывают нитрафеном, который уничтожает перезимовавшие хламидоспоры пузырчатой головни; одновременно осуществляется борьба с сорняками.

Большой ущерб сельскому хозяйству приносит поражение пшеницы ржавчинными грибами. Опрыскивания озимой пшеницы 0,5%-ным раствором селинона (производное динитро-ортокрезола) в период всходов (под зиму) и ранней весной значительно снижает пораженность последней бурой листовой ржавчиной. При летних опрыскиваниях озимой пшеницы 0,5%-ный селинон также токсичен для возбудителя бурой ржавчины (Поляков, Шумакова, 1951).

Препарат № 158 (производное сульфаминовой кислоты) помимо токсичности в отношении различных видов ржавчины обладает повышенной продолжительностью действия. Его действие сравнивалось с действием родана. Как выяснилось (Поляков, 1958), эффективность обоих препаратов зависит от сорта пшеницы. Это следует иметь в виду для дальнейшего дифференцирования концентрации растворов фунгицидов при применении их в борьбе с ржавчиной пшеницы.

Расширение сферы применения химических средств борьбы с вредителями и болезнями сельскохозяйственных растений обусловливает необходимость изучения изменений химизма защищаемого растения. Работами И. М. Полякова и В. П. Ниловой (1964) установлено, что препарат родана, применяемый в качестве фунгицида на зерновых культурах, может существенно изменить обмен веществ у растений и, в частности, бел-

ковый обмен, обычно более консервативный, чем углеводный. Было выяснено, что воздействие родана сказывается не только на химизме семян первого поколения, но и на последующих репродукциях в течение 2—3 лет. В семенах пшеницы, обработанных роданом, значительно возросло количество общего фосфора и некоторых его форм, а именно органического кислоторастворимого, лабильного и особенно нуклеинового. Следствием высокого содержания РНК является и более высокое отношение $\frac{\text{РНК}}{\text{ДНК}}$ в семенах, обработанных роданом. Параллельно увеличению синтеза рибонуклеиновых кислот наблюдается и возрастание количества азотистых соединений.

При использовании химического метода борьбы с болезнями сельскохозяйственных растений не меньший интерес представляет выяснение условий формирования фунгицидоустойчивости у паразитарных грибов.

Речь идет прежде всего о естественных условиях их обитания на растении-хозяине. В этой серии опытов в качестве фунгицидов И. М. Поляков и В. Н. Менде (1965) использовали фигон, каптан, препарат 158 и коллоидную серу. При систематическом применении фунгицидов у грибов-возбудителей стеблевой ржавчины пшеницы и ржи происходят адаптивные изменения, приводящие к формированию фунгицидоустойчивых форм гриба. В этой связи следует привести слова известного миколога А. А. Ячевского, обращавшего внимание исследователей на следующее явление: «...легко может статься, что, если в первое время путем внекорневого питания удастся приостановить их развитие, то лишь временно, и впоследствии эти же паразиты привыкнут к частичным изменениям состава субстрата». Как показали И. М. Поляков и В. Н. Менде (1965); степень приобретенной фунгицидоустойчивости возбудителей ржавчины хлебных злаков находится в прямой зависимости от длительности применения фунгицидов. При этом фунгицидоустойчивые формы гриба отличаются от исходной формы более высокой вирулентностью.

При химической иммунизации препараты повышают болезнеустойчивость растения. Для получения необходимого эффекта вместо нескольких обработок за один сезон можно применять одну за два-три сезона.

Следует подчеркнуть, что метод выведения устойчивых сортов остается до сих пор одним из самых надежных в борьбе с болезнями и вредителями сельскохозяйственных растений. Важно подчеркнуть, что как у нас в стране, так и в других странах, в частности в США и Канаде, организованы работы по созданию сортов, обладающих групповой устойчивостью к ряду возбудителей болезней. К районированию допускаются только сорта, которые наряду с прочими высокими хозяйственными признаками обладают групповой устойчивостью.

В нашей стране в этой области успешно работают Л. А. Жданов, П. П. Лукьяненко, В. С. Пустовойт. Такой сорт пшеницы, как Безостая 1, выведенный П. П. Лукьяненко, получил высокую оценку по устойчивости к бурой, стеблевой и желтой ржавчине. Всесоюзный институт защиты растений совместно со Всесоюзным институтом растениеводства рекомендовал за последние годы в качестве исходного материала для селекции 300 форм пшеницы, устойчивых к возбудителям бурой ржавчины, около 70 форм, устойчивых к стеблевой, и 30 — к желтой ржавчине и головне.

