

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. БЕЛОЗЕРСКИЙ, П. А. ГЕНКЕЛЬ, А. И. ОПАРИН, Н. Г. ПОТАПОВ, И. А. ЧЕРНАВИНА, В. Н. ШАПОШНИКОВ

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

1970

ФИЗИОЛОГИЯ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ
РАСТЕНИЙ

Том VI

ЗЕРНОБОБОВЫЕ РАСТЕНИЯ.
МНОГОЛЕТНИЕ ТРАВЫ. ХЛЕБНЫЕ ЗЛАКИ
(РОЖЬ, ЯЧМЕНЬ, ОВЕС, ПРОСО)
И ГРЕЧИХА

Ответственный редактор тома
Н. С. ТУРКОВА

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1970

ФИЗИОЛОГИЯ РОСТА И РАЗВИТИЯ ЗЕРНОБОБОВЫХ РАСТЕНИЙ

МНОГООБРАЗИЕ ФОРМ БОБОВЫХ РАСТЕНИЯ И ИХ ПРОИСХОЖДЕНИЕ

В современной систематике бобовые растения относятся к порядку Fabales Nakai, включающему три близких семейства — Mimosaceae R. Brown, Caesalpinaceae R. Brown и Fabaceae Lindley (Тахтаджян, 1966). До последнего времени была принята и широко распространена другая классификация, согласно которой все бобовые растения объединялись в одно семейство Leguminosae A. L. de Jussin, в пределах которого выделялись три подсемейства — цезальпиновые, мимозовые и мотыльковые (Papilionaceae Giseke).

Филогенетические связи между семействами внутри порядка Fabales, а также с другими таксонами покрытосеменных растений полностью не выяснены и единое мнение по этому вопросу отсутствует. Ряд авторов, в том числе Хетчинсон (Hutchinson, 1959), считают, что бобовые произошли от порядка Rosales через мимозовые и цезальпиновые. По данным Тахтаджяна (1966), бобовые примыкают к порядку Grossulariales. Автор считает, что оба эти порядка имеют общее происхождение, но порядок Fabales филогенетически более продвинут, особенно в строении проводящей системы и семени. Семейство Fabaceae, к которому принадлежит большинство кормовых и зерновых культур, является наиболее филогенетически молодым и чрезвычайно разнообразным по формам. В него входит 490 родов и около 12 000 видов, широко распространенных в тропических, субтропических, умеренных и холодных областях.

Эволюция семейства бобовых изучена не только по морфологическим признакам, но и по биохимическому составу семян и растений. В этом отношении большой интерес представля-

ют работы А. В. Благовещенского (1925—1967). Исследуя содержание общего азота и белковые комплексы семян представителей различных подсемейств, триб и родов этого семейства, автору удалось выявить ряд закономерностей, связывающих характер изменения белковых фракций семян с филогенетическими отношениями внутри семейства. Сравнительные данные по содержанию общего азота у представителей разных подсемейств Leguminosae показывают, что содержание азота в семенах увеличивается в направлении от более древних цезальпиновых к филогенетически более молодым мотыльковым (Благовещенский и Александрова, 1961). Каждое подсемейство, триба и род обладают довольно четкой характеристикой по фракционному составу белка: у филогенетически древних форм бобовых преобладают высокомолекулярные, а у молодых — низкомолекулярные фракции белка.

Эволюция белковых веществ в указанном направлении проходит как внутри отдельных подсемейств, так и в отдельных трибах и наиболее крупных родах, хотя картина в пределах отдельных подсемейств и не всегда бывает определенной.

В табл. 1 приведены данные по содержанию азота в семенах растений разных триб подсемейства мотыльковых (таксоны распределены в системе Энглера), начиная с архаичной трибы софоровых и кончая наиболее филогенетически продвинутой трибой фасолевыми.

Т а б л и ц а 1
Среднее содержание азота в семенах у разных видов подсемейства мотыльковых (Papilionatae Taub.) (по Благовещенскому, 1966)

Триба	Число видов	Азот, %
Sophoreae Spreng	13	4,56
Podalyriaceae Benth	9	5,79
Trifolieae Bronn	19	6,09
Loteae Benth	8	6,53
Calegeae Bronn	103	6,49
Hedysareae D. C.	37	6,51
Vicieae Bronn	30	4,74
Phaseoleae Bronn	35	4,29

Как видно из таблицы, наименьшее содержание общего азота в семенах триб фасолевых и виковых, которые в морфологическом отношении являются более продвинутыми и одновременно наиболее ценными — к ним относятся почти все виды зернобобовых растений.

А. В. Благовещенский указывает, что такая бедность азотом, возможно, только кажущаяся, так как большинство ви-

дов этих триб являются культурными растениями, а человек в процессе искусственного отбора, обращая внимание на крупность семян, бессознательно отбирал формы, в семенах которых белок заслонялся достаточно большим количеством таких важных безазотистых веществ, какими являются крахмал и жиры.

В подсемействе мотыльковых насчитывается 10 триб (по Энглеру). Большинство зерновых и кормовых растений относятся к двум трибам — трибе виковых (*Viciaeae*) и трибе фасолевых (*Phaseoleae*).

Виковые включают различные виды чечевицы (*Lens*), нута (*Cicer*), гороха (*Pisum*), вики (*Vicia*), бобов (*Faba*), чины (*Lathyrus*).

К фасолевым относятся многочисленные виды и формы фасоли: фасоль обыкновенная (*Phaseolus vulgaris*), фасоль остролистная или тепари (*Ph. acutifolius*), фасоль угловатая или адзуки (*Ph. angularis*), фасоль золотистая или маш (*Ph. aureus*), фасоль рисовая (*Ph. calcaratus*), фасоль огненно-красная или многоцветковая (*Ph. coccineus*) и др. Всего возделывается около 20 видов фасоли, из них в Советском Союзе — 7 видов. К этой трибе относятся также долихос (*Dolichos*), кайнус и некоторые другие редкие, встречающиеся в основном в тропиках виды.

Люпин (*Lupinus*) относится к трибе генистовых (*Genisteae*), арахис (*Arachis hypogaea*) — к трибе *Hedysareae* (копеечниковые).

Виды зерновых и кормовых бобовых растений обладают большой внутривидовой изменчивостью, поэтому они чрезвычайно полиморфны. Внутривидовая классификация бобовых растений, как и других культурных растений, разработана по принципам «дифференциальной систематики» Н. И. Вавилова. Общую схему ботанико-систематической дифференциации вида можно представить следующим образом: вид → подвид → экологическая группа разновидностей (*proles*) → разновидность → сортотип → сорт (Федотов, 1960; Макашева, 1963).

Разнообразие внутривидовых категорий обуславливается и тем, что многие культурные виды гибридного происхождения. Примером может служить вид гороха посевного (*Pisum sativum*), который, по данным Л. И. Говорова (1937), представляет собой сборный вид и является производным от естественного скрещивания двух диких видов — *P. elatius* и *P. fulvum*.

Культурные виды бобовых растений в своей эволюции достигли крайних пределов дивергенции и для многих видов становится невозможным установить дикие предковые формы, так как в культуре они встречаются с незапамятных времен. Например, конские бобы настолько сильно изменились под действием естественного отбора, что заняли в роде *Vicia* совер-

шенно обособленное место и выделились в самостоятельный подрод *Faba* (Adans) Grey, состоящий всего лишь из одного вида *Vicia faba* L. (*Faba vulgaris*).

Основные виды зерновых бобовых растений — горох, вика, чечевица, нут, чина и бобы — происходят из горных районов Юго-Западной и Передней Азии. Здесь сосредоточено основное многообразие мелкосеменных форм этих культур с доминантными признаками. Страны Средиземноморья и Северо-Восточной Африки, по современным данным (Синская, 1969), по всей вероятности являются вторичным центром, откуда произошли все крупносеменные формы чечевицы, чины, гороха, бобов, нута и др. (Иванов, Макашева, Мирошниченко, 1969).

Происхождение культурных видов фасоли связано с двумя центрами первичного возделывания: в Западном полушарии — Мексика и Центральная Америка, в Восточном — Южная Азия (Индийский очаг происхождения, включающий Бирму и восточные области Индии). Наряду с основными очагами происхождения зернобобовых почти по каждой культуре имеются вторичные очаги.

Длительная многоступенчатая история продвижения бобовых растений в культуру разных стран, а также искусственный отбор форм на крупность и качество семян привели к изменению реакции растений на условия внешней среды на отдельных стадиях и этапах органогенеза. В связи с этим в онтогенезе бобовых растений не всегда легко удастся выявить те условия, которые формировали данный вид. Часто реакция этих растений на ведущие факторы внешней среды (свет, температура) находится как бы в противоречии с условиями местообитания их предковых форм. Так, несмотря на южное происхождение (Вавилов, 1957; Жуковский, 1950; Синская, 1969 и др.), большую часть зерновых и однолетних кормовых бобовых растений по ряду адаптивных признаков (отношение к низким температурам, длине дня) можно отнести к типичным растениям северных широт.

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА ЗЕРНОБОБОВЫХ РАСТЕНИЙ

Морфогенез

По продолжительности жизненного цикла бобовые растения — вика посевная, люпин, бобы, горох, фасоль — относятся к однолетним (монокарпическим) растениям.

В онтогенезе зернобобовых растений, как и других видов, можно выделить основные возрастные этапы: эмбриональный, ювенильный или молодости, этап зрелости, размножения и старости. Эмбриональный период начинается с момента образования зиготы и заканчивается полным формированием зародыша семени. Он включает в себя собственно эмбриогенез,

т. е. формирование зародыша и эндосперма в генеративных тканях материнского растения, и самостоятельную жизнь семени вне материнского растения, когда протекают процессы, связанные с послеуборочным дозреванием и периодом покоя. Ювенильный период характеризует собой постэмбриональное развитие растения с прорастания семени и до развития всех вегетативных органов — корней, листьев, стеблей. Наиболее благоприятными условиями для роста этих органов являются интенсивный свет, определенная для каждого вида температура, влажность почвы и высокий уровень минерального питания.

Этап зрелости характеризуется переходом от вегетативного роста к формированию генеративных органов в результате физиологических изменений, возникающих в конце этапа молодости под влиянием комплекса условий внешней среды, главным образом температуры и света.

Этап размножения начинается с момента образования зародышей и длится до полного созревания семян. Физиологическими особенностями растений в этот период являются интенсивная ассимиляция, повышенный уровень метаболизма, передвижение и перераспределение питательных веществ из ассимилирующих органов в плоды и семена.

После полного исчерпания ассимилятов, связанного с созреванием плодов и семян, начинается довольно быстрое старение и постепенное отмирание вегетативных органов, и наступает последний этап в жизненном цикле растения — старение.

В практике за начало онтогенеза принято считать момент прорастания семян. Прорастанию семян бобовых, как и других растений, предшествует набухание. Наличие воды в семени является необходимым условием интенсификации биохимических процессов, в результате которых под действием ферментов сложные углеводы и белки клеток семядолей становятся доступными для питания зародышу. Но не все семена бобовых растений способны к быстрому поглощению воды. У некоторых из них наблюдается явление так называемой «твердокаменности» семян, или «твердосемянности». Часть семян, по внешнему виду здоровых и хороших, не способна поглощать воду и может длительное время оставаться в непроросшем состоянии. Твердокаменность широко распространена у вики, люпина, бобов и др.

Большинство авторов главную причину твердосемянности бобовых растений видят в структурных особенностях кожуры семян, в частности в строении эпидермиса и кутикулы (Семполовский, 1874; Уайт, 1908). У люпина, гороха, бобов и некоторых других видов зернобобовых растений эпидермис семян состоит из удлинённых призматических клеток (палисадного эпидермиса), наружная часть которых по сравнению с

внутренней имеет более толстые стенки и узкие полости. Поперек палисадного слоя проходит так называемая световая линия. По Кюну (1925), твердосемянность, например у люпина, обуславливается пересыханием пектиновых веществ палисадного слоя, теряющих при этом способность к набуханию; по Хайду (1954) — смыканием клеток палисадного слоя при высыхании. Другие авторы предполагают, что проникновению воды препятствует та зона палисадного слоя кожуры, через которую проходит световая линия (Ипполито, 1905; Биаччи, 1912; Циклаури, 1962). Гладстонс (1958) считает, что главным фактором, контролирующим проницаемость семенной кожуры, является их влажность — с уменьшением влажности воздуха при хранении семян их проницаемость для воды уменьшается. На исключительное значение температуры и относительной влажности воздуха при хранении семян люпина для образования твердокаменных семян указывает и Эсдорн (1930).