Успешной борьбе с различными патогенными микроорганизмами, поражающими культурные растения, способствует своевременное диагностирование заболеваний. Всесоюзным институтом защиты растений разработаны ускоренные методы, диагностики заболеваний, позволяющие в десятки раз сократить время при оценке селекционного материала на устойчивость. Испытание спектрофотометрического метода диагностики пшениц к ржавчине и головне, хлопчатника к вилту, картофеля к фитофторе дали положительные результаты.

Все рассмотренные выше материалы, касающиеся биохимических и физиологических особенностей пшеницы, пораженной различными патогенными микроорганизмами, свидетельствуют о том, что инфицированная ткань — результат внедрения паразита в растение-хозяин — является своеобразной биологической системой. «Качество» ее определяется несколькими факторами. Как свидетельствуют вышеизложенные данные, характер этой системы зависит не только от начальных свойств партнеров, но и от тех перестроек в обмене веществ, которые возникают под влиянием внедрившегося патогена. При этом на примере заболеваний пшеницы было показано, что различие между здоровой и больной тканью, а также между иммунными и восприимчивыми формами касается не только количественных изменений (например, в дыхании или в активности отдельных ферментных систем). Согласно биохимической теории иммунитета, разработанной Б. А. Рубиным и его школой и широко поддерживаемой как отечественными, так и зарубежными учеными, активная сопротивляемость растения-хозяина внедрившемуся патогену тесно сопряжена с глубокими качественными сдвигами не только в завершающих реакциях биологического окисления. При этом наблюдаются существенные сдвиги и в начальных путях дыхания, и в дальнейших реакциях, связанных с превращениями конечных продуктов гликолиза и гексозомонофосфатного цикла. Эти закономерности, установленные на многих растениях, были подтверждены и при исследовании пшеницы, зараженной как факультативными, так и облигатными паразитами.

В настоящей главе были подробно освещены не только вопросы биохимии и физиологии больной пшеницы. Наряду

с раскрытием внутренних причин устойчивости пшеницы к различным вредоносным организмам, были изложены литературные данные о факторах, воздействующих на эту устойчивость. Речь идет не только о генетических причинах устойчивости, но и о фенотипических условиях, обеспечивающих неодинаковую восприимчивость пшеницы к различным патогенам.

Как можно видеть, наибольшие надежды возлагаются на выведение новых сортов пшениц, устойчивых к поражению. К сожалению, иммунность, присущая многим сортам пшеницы вначале, полностью теряется через 4—5 лет. Тем насущнее становятся задачи, стоящие перед селекционерами и генетиками. Необходимо создавать новые линии и сорта растений на основе подбора форм для гибридизации, учета специализации паразита, выводить новые сорта пшеницы, обладающие групповым или комплексным иммунитетом.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев Л. Н. Бюлл. Гл. бот. сада, 1958, 31; Автореф. канд. дисс. 1958. Бурхардт З. И. Тр. ВИЗР, 1954, 5. Вавилов Н. И. Тр. селекц. станции при Моск. с.-х. ин-те, 1913, 1; Изв. Петровск. с.-х. акад. 1919, 1; Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям. М.—Л., Сельхозиздат, 1935; Изв. АН СССР, сер. биол. 1961, 1. Гврितिшвили С. П. Тр. Ин-та защиты растений АН Груз. ССР, 1950, 7. Горленко М. В. ДАН СССР, нов. сер. 1938, 18, 2; Ржавчина хлебов. Воронежск. обл. книжн. изд-во, 1938; В кн.: «Опыт научно-исследовательской работы молодых ученых по защите растений». М., 1939; Докл. ВАСХНИЛ, 1939, 19; В сб.: «Защита растений», 1939, 19; Совхозное производство, 1944, 3; Докл. ВАСХНИЛ, 1946, 9/10; Природа, 1955, 11; Защита растений от вредителей и болезней, 1960, № 9. Горя В. С. Докл. ВАСХНИЛ. 1959, 5. Гречушников А. И. ДАН СССР, 1936, 2, 8. Гулканян В. О., Оганесян С. Г., Оганесян А. А. Изв. АН Арм. ССР, 1956, 9, 6. Дорохова Н. А. Тр. Ин-та физиол. раст. им. Тимирязева, 1940, 3, 1. Евтушенко Г. А. В сб. «Материалы I координационного совещания микологов республик Средней Азии и Казахстана». Фрунзе, 1960. Егорова Г. А. Тр. ВИЗР, 1958, 13. Жуковский П. М. Вестн. с.-х. науки, 1960, 12. Зубко И. Я. В кн.: «Роль микроэлементов в сельском хозяйстве», Изд-во МГУ, 1961. Исмаилов Х. А. Докл. АН Азерб. ССР, 1954, 10, 7; Тр. Ин-та земледелия Азерб. ССР, 1955, 3. Карасева Е. Ф. Тр. ВИЗР, 1958, 13; В сб. «Внекорневая подкормка сельскохозяйственных растений», 1955. М., Сельхозгиз. Каргополова Н. Н. В сб. «Итоги научно-исследовательских работ ВИЗР», 1935, 1936; Тр. по прикл. бот. ген. и селекции, 1937, сер. 2, 11. Клещевич Н. Ф., Зарецкая А. Д. Защита растений от вредителей и болезней, 1960, 9. Кокни А. Я. В кн.: «Ржавчина зерновых культур». Работы I Всесоюз. совещания по борьбе с ржавчинами зерновых культур, 1939; Тр. Карело-Финского ун-та, 1948, 1. Кожевникова Л. М. Агробиология, 1953, 3. Кулешова В. А. В сб. «Студенческие научно-исследовательские работы Белоцерковского с.-х. ин-та», 1954, 1. Купревич В. Ф. К физиологии большого растения. М., Изд-во АН СССР, 1934; Физиология большого растения. М., Изд-во АН СССР, 1947. Купревич В. Ф., Траншель В. Г. Ржавчинные грибы, 4, 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957. Ладженська Н. В. В сб.: «Фізіол. основи підвищення продуктивності рослин». 1959. Левковская Г. И. Поражаемость зерновых куль-