Таким образом, из работ многих авторов следует, что образование твердых семян связано с сильным высушиванием семенной кожуры, причем этот процесс может быть обратимым и необратимым.

Прорастание нормальных семян бобовых начинается с роста корешка, который разрывает оболочку семени, проникает в почву и укореняется в ней. Вместе с ростом корешка происходит удлинение стебелька, которое у разных видов бобовых осуществляется по-разному. У зерновых бобовых растений с тройчатыми и пальчатыми листьями (фасоль, соя, люпин) рост стебелька происходит за счет удлинения его подсемядольной части (эпикотила). Первоначально дугообразно изогнутое подсемядольное колено по мере роста выпрямляется и выносит на поверхность почвы семядоли. Дальнейший рост всходов проявляется в разворачивании первых настоящих листьев, которые у таких видов, как фасоль, являются простыми; вслед за ними появляются настоящие тройчатые листья. У люпина первые же настоящие листья являются пальчатыми, простые листья у люпина отсутствуют.

По-иному происходит первоначальный рост проростка у зернобобовых с перистыми листьями. Рост зародыша семени у них также начинается с корешка, но семядоли не выносятся на поверхность почвы. Наружу сразу же появляются первые настоящие листья, имеющие строение, сходное с типичными листьями, но с меньшим числом листочков в них. Помимо этих листьев у вики, бобов и гороха имеются так называемые низовые, слабо развитые листья. Количество их у различных видов разное и является систематическим признаком. Вслед за прорастанием семени начинается формирование и рост вегетативных органов растения: междоузлий стебля, листьев, боковых побегов.

В онтогенезе бобовых зерновых и кормовых растений четко выражена морфологическая и физиологическая ярусная изменчивость листьев, отражающая многообразие формы листа в филогенетическом ряду. Ярусная изменчивость листьев у различных видов бобовых выражена по-разному. У видов трибы виковых (вики, бобов, гороха, нута, чины), имеющих перистые листья, она выражается в изменении числа листочков в сложном листе. С каждым последующим ярусом происходит увеличение числа листочков на одну, две и более пар, которое тесно связано с развитием и происходит до тех пор, пока в одном из вышерасположенных ярусов не заложится первый зачаточный цветок. С этого момента в последующих ярусах число листочков в листе не увеличивается, а остается на определенном для данного вида и сорта уровне или несколько уменьшается. Такая же закономерность в смене листьев вдоль по стеблю наблюдается у люпина, имеющего сложные пальчатые листья.

Характер смены листьев вдоль побега тесно связан с биологическими особенностями сорта данного вида. Как правило, у позднеспелых сортов, с длительным периодом роста вегетативных органов наблюдается повторение метамерных листьев, характерных для нижних ярусов, при незначительном числе листочков в сложном листе (у вики — от одной до двух-трех пар, у гороха и бобов — одной пары).

Опыты показали, что в том случае, когда развитие в силу тех или иных причин задерживается, меняется и характер смены листьев по ярусам. Так, в наших опытах при выращивании вики на коротком дне число пар листочков в листе длительное время оставалось на одном уровне, пока растению не был дан естественной длины день и не началась дифференциация зачатков цветка (Ржанова, 1961). У видов с тройчатыми листьями, например у фасоли, число листочков в листьях по ярусам остается тем же, но изменяется обычно количество листьев на боковых побегах.

Морфологическая изменчивость листьев по ярусам отражает стадийную разнокачественность тканей стебля. По этому признаку листья бобовых растений можно разделить на листья вегетативной и генеративной сферы. В пазухах листьев вегетативной сферы закладываются вегетативные почки, из которых формируются побеги (Ржанова, 1961). В пазухах листьев генеративной сферы образуются непосредственно цветочные почки. При этом заложение первого цветка тесно связано с развитием растения, в частности, у скороспелых форм цветки закладываются ниже по ярусу, чем у позднеспелых.

В онтогенезе ряда бобовых растений хорошо выражена ярусная морфологическая разнокачественность боковых побегов (гетерорамия): чем ближе к основанию материнского побега формируется дочерний боковой побег, тем больше на нем



Рис. 1. Фазы развития и этапы органогенеза вики посевной (по Ржановой):

1 — фаза прорастания, I этап органогенеза; 2 — фаза появления всходов, II этап органогенеза; 3 — фаза разворачивания двух листьев, II этап органогенеза; 4 — фаза начала ветвления, II этап органогенеза; 5 — фаза ветвления, III—IV этапы органогенеза; 6 — дифференциация цветочных меристем, V этап органогенеза (а — заложение чашечки, б — заложение тычинок и пестика); 7 — побег в фазу зеленых бутонов, VI—VII — этапы органогенеза (в — бутон,

образуется листьев и тем дольше он пребывает в вегетативном состоянии).

Параллельно с развитием листьев и стебля происходит формирование и рост корневой системы.

Видимые морфологические изменения отдельных органов и габитуса растений в процессе его развития принято отмечать по фенологическим фазам: появление всходов, фаза третьего-четвертого листа, ветвление, бутонизация, цветение и три фазы спелости семян — молочная, восковая и полная.

Однако наблюдения за фенологическими фазами констатируют лишь свершившиеся факты появления тех или иных ор-



1 — раскрытый бутон, 2 — тетрада); 3 — VIII этап органогенеза (e — бутон, ж — тычиночная трубка, пыльники и пестик, и — двухъядерная пыльничка); 4 — фаза цветения, IX этап органогенеза (к — элементы венчика, л — зрелая пыльничка, м — тычиночная трубка, пыльники и рыльце пестика); 5 — фаза формирования и созревания плодов и семян, X—XI этапы органогенеза; 6 — фаза полной зрелости плодов и семян, XII этап органогенеза. Римскими цифрами обозначены этапы органогенеза

ганов и не дают полной картины их становления. Очень важно знать морфогенез растений, который совершается также последовательно идущими этапами. Под морфогенезом растений в более узком значении этого слова принято понимать последовательные процессы возникновения, формирования и роста органов в эмбриональный и постэмбриональный периоды, обусловленные наследственностью, а также характером функциональных коррелятивных связей и влиянием одних органов на другие.