гур головней и ржавчиной в зависимости от сортовых различий и условий среды. Киргизская селекционная станция. Труды. 1948, 3, 79—118. Лу Фань и др. Acta phytopathol. Sinica, 1960, 6, 1—17. Наумов Н. А. Ржавчина хлебных злаков в СССР. М., Сельхозгиз, 1939; Докл. ВАСХНИЛ, 1949, 10; Бот. журн. 1949, 34, 6; Бот. журн., 1951, 1. Нилова В. П., Своянская В. Д. Докл. ВАСХНИЛ, 1948, 1. Нилова В. П., Степанова Н. Г. Тр. Всесоюз. ин-та защиты раст., 1958, 13. Новикова Т. Н. Тр. Харьковск. с.-х. ин-та, 1962, 38(75); В кн.: «Вопросы иммунитета и оздоровления», Киев, «Урожай», 1964. Новотельнов Н. В., Головкина М. Т. Тр. Ленинградск. технол. ин-та холодильной промышленности, 1956, 14. Пересипкин В. Ф., Гоцуляк В. Д., Висн. с.-г. науки, 1961, 6; В сб. «Материалы симпозиума по применению биофизики в области защиты растений». Л., 1961. Полищук В. К. Наук. праці Укр. наук. досл. ін-т захисту рослин, 1959, 9. Поляков И. М. Тр. ВИЗР, 1954, 5; Тр. ВИЗР, 1963, 17; Тр. ВИЗР, 1964, 23; Вестн. с.-х. науки, 1964, 6; В сб. «Орошаемое земледелие в Европейской части СССР», 1965; В кн.: «Проблемы развития сельского хозяйства в Нечерноземной зоне», 1967; Защита растений, 1967, 11. Поляков И. М., Андреев С. В., Хотянович А. В. Защита растений от вредителей и болезней, 1960, 9. Поляков И. М., Калашников К. Я. Тр. ВИЗР, 1951, 3. Поляков И. М., Менде В. Н. Химия в сельском хозяйстве, 1965, 1. Поляков И. М., Нилова В. П. Тр. ВИЗР, 1964, 21, 2. Поляков И. М., Шумакова А. А. Тр. ВИЗР, 1951, 3. Растегаева Е. М. Земледелие, 1955, 3; Защита растений от вредителей и болезней, 1960, 9; Защита растений от вредителей и болезней, 1961, 10; Ржавчина пшеницы (сб. статей под ред. И. М. Полякова и др.). Тр. ВАСХНИЛ и ВИЗР, 1958, 13. Рихтер А. А., Гречушников А. И. Журн. опытной агрономии Юго-Востока, 1929, 7, 2. Родигин М. Н. Вопросы иммунитета и оздоровления растений. Киев, «Урожай», 1964. Рубин Б. А. Изв. АН СССР, сер. биол., 1955, 5. Рубин Б. А., Аксенова В. А. Биохимия, 1957, 22, 1—2. Рубин Б. А., Арциховская Е. В. Биохимическая характеристика устойчивости растений к микроорганизмам. М., Изд-во АН СССР, 1948; Биохимия и физиология иммунитета растений. М., «Высшая школа», 1968. Рубин Б. А., Арциховская Е. В., Иванова Т. М. ДАН АН СССР, 1950, 72, 1. Рубин Б. А., Волобуева ДАН СССР, 1951, 79, 4. Рубин Б. А., Иванова Т. М. В сб. «Биохимия плодов и овощей», 5, М., Изд-во АН СССР, 1959. Рубин Б. А., Четверикова Е. П., Арциховская Е. В. Журн. общ. биол. 1955, 16, 2. Русаков А. Ф. Защита растений от вредителей и болезней, 1959, 1. Силина В. П., Парийская А. Н. Бюлл. Гл. бот. сада, 1955, 23. Слейтер Э., Хьюлсман У. В сб. «Регуляция внутриклеточного дыхания», М., ИЛ, 1962. Соколова В. Е., Савельева О. Н. ДАН СССР, 1956, 111, 1. Степанов К. М. Вестник защиты растений, 1940, 4. Стефановский И. А. Семеноводство, 1934, 5. Сторчевой А. Л. Защита растений от вредителей и болезней, 1961, 8. Страхов Т. Д. В сб. «Ржавчина зерновых культур», М., Сельхозгиз, 1938. Страхов Т. Д., Ярошенко Т. В. В сб. «Микроэлементы в жизни растений и животных». М., Изд-во АН СССР, 1952. Сухоруков К. Т. В кн.: «Вопросы эволюции, биогеографии, генетики, селекции». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1960. Талиева М. Н. Бюлл. Гл. бот. сада, 1961, 44. Талиева М. Н., Андреев Л. Н. ДАН СССР, 1957, 117, 6. Федотова Т. И. Тр. ВИЗР, 1958, 13. Филиппов В. В., Андреев Л. Н. ДАН СССР, 1957, 116, 5. Фридрихсон Г. А. Защита растений, 1937, 12. Цымбал М. М. Агробиология, 1954, 3. Чумаков А. Е. Тр. ВИЗР, 1958, 13. Шалавин А. И. Защита растений от вредителей и болезней, 1960, 9. Яркина А. М. Соц. зерновое хоз-во, 1940, 4. Allen P. J. Amer. Journ. Bot., 1942, 29; Phytopathol., 1953, 43, 5; Ann. Rev. Plant. Physiol., 1954, 5; I Biological activity, 1957; Plant. Physiol., 32, 5; Amer. Phytopathol. Soc. Golden Jubille Anniversary, 1959, 119—129. Allen R. F. J. Agr. Res., 1923, 23. Allen P. J., Goddard D. R. Amer.

Journ. Bot., 1938, 25. Anderson J. Canad. J. Res., 1934, 11, 6. Brüning D. Nachrichtenblatt der Deutsch. Pflanzenschutzdienst, 1954, 8, 8. Barrett R. E., McLaughlin J. H. J. Agr. Food Chem., 1954, 2. Bassett E. Doctoral thesis Univ. Wisc., 1957. (Lit. no: Allen, 1959.). Batts C. C. V., Elliott C. S. Plant. Pathol., 1952, 1, 4; 1957, 6, 2. Bromfield K. R. Phytopathol., 1961, 51, 9. Brown W. Ann. Bot., 1922, 36. Broyles J. W. Phytopathol., 1952, 42, 3. Caltrider P. G. Abstr. Phytopathol., 1962, 52, 5. Caltrider P. G., Gottlieb D. Phytopathol., 1963, 53, 9. Caporali L. Rev. Gen. Bot., 1961, 68. Cherewick W. J. Canad. Journ. Res., 1944, 22. Chester K. S. Chronica botanica, 1946, USA. Comhare D. C. Bull. Cl. Sci. Acad. Roy. Belg., 1962, 48, 9. Crowley S., Elias R., Rudd-Jones D. Ann. Appl. Biol., 1958, 46, 2. Daly J. M. Phytopathol., 1949, 39. Daly J. M., Bell A. A., Krupka L. Phytopathol., 1961, 51, 51. Daly J. M., Deverall B. J. Plant. Physiol., 1963, 38, 6. Daly J. M., Jensen S. G. Phytopathol., 1961, 51, 11. Daly J. M., Krupka L. R. Plant. Physiol., 1962, 37, 3. Davis D., Chaiet L., Rothrock J. W. et al. Phytopathol., 1960, 50, 11. Dickson G., Holbert G. Amer. Naturalist., 1928, 62. Duff A. D. C. Nature, 1954, 173, 4408. Dufrenoy J., Humphrey H. Rev. Canad. Biol., 1944, 3, 3; Biodynamica, 1945, 5. Farkas G. Acta Biol. Akad. Sci. Hung., 1957, 7, 2/3; Tagungsberichte der Dtsch. der Landwirtschaft. Berlin, 1961, 33; Berichte Dtsch. Bot. Gesellschaft, Berlin, 1961, 74, 9. Farkaš G., Kiraly Z. Agrokom. Talajtan, 1955, 4, 4; Physiol. Plant., 1955, 8, 4; Изв. АН СССР, сер. биол., 1056, 5; Növénytermelés, 1957, 6, 2; Phytopathologische Zeitschrift, 1958, 31, 3; Physiol. Plant.; 1961, 14, 2; Phytopathol. Zeitschrift., 1962, 44; Növénytermelés; 1962, 2, 2. Farkaš G., Kiraly Z., Solymosy F. Proc. 9th Internat. Bot. Congr. Montreal, 1959, 2. Farkas G., Zedingham G. Canad. Journ. Microbiology, 1959, 5, 1, 2. Finney K., Sill W. Agronom. J., 1963, 55, 5. Flentje N. T. Anniversary, 1959, 76—87. Forward D. F. Phytopathol., 1932, 22. French R. C. Bot. Gaz., 