У бобовых растений, так же как и у других растений, принято различать 12 этапов органогенеза, описанных для злаков

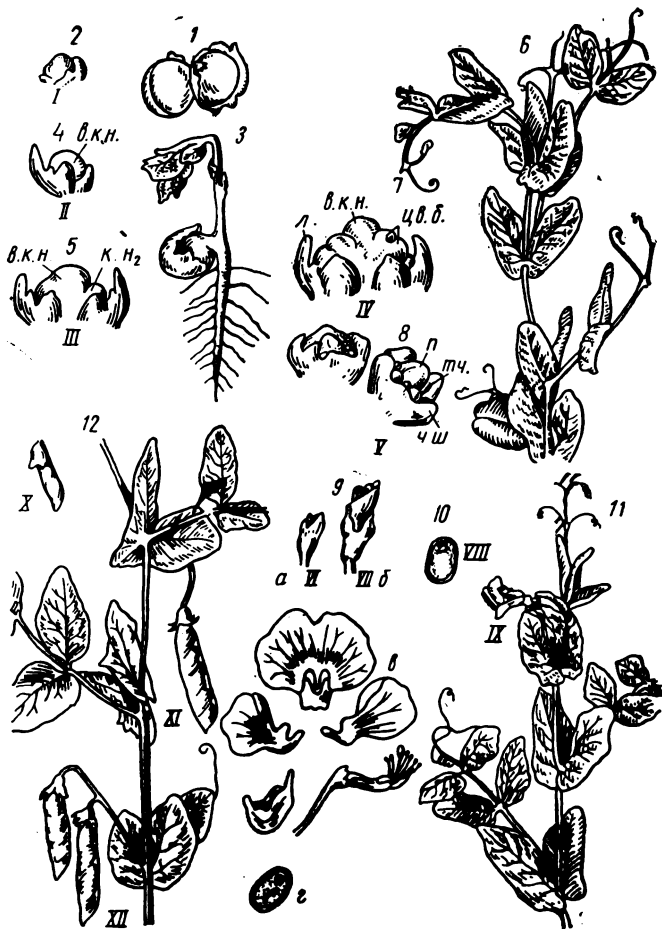


Рис. 2. Фазы развития и этапы органогенеза гороха посевного (по Ржановой):

1 — начало прорастания семени; 2 — конус нарастания на I этапе органогенеза; 3 — фаза появления всходов; 4 — конус нарастания на II этапе органогенеза; 5 — конус нарастания на III этапе органогенеза; 6 — побег в период генеративного развития растения; 7 — конус нарастания на IV этапе органогенеза; 8 — V этап органогенеза; 9 — бутоны (а — на VI этапе органогенеза; б — в конце VII этапа органогенеза); 10 — пылинка в фазу видимой бутонизации на VIII этапе органогенеза; 11 — фаза цветения (в — органы цветка на IX этапе органогенеза, г — пылинка); 12 — плоды на X—XI—XII этапах органогенеза.

в. к. н. — верхушечный конус нарастания; в. в. б. — цветочные бутоны; к. н. 2 — конус нарастания второго порядка; п. — лепесток; тч. — тычинки; чш. — чашечка.

Римскими цифрами обозначены этапы органогенеза

(Куперман, Дворянкин, Ржанова, Ростовцева, 1955). В качестве основного критерия выделения этапов органогенеза берутся морфологические, цитофизиологические и другие изменения, происходящие в клетках верхушечных меристем побега (апекса), а также в их производных — образовательных тканях генеративных органов. Органообразовательные процессы, проходящие в верхушечных меристемах побега, отражают развитие растения и являются надежным критерием определения перехода растения от одного этапа к другому.

При выделении и характеристике этапов органогенеза принимаются во внимание не только внешние морфологические признаки органов, но и внутренние процессы, включая наряду с формированием собственно эмбриональных структур и конечные звенья индивидуального развития материнского растения — образование гамет и процесс оплодотворения.

Описание этапов органогенеза у вики посевной дано Е. И. Ржановой и Г. Ковац (1958), бобов — Е. И. Ржановой, В. А. Ахундовой (1961), гороха — Л. Л. Еременко (1960) и Е. И. Ржановой, В. А. Ахундовой, С. В. Шлейфер (1963), люпина — О. Н. Шалыгановой (1957), В. П. Прониным (1962) и А. И. Жуковым (1961). Последовательность этапов органогенеза у разных видов зернобобовых культур представлена на рис. 1—4.

Первый этап характеризуется формированием конуса нарастания и первых зародышевых листьев почки. У побегов, развивающихся из семени, он начинается с момента появления инициальных клеток в промеристеме и формирования конуса нарастания почки зародыша и заканчивается прорастанием. При формировании побегов ветвления I этап начинается с появления вторичного меристематического бугорка в пазухе листа и заканчивается разворачиванием первого листа почки. Таким образом, I этап органогенеза свойствен в основном внутривершинной фазе развития побега. В это время происходит первичный гистогенез в конусе нарастания и первичная дифференциация тканей.

Помимо оргообразовательных процессов I этап органогенеза растения характеризуется некоторыми функциональными особенностями. В это время все основные физиологические функции выполняются зародышевыми органами, причем растению свойствен в основном гетеротрофный способ питания. Лишь после укоренения и появления первого листа на поверхности почвы растение переходит к смешанному питанию (гетеротрофному и автотрофному).

Второй этап дифференциации конуса нарастания отличается от первого тем, что у его основания начинают интенсивно формироваться настоящие стеблевые листья и междоузлия стебля. Последующий рост этих органов, в частности междоузлий стебля, зависит от биологических особенностей вида.