1961, 122, 3. French R. C., Weintraub K. L., Massey L. M. Plant. Physiol., 1957, 32, 5. French R. C., Weintraub R. L. Arch. Biochem. Biophys., 1957, 72, 1. Fuchs W. H. Z. Pflanzenzuchtung, 1951, 31, 1. Fuchs W. H., Gaerther A. Arch. Mikrobiologie, 1958, 28, 3. Fuchs W. H., Rohringer R. Naturwissenschaften, 1955, 42, 1. Fuchs W. H., Siebert R. Naturwissenschaften, 1959, 46, 3. Gassner G., Franke W. Phytopathol. Z., 1938, 11. Gassner G., Hassebrauk K. Phytopathol. Z., 1931, 6. Gassner G., Straeb W. Phytopathol. Z., 1934, 7. Gassner G., Gottlieb D., Caltrider P. G. Abstr. Phytopathol., 1962, 52, 11. Gottlieb D., Garner J. M. Phytopathol., 1946, 36. Griffith R. B. Jscheile F. P., Oswald J. W. Phytopathol., 1955, 45, 8. Grümmer G. Phytopathol. Z., 1955, 24. Harvey R. B. Phytopathol., 1930, 20. Hassebrauk K. Phytopathol. Z., 1939, 12. Hassebrauk K., Kaul R. Naturwissenschaften, 1956, 43, 40. Hassebrauk K., Kaul R. Phytopathol., Z., 1957, 29. Heitefuss R. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1961, 74, 8. Heitefuss R., Fuchs W. H. Naturwissenschaften, 1961, 48. Hosni A. M. Phytoporthol., 1960, 50, 5. Hougen F. W., Graig B. M., Ledingham G. A. Canad. J. Microbiology, 1958, 4, 5. Hrushovetz J. B. Canad. J. Bot., 1954, 32, 5. Irvine G. N., Golubchuk M., Anderson J. A. Canad. J. Agric. Sci., 1954, 34, 3. Jain A. C., Pelletier R. L. Nature, 1958, 182. Kaul R., Shaw M. Canad. J. Bot., 1960, 38. Kiraly Z. Phytopathol. Z., 1959, 35. Kiraly Z., Farkas G. Naturwissenschaften, 1955, 42; Phytopathol., 1957, 47, 5; Naturwissenschaften, 1957, 44, 12; Arch. Biochem. Biophys., 1957, 66; Phytopathol., 1962, 52. Kovács I. Növénytermelés, 1963, 12, 4. Kristev K. Phytopathol. Z., 1961, 42, 3. Krog N. E., Le Tournean D., Hart H. Phytopathol., 1961, 51, 2. Kursanov A. L. Rev. Gen. Bot., 1928, 40. Last F. T. Ann. Appl. Biol., 1953, 40, 2. Livingston J. E. Phytopathol., 1953, 43. Livne A., Daly J. M. Abstr. Phytopathol., 1962, 52, 18. Lunderstadt J., Heitefuss R., Fuchs W. H. Naturwissenschaften, 1962, 49, 17. Lupton F. C. Trans. Brit. Mycol. Soc.,