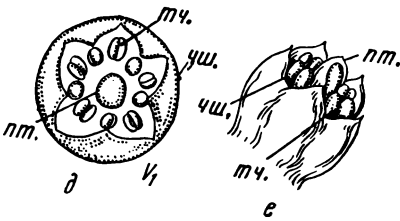
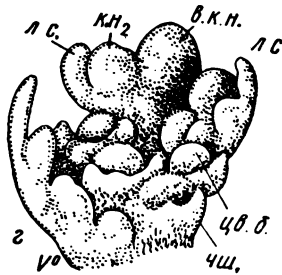
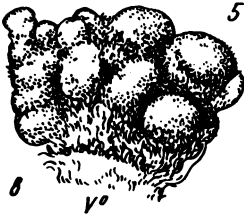
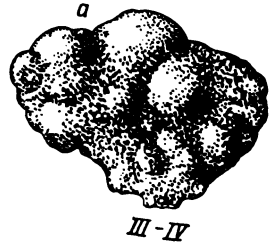
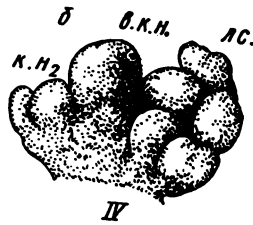
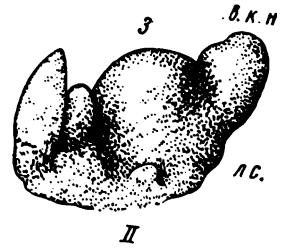




Рис. 3. Фазы развития и этапы органогенеза кормовых бобов (по Ржановой и Ахундовой):

1 — прорастание семян; 2 — фаза всходов; 3 — конус нарастания на II этапе органогенеза; 4 — фаза двух настоящих листьев (а — конус нарастания на III этапе органогенеза; б — IV этап); 5 — верхушечные почки в начале V этапа органогенеза (в — формирование цветочных бугорков, г — заложение чашечки на цветочных бугорках); 6 — растение в период скрытой бутонизации (д — цветок в период заложения тычиночных и пестичного бугорков, вид сверху, е — то же, вид сбоку); 7 — бутоны на V₂ этапе органогенеза, скрытая бутонизация (ж — тычинки и пестик, и — пестик); 8 — бутоны в конце V₂ этапа органогенеза (к — бутон в развернутом виде); 9 — фаза зеленых бутонов, VII и начало VIII этапа (л — бутон без чашечки, м — парус, о — лодочка и весла, н — пестик, р — одноядерная пылинка); 10 — фаза бутонизации (с — двухъядерная пыльца); 11 — цветок в фазу цветения (т — весла и лодочка, у — двухъядерная пылинка с вытянутым генеративным ядром); 12 — цветущее растение бобов, IX—X этапы органогенеза; 13 — плод на XI этапе органогенеза; 14 — плод на XII этапе органогенеза; 15 — семя.
к. н. — верхушечный конус нарастания; к. н. — конус нарастания второго порядка; лс. — лист; цв. б. — цветочный бугорок; чш. — чашечка; тч. — тычинка; пт. — пестик; пар. — парус.

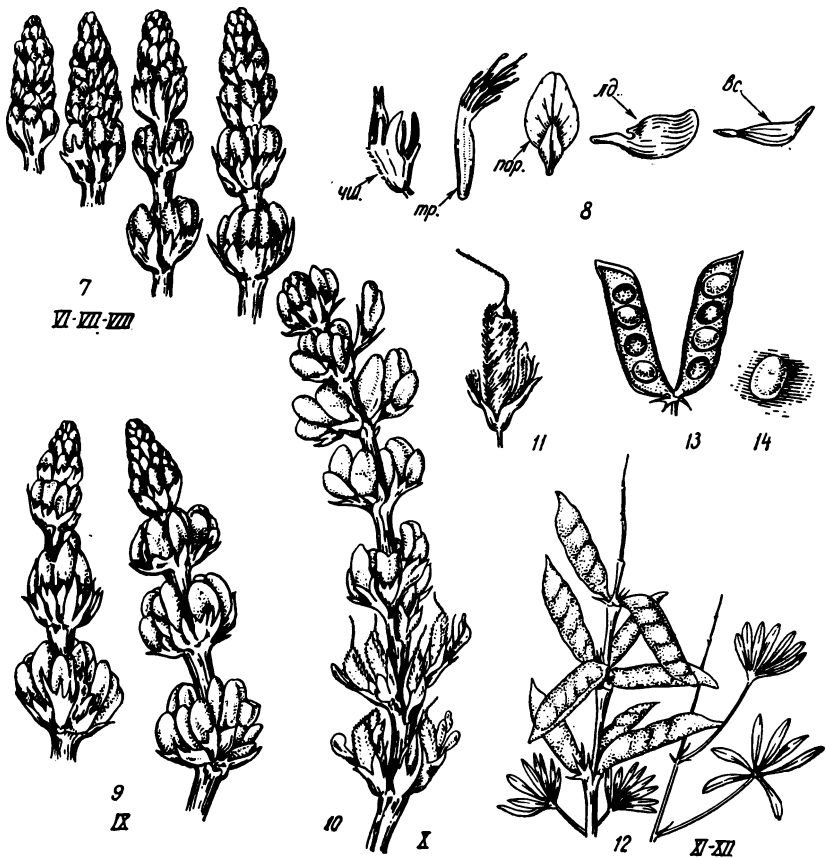
Римскими цифрами обозначены этапы органогенеза



Рис. 4. Фазы вегетации и этапы органогенеза люпина желтого (по Шалыгановой):

1 — фаза всходов (а — конус нарастания на I этапе органогенеза); 2 — фаза розетки (б — конус нарастания на II этапе органогенеза); 3 — фаза начала стеблевания (в — конус нарастания на III этапе органогенеза); 4 — верхушечные почки на IV этапе органогенеза (г — цветочный бугорок в пазухе кроющего листа); 5 — верхушечная почка на V этапе органогенеза (д — цветок на V подэтапе, е — цветок

У видов, имеющих верхушечное соцветие, в этот период растут лишь листья, а междуузлия стебля сближены и растения находятся в фазе розетки (желтый люпин). У бобовых растений с наличием боковых соцветий, например горох, бобы, вика, процессы заложения и роста междуузлий стебля идут синхронно. Верхушечный конус нарастания главного побега и боковых побегов в течение почти всего онтогенеза остается на II этапе органогенеза, а генеративные органы (соцветия, цветки) развиваются из конусов пазушных почек. Такие растения принято называть с «открытым» конусом нарастания или с индетерминантным типом роста стебля.



на V, подтапе); 6 — цветок на VI этапе органогенеза; 7 — соцветия в фазу бутонизации, VI, VII, VIII этапы органогенеза; 8 — элементы цветка; 9 — соцветия в фазу цветения, IX этап органогенеза; 10 — плодоношение, X этап органогенеза; 11 — плод на XI этапе органогенеза; 12 — плоды на XI—XII этапах органогенеза; 13 — раскрытый зрелый боб; 14 — зрелое семя.
 чш. — чашечка; тр. — трубка; лп. — лепесток; вс. — весло; кр. л. — кроющие листья; цв. б. — цветочные бугорки; прц. — прицветник; пт. — пестик; тч. — тычинка; лп. — лепесток; лс. — лист; к. н. — конус нарастания.
 Римскими цифрами обозначены этапы органогенеза

Помимо формирования листьев и междоузлий на II этапе органогенеза происходит заложение боковых вегетативных почек и последующий их рост.

Почки, не тронувшиеся в рост (почечка семени, боковые почки), а также верхушечные почки растущих побегов характеризуются определенным числом зачаточных листьев. Этот показатель по аналогии со злаками называется «емкостью» почки (Серебрякова, 1959). О динамике изменения емкости почек в онтогенезе можно судить по данным табл. 2.

Из таблицы видно, что количество листьев в почке посте-

пенно увеличивается, достигая максимума на VII—IX этапах, а затем уменьшается.

На II этапе органогенеза формируется габитус растения, и от его продолжительности в значительной степени зависит переход к генеративному развитию растений, а следовательно, и скороспелость.

Третий этап органогенеза зерновых бобовых растений характеризуется некоторым увеличением размеров конуса нарастания и формированием оси соцветия. Но в связи с тем, что у большей части зерновых бобовых растений соцветия малоцветковые, III этап протекает очень быстро и его трудно

Таблица 2

Емкость почки главного побега у бобов на разных этапах органогенеза (по Ахундовой, 1965)

Сорт	Этапы органогенеза										
	зрелое семя	I—II	III—IV	V	VI	VII—VIII	IX	X	XI	XII	
Местный из Баксан	4	8	8	11	12	13	12	12	4	3	
Русские черные	5	7	9	9	11	13	11	9	2	2	
Белорусские	5	5	5	8	10	13	10	11	6	4	
Херц Фрея	4	7	9	11	13	14	14	9	3	3	
Пикуловичский 1	4	4	7	9	12	15	14	12	4	3	
Аушра 22	4	6	6	8	8	14	14	10	7	4	

бывает отделить от последующего IV этапа. Исключением являются виды, имеющие верхушечные соцветия, например желтый люпин.

На четвертом этапе органогенеза бобовых, как и других видов, происходит формирование генеративной сферы растения. В зависимости от видовых особенностей оно осуществляется по-разному. У видов с открытым конусом нарастания, например вики, бобов, гороха, генеративная сфера растения отличается от вегетативной только тем, что в пазухах листьев образуются не вегетативные побеги, а генеративные — соцветия или непосредственно цветок. Одновременно с этим верхушечный конус нарастания, вплоть до формирования плодов в нижних ярусах, продолжает продуцировать новые листья и новые генеративные почки. У видов с «закрытым конусом» нарастания, например у желтого люпина, генеративная сфера растения представлена верхушечным многоцветковым соцветием с характерными прицветными листьями, морфологически отличающимися от листьев вегетативной сферы.

Наряду с этими крайними типами имеются промежуточные. Например, у кустовых форм фасоли обыкновенной тоже образуется верхушечная кисть с редуцированными листьями, но при этом верхушечный конус нарастания достигает IV эта-

па и так же, как и у растений с открытым конусом нарастания, некоторое время остается в деятельном состоянии, а затем засыхает.

С переходом к IV этапу органогенеза у зерновых бобовых растений наблюдается резкое изменение соотношения роста и дифференциации, с одной стороны, листа, с другой — конуса нарастания, который закладывается в пазухе этого листа (Ржанова, 1961). При формировании вегетативной сферы растения (на II этапе органогенеза) лист быстро дифференци-

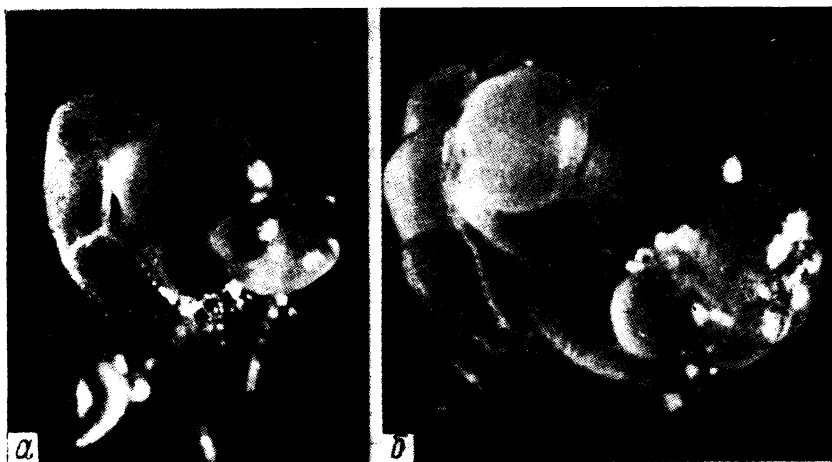


Рис. 5. Соотношение между дифференциацией листа и конуса нарастания на II (а) и IV (б) этапах органогенеза у бобов (по Ржановой)

руется, растет, а почка длительное время остается в слабо-дифференцированном состоянии.

Иное соотношение наблюдается в области генеративной сферы побега или соцветия. На IV этапе органогенеза у основания верхушечного конуса нарастания в пазухах листовых зачатков, еще до расчленения их на зачаточные листочки, закладываются конусы нарастания осей второго порядка. Эти конусы довольно быстро увеличиваются в размерах, делятся и образуют цветочные бугорки, в то время как лист остается еще мало дифференцированным.

Дифференциация листа начинается значительно позже (рис. 5). Процесс дифференциации генеративной сферы на IV этапе органогенеза проходит в закрытой почке.