1950, 39, 1. Lustinec J. Pokorka V. Biol. Plant. Acad. Sci. Bohemose, 1962, 4, 2. Lyles W. E., Futrell M. C., Atkins J. M. Phytopathol., 1959, 49. Mains E. B. Amer. J. Bot., 1917, 4, 4. Mapson L. W., Goddard D. R. Bioch. J., 1951, 49. Mapson L. W., Maustafa E. M. Bioch. J., 1956, 12. Miladinović N., Spasić M. Arh. poljopr. nauke, 1960, 13, 40. Montemartini L. Atti. R. Inst. Bot. Univers. Pavia, 1904, ser. 9, 2. Mukherjee K. L., Shaw M. Canad. J. Bot., 1962, 40. Munnecke D. F. Phytopathol., 1951, 41, 1. Newton R., Anderson J. A. Canad. J. Res., 1929, 1, 1. Nielsen J., Rohringer R. Canad. J. Bot., 1963, 41, 10. Peturson B., Newton M., Whiteside A. Canad. J. Res., 1945, 23. Pilgrim A., Futrell M. C. Phytopathol., 1954, 44; Phytopathol., 1957, 47, 4. Pozsar B. A. A foszfolipoid frakciók eltéro biológiai stabilitása és annak kóréletani jelentosége búzalevelekben. Budapest. Akad. Riadó, 1961. Pozsar B. J., Kiraly Z. Nature, 1958, 182, 4650. Növénytermelés, 1959, 8, 2. Pratt R. Science, 1938, 88, 2272. Reisener H. J., McConnell W. B., Ledingham G. A. Canad. J. Microbiology, 1961, 7, 6. Rohringer R. Phytopathol. Z., 1957, 29, 1; Z. Pflanzenkrankheit, 1964, 71, 2/3. Rohringer R., Heitefuss R. Canad. J. Bot., 1961, 39, 2. Rohringer R., Samborski D. J., Person C. O. Canad. J. Bot., 1961, 39, 4. Rudolph K. Phytopathol. Z., 1963, 46. Samborski D. J., Shaw M. Canad. J. Bot., 1956, 34. Sahai B. J., Shaw M. Canad. J. Bot., 1961, 39. Samborski D. J., Peturson B. Canad. J. Plant. Sci., 1960, 40, 4. Sempio C. Monit. Internat. protect. plantes (Rome), 1946, 20; Phytopathol., 1950, 40. Sharp E. L., Staley J. M., Schmitt C. G., Kingslover C. H. Phytopathol., 1957, 47, 1. Shaw M. Proc. IVth Internat. Congr. of Crop. Protection, Hamburg, 1957, 1, 1959; Proc. 9th Internat. Bot. Congr. Montreal, 1959, 1. Shaw M., Brown S., Jones D. Nature, 1954, 173, 4408. Shaw M., Hawkins A. Canad. J. Bot., 1958, 36. Shaw M., Culotelo N., Sahai B. Canad. J. Bot., 1961, 39, 6. Shaw M., Samborski D. Canad. J. Bot., 1956, 34; 1957, 35. Shaw M., Srivastava B. Canad. J. Bot., 1964, 42, 2. Shu P., Tanner R. G., Ledingham G. A. Canad. J. Bot., 1954, 32. Shukla T. N. Indian Phytopathol., 1954, 7, 1. Sibert R. Phytopathol. Z., 1961, 40. Silverman W. Phytopathol., 1960, 50, 2. Simmonds P. Canad. J. Bot., 1960, 40, 1. Simon E. W. Biol. Rev., 1953, 28. Slater E. C., Lewis S. E. Biochem. J., 1954, 58. Smith W. Phytopathol., 1932, 22. Smith H. C., Blair J. D. Ann. Appl. Biol., 1950, 37. Stakman E. C., Hart H. Rapp. II Congr. Intern. Pathol. Compar. I Section Pathol. Veget. 1936. Staples R. C. Contribs. Boyce Thompson Inst., 1957, 19; Phytopathol., 1957, 47, 1. Suneson C. A. Agronom. J., 1954, 46, 3. Srivastava B. J., Shaw M. Canad. J. Bot., 1962, 40. Sumere C. F. et al. Canad. J. Microbiol., 1957, 3, 5. Naturwissenschaften, 1961, 48, 8. Sydow B., Durbin R. D. Phytopathol., 1962, 52. Thatcher F. S. Phytopathol., 1940, 30; Canad. J. Res., 1942, 20. Tourneay Le D. Bot. Gaz., 1955, 117, 2. Trelease S., Trelease H. Bull. Torrey Bot. Club, 1929, 56. Tulloch A. P., Craig B. M., Ledingham G. A. Canad. J. Microbiology, 1959, 5, 5. Van Assche C. Meded. Lanab. Hogesch. Gent., 1957, 22, 3. Van Sumere C. F., Vining L. C. et al. Canad. J. Microbiology, 1957, 3. Wang D. Canad. J. Bot., 1960, 38. White G. A., Ledingham G. A. Canad. J. Bot., 1961, 39. Whitney H. S., Shaw M., Naylor J. M. Canad. J. Bot., 1962, 40.