Пятый этап характеризуется формированием органов цветка: двойного околоцветника, андроея (тычинок) и гинецея (пестика). В связи с однотипностью строения цветка зерновых бобовых растений формирование его у разных видов

проходит лишь с небольшими различиями. V этап органогенеза длительный и подразделяется на подэтапы. V_0 подэтап — формирование чашечки, которая образуется из периферийных слоев цветочного меристематического бугорка. Вся остальная часть цветочного бугорка остается недифференцированной. Чашелистики вначале закладываются почти одновременно, и цветок имеет более или менее правильную форму, но в дальнейшем отдельные из них начинают довольно быстро расти и цветок становится асимметричным. На V_1 подэтапе по периферии поверхности цветочного бугорка начинает появляться валик меристемы, на котором против каждого чашелистика очень быстро обособляются пять бугорков, представляющих собой зачаточные тычинки внешнего круга. Вслед за ними начинает формироваться второй внутренний круг тычинок, состоящий также из пяти меристематических зачатков. Одновременно с тычиночными бугорками второго круга появляются зачатки лепестков. В середине в виде открытого, еще несросшегося плодолистика формируется гинецей. В это время цветок еще открыт.

На V_2 подэтапе цветок бывает полностью закрыт чашелистиками и представлен в виде зеленого бутона, скрытого в листьях почки. Внутри бутона хорошо сформированы пыльники тычинок, пестик с завязью, коротким столбиком и рыльцем, начинают расти лепестки. Тычиночные нити в этот период еще раздельные. К концу V_2 подэтапа в пыльниках и семязпочках завязи происходит формирование археспория.

На шестом этапе органогенеза происходит микро- и мегаспорогенез. Чаще всего этот процесс у зерновых бобовых проходит в фазе зеленых бутонов, когда они еще закрыты листьями.

Седьмой этап характеризуется формированием мужского и женского гаметофитов (двухъядерной пыльцы и зародышевого мешка семязпочки). Каждый вид имеет специфические особенности этих процессов, с которыми можно познакомиться в эмбриологической литературе. Из ростовых процессов на этом этапе следует указать усиленный рост лепестков, которые в значительной мере превышают чашелистики, рост тычиночной трубки, завязи и рыльца. К концу VII этапа ядро генеративной клетки пыльцы приобретает характерную вытянутую форму и пыльца готова к опылению. Формирование же собственно гамет происходит после опыления во время прорастания пыльцевой трубки на рыльце.

Восьмой этап совпадает с фазой видимой бутонизации. В связи с тем что большая часть видов зернобобовых растений является строгими (облигатными) самоопылителями, этот этап для них имеет большое биологическое значение, так как внутри бутона происходит процесс опыления. У ряда видов

(вики, арахиса, чины) цветки клейстогамные, т. е., как правило, совсем не раскрываются.

Девятый этап — цветение. В отличие от перекрестно опыляющихся бобовых растений, у которых цветение связано с опылением и оплодотворением, у самоопыляющихся растений процесс цветения сводится лишь к раскрытию цветка, биологическое значение которого пока еще мало изучено. Как указывалось выше, у самоопыляющихся видов зернобобовых растений опыление, а часто и процесс оплодотворения в цветке проходят в фазу бутона. Во время цветения пыльники их бывают почти пустые, оставшаяся пыльца бурая и слипшаяся.

Таким образом, у зерновых бобовых растений в связи с их биологическими особенностями опыления имеет место нарушение последовательности этапов органогенеза. Опыление и оплодотворение, характеризующие, например у злаков, IX этап органогенеза, проходят одновременно с VIII этапом, цветение же происходит после того, как произойдет опыление, а часто и оплодотворение.

Десятый этап органогенеза характеризуется начальной дифференциацией зародыша семени, образованием проэмбрио и заложением семядолей и конуса нарастания точки семени. В это время происходит усиленный рост плода в длину и ширину, и к концу X этапа плод, как правило, достигает размеров, свойственных виду или той или иной форме.

На одиннадцатом этапе усиленно растут семена за счет отложения запасных веществ в семядолях. Одновременно с этим происходит дифференциация зародыша — формирование зародышевых листьев в почечке. В этот период вещества, находящиеся в околоплоднике, постепенно перетекают в семядоли, в связи с чем стенки плода становятся тонкими и менее сочными.

Двенадцатый этап органогенеза связан с созреванием семян. В это время происходит окончательный отток веществ в семядоли не только из плодовых створок, но и из семянной кожуры, а в конце — из всех органов растения, в результате чего однолетние растения отмирают. На этом этапе протекают биохимические процессы, связанные с превращением простых веществ в сложные запасные вещества.

Рассмотрение морфогенеза с точки зрения функционального значения формирующихся органов делает возможным выделить в жизненном цикле бобового растения три основных периода. Первый период — формирование и рост вегетативных органов — корней, стеблей, листьев, выполняющих важнейшие функции питания, дыхания, водоснабжения, синтеза и передвижения веществ внутри самого растения. Во второй период происходит образование соцветий и цветков — органов, подготавливающих и обеспечивающих процесс оплодотворения. Третий период характеризуется формированием плодов

и семян. Он является одновременно периодом старения материнского растения и началом онтогенеза нового поколения, возникающего в результате оплодотворения. Все три периода взаимосвязаны и взаимно обуславливают друг друга.

Если сопоставить три периода в онтогенезе бобового растения с этапами органобразования, то картина будет выглядеть следующим образом: первый период (формирование вегетативных органов) соответствует I и II этапам органогенеза; второй период (дифференциация генеративных органов) — III, IV, V, VI, VII, VIII этапам органогенеза; третий период (формирование и созревание плодов и семян) — IX, X, XI и XII этапам.

Таблица 3

Соотношение между фенологическими фазами и этапами органогенеза у зернобобовых растений (по Ржановой)

Фазы	Прорастание	Всходы	Первый настоящий лист	Ветвление	Бутонизация и цветение	Формирование и созревание семян	
Этапы органогенеза	I	II		III—IV V	VI—VII—VIII	IX—X	XI XII
Периоды	вегетативный рост			дифференциация генеративных органов		формирование и созревание семян	

Это лишь общие закономерности органогенеза, наряду с которыми каждый вид имеет свою специфику, особенно в период дифференциации генеративных органов (VI, VII—VIII этапы органогенеза).

Для физиологической характеристики видов и сортов зернобобовых растений большое значение имеет изучение продолжительности онтогенеза в целом, его отдельных периодов и этапов. Длина вегетационного периода зависит от наследственных особенностей вида, эколого-географических условий произрастания, а также метеорологических условий года.

Резкие колебания продолжительности вегетационного периода в связи с метеорологическими условиями года отмечаются по вике, гороху, бобам, фасоли, люпину (Леокене, 1963; Ржанова и др., 1963; Неклюдов, 1963; Митрофанов, 1963; Быковец и Дебелый, 1963; Ахундова, 1965; Шалыганова, 1961; Жуков, 1967; и др.).