ФИЗИОЛОГИЯ ПШЕНИЦЫ

Введение

5

ФИЗИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ, РОСТА И ОРГАНОГЕНЕЗА ПШЕНИЦЫ

Ф. М. Куперман

К систематике рода <i>Triticum</i> L.	7
Морфофизиологическая классификация типов пшеницы	10
Краткая характеристика жизненного цикла пшеницы	24
Фенологические фазы	25
Возрастные периоды	25
Стадии развития	26
Этапы органогенеза	28
О взаимосвязях возрастных, стадийных и органообразовательных процессов в онтогенезе	30
Продолжительность жизненного цикла яровых и озимых форм пшеницы	31
Влияние фотопериодизма на продолжительность жизненного цикла пшеницы	33
Строение зерновки и физиология прорастания семян, роста и развития проростка	38
Строение зерновки	38
Прорастание семян	41
Рост и развитие проростка (I этап органогенеза)	51
Особенности физиологических процессов в период формирования всходов и кущения (II этап органогенеза)	60
Рост и развитие всходов пшеницы	60
Рост и развитие главного стебля и побегов кущения на II этапе органогенеза	69
О различиях в продолжительности II этапа органогенеза озимых и яровых форм пшеницы	84
Строение, рост и развитие корневой системы	85
Развитие и рост пшеницы в период формирования генеративных органов (III—VIII этапы органогенеза)	102
Особенности дифференциации зачаточного колоса на III этапе органогенеза	102
Особенности развития и дифференциации конуса нарастания на IV этапе органогенеза	106

Морфологические и цитофизиологические особенности роста и развития растений на V этапе органогенеза	111
О влиянии света, температуры и других факторов на прохождение V этапа органогенеза	115
VI этап органогенеза и особенности его прохождения	125
VII этап органогенеза и особенности его прохождения	127
Колошение. VIII этап органогенеза и особенности его прохождения. Физиология цветения и оплодотворения. IX этап органогенеза у пшеницы	131
Формирование зерновки. X этап органогенеза и особенности его прохождения	132
Молочная спелость. XI этап органогенеза и особенности его прохождения	141
Восковая спелость и полная зрелость семян. XII этап органогенеза и особенности его прохождения. Покой семян	147
Некоторые закономерности роста и ярусной изменчивости междоузлий стебля и листьев пшеницы в связи с прохождением разных этапов органогенеза	148
Строение, рост и ярусная изменчивость листьев	153
Строение стебля, рост и ярусная изменчивость междоузлий стебля	153
Полегание пшеницы и приемы регулирования роста междоузлий стебля	168
Полярность, дисимметрия органов, их значение для развития и роста пшеницы	174
Влияние ионизирующей радиации и некоторых химических веществ на развитие, рост и другие физиологические процессы в онтогенезе растения пшеницы	178
Влияние физиологически активных веществ на рост и развитие пшеницы	182
Литература	189
Литература	193

ФИЗИОЛОГИЯ ВОДООБМЕНА ПШЕНИЦЫ

Ф. М. Куперман

Значение воды в жизни растений и некоторые общие закономерности физиологии водообмена	204
Содержание воды и потребление ее растениями в разные периоды развития и роста	207
Поступление и передвижение воды в корневой системе	219
О расходовании воды растениями пшеницы	225
Приемы установления потребности растений пшеницы в поливах (сроки, нормы, способы полива)	233
Литература	237

МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ ПШЕНИЦЫ

Н. Г. Потапов

Химический состав пшеницы	242
Вынос минеральных элементов пшеницей в полевых условиях	243
Об уровне минерального питания	244
Периодичность минерального питания	247
О структуре урожая пшеницы	251
Формы азота в минеральном питании	253
Фосфорное питание	259

Калийное питание	260
Влияние условий питания на рост и функции корневой системы	261
Влияние фосфорного питания на рост корней	263
Влияние соединений азота на рост корней	264
Влияние условий питания на кущение пшеницы	266
Влияние условий минерального питания на образование, рост и функциональную деятельность листьев	269
Влияние условий питания на рост стебля	271
Влияние условий минерального питания на структуру колоса	273
Влияние условий питания на качество урожая	281
Влияние микроэлементов на рост и развитие пшеницы	287
Взаимодействие минерального питания с другими физиологическими процессами	289
<i>Литература</i>	292

ФОТОСИНТЕЗ ПШЕНИЦЫ

И. А. Тарчевский

Пигменты фотосинтетического аппарата пшеницы	298
Интенсивность фотосинтеза	312
Химизм усвоения углекислого газа	331
Роль фотосинтеза и связанных с ним процессов в образовании урожая пшеницы	347
<i>Литература</i>	362

БИОХИМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ДЫХАНИЯ ПШЕНИЦЫ

Н. Б. Попова

Ферментные системы пшеницы	368
Полифенолоксидаза	368
Аскорбатоксидаза	371
Каталаза и пероксидаза	373
Система цитохромоксидазы	375
Оксидаза гликолевой кислоты	378
Особенности начальных путей дыхания	378
Цикл трикарбоновых кислот — основной путь дальнейшего превращения пирувата в тканях пшеницы	381
Энергетика дыхания и метаболизм нуклеотидов	386
Метаболизм нуклеотидов, связанных с процессами фосфорилирования	389
Связь дыхания с другими процессами обмена	393
<i>Литература</i>	399

ФИЗИОЛОГИЯ УСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ

Ф. М. Куперман

Общие закономерности физиологии устойчивости пшеницы	401
Зимостойкость пшеницы	405
Морозостойкость пшеницы	405
Устойчивость озимой пшеницы к выпреванию, вымоканию, действию ледяной корки и другим неблагоприятным условиям осенне-зимне-весеннего периода. Явления последствий зимних повреждений	431

Методы определения зимостойкости растений	439
Холодостойкость пшеницы	449
Жароустойчивость пшеницы	453
Засухоустойчивость пшеницы	456
Диагностика засухоустойчивости растений и действия засухи на посевы	468
Солеустойчивость пшеницы	487
Литература	490

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПШЕНИЦЫ, ПОРАЖЕННОЙ РАЗЛИЧНЫМИ ПАТОГЕННЫМИ МИКРООРГАНИЗМАМИ

Н. Б. Попова

Биохимия и физиология гетеротрофных микроорганизмов	500
Биохимия и физиология больного растения пшеницы	505
Изменения физико-химических свойств плазмы	506
Водный режим	506
Фотосинтетическая активность	507
Углеводный обмен	508
Обмен азотистых соединений	510
Ауксиновый обмен	512
Дыхание	513
Фосфорный обмен	524
Устойчивость пшеницы к различным патогенным микроорганизмам и способы управления ею	527
Влияние физических факторов внешней среды	528
Влияние фазы развития растений	531
Влияние микроудобрений	532
Значение химического состава растений	534
Физиологический иммунитет	536
Способы повышения устойчивости пшеницы к различным микроор- ганизмам и некоторые методы диагностики заболевания	540
Литература	548

ФИЗИОЛОГИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ
т. IV (пшеница)

Редактор *Ю. А. Паишковский* Технический редактор *Г. И. Георгиева*
Переплет художника *И. С. Клейнарда*
Корректоры *А. С. Аполчина, В. П. Кададинская, Л. С. Клочкова,*
С. С. Мазурская

Сдано в набор 10.VII 1969 г. Подписано к печати 3.XII 1969 г.
Л-34918 Формат 60×90¹/₁₆ Бумага тип. № 1
Физ. печ. л. 34,75+1 вклейка (0,25) Уч.-изд. л. 38,45 Изд. № 847
Зак. 386 Тираж 7 200 экз. Цена 2 р. 62 к.

Издательство Московского университета
Москва, Ленинские горы, Административный корпус.
Типография Изд-ва МГУ. Москва, Ленинские горы