Амплитуда изменчивости продолжительности вегетационного периода и отдельных этапов органогенеза в основном определяется наследственными особенностями сорта. Об этом

свидетельствует высокий коэффициент корреляции ($0,71 \pm \pm 0,047$) между отклонениями вегетационного периода у сортов гороха в отдельные годы выращивания (Фомин, 1967). Данные по продолжительности этапов органогенеза и периодов онтогенеза у разных видов и сортов зернобобовых растений имеются в работах Е. И. Ржановой (1961, 1962), Чжу Чжи Инь (1961), О. И. Шалыгановой (1961), В. А. Пронина (1962), В. А. Ахундовой (1965), А. И. Жукова (1967) и др.

Перед селекцией зернобобовых растений поставлена задача выведения скороспелых и одновременно продуктивных сортов. В практике до настоящего времени принято считать, что скороспелость в основном определяется длительностью межфазного периода всходы — цветение. Он складывается из периода роста и формирования вегетативных органов, периода дифференциации генеративных органов, которые не одинаковы как в отношении реакции на факторы внешней среды (температура, влажность, свет), так и по амплитуде изменчивости.

О продолжительности отдельных периодов в онтогенезе зернобобовых растений можно судить по данным табл. 4.

Таблица 4

Средняя продолжительность отдельных периодов онтогенеза у разных видов и сортов зернобобовых растений (в днях) (по Ржановой, Ахундовой и Шалыгановой)

Вид, сорт	Формирование и рост вегетативных органов	Формирование и рост генеративных органов	Формирование и созревание плодов и семян
Вика Альговская 31—292	31	20	26—30
Вика Камалинская А-611	18	34	25
Горох Омский местный	29	29	32
Горох Рамонский 77	12	32	22
Бобы Херц Фрея	28	36	52
Бобы Русские черные	10	32	51
Фасоль Киевская 5	29	34	58
Фасоль Сакса	10	29	38
Люпин Войко III	37	28	55
Люпин Боррэ	29	20	42
Люпин Новозыбковский	23	20	48

Изменчивость продолжительности вегетационного периода у разных видов и сортов зернобобовых растений в значительной мере определяется временем формирования и роста вегетативных органов. По этому признаку имеются наибольшие различия как между отдельными сортами, так и в пределах одного сорта в зависимости от эколого-географических и метеорологических условий года. Например, амплитуда изменчивости длины периода от появления всходов до терминации

первого цветка у исследованных сортов гороха находится в пределах от 1 до 29 дней. У таких сортов, как Ранний зеленый 33, Ранний консервный 20/21, Метеор Шарка, Ранний мозговой 14, первые зачаточные цветки появляются на 1—4-й день после всходов; у сорта Омский местный, пелюшка Стендская — на 23—29-й день. Еще в большей степени различия по первому периоду обнаруживаются у разных сортов бобов.

Сорта, относящиеся к северной и горнодагестанской экологическим группам, имеют сравнительно небольшую (от 1 до 13 дней) продолжительность первого периода. У сортов средневропейской группы, особенно происходящих из Германии и северо-западных районов Европы, этот период доходит до 30 дней. Величина коэффициента корреляции между продолжительностью вегетационного периода в целом и периодом от появления всходов до заложения первого зачаточного цветка, например у гороха, в отдельные годы бывает очень высокий — от $0,74 \pm 0,205$ до $0,81 + 0,100$.

Для характеристики сортов по их скороспелости большое значение имеет установление длины периода формирования и созревания плодов и семян. По длительности этого периода виды и сорта также не одинаковы, но колебания значительно меньше, чем по первому периоду.

Продолжительность этапов органогенеза у отдельных видов и сортов зернобобовых растений дана в табл. 5.

Как можно видеть из данных таблицы, между видами и сортами зернобобовых растений имеются существенные различия по длительности прохождения отдельных этапов органогенеза, которые обуславливают ряд важных морфологических и физиологических признаков растений. Виды и сорта с длинным I и II этапами органогенеза характеризуются большим коэффициентом ветвления. Продолжительностью III—IV этапов органогенеза определяется длина соцветия. Так, у видов люпина, имеющих соцветие в виде длинной верхушечной кисти, эти этапы проходят очень медленно (17—19 дней). Различия имеются и по XI этапу, продолжительностью которого определяются крупность и вес семян. По VI, VII и VIII этапам органогенеза различия между видами и сортами зернобобовых растений незначительны.

В процессе развития и дифференциации верхушечных меристем и формирования генеративных органов происходят коренные изменения в направленности оттока питательных веществ из органов растения. Так, например, у гороха с началом появления плодов в нижних двух-трех ярусах генеративной сферы пластические вещества направляются прежде всего к ним и в меньшей степени к конусу нарастания, в связи с чем меристематическая деятельность его резко снижается. Образование новых ярусов генеративной сферы происходит до тех пор, пока развитие в нижних ярусах не достигнет X или

Таблица 5

Средняя продолжительность этапов органогенеза в онтогенезе
зернобобовых растений (в днях)
(по Ржановой, Ахундовой, Шалыгановой)

Культура и сорт	Этапы органогенеза										
	I—II	III—IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Вика											
Льговская 31—292	31	5	5	4	3	3	13*	5	8		
Камалинская А-611	18	6	6	8	7	7	12	5	8		
Горох											
Омский местный	29	4	12	3	5	5	5	9	9	9	
Рамонский 77	12	7	10	4	5	5	3	10	7	9	
Бобы											
Херц Фрея	28	5	20	4	4	3	23	10	19		
Русские черные	10	4	15	5	5	3	25	13	13		
Фасоль											
Сакса	10	4	10	6	5	4	6	7	12	13	
Люпин											
Боррэ (кормовой)	29	17	6	4	4	6	5	7	18	12	
Новозыбковский (алкалоидный)	23	19	4	5	4	7	7	8	20	13	

* IX — X этап.

XI этапов органогенеза. С этого момента верхушечный конус нарастания перестает функционировать, и все цветки, заложённые выше 3—4-го ярусов, задерживаются в развитии и часто не дают плодов. Такая закономерность наблюдается почти у всех зернобобовых растений.

Требования практики к разным сортам зернобобовых растений в отношении продолжительности этапов органогенеза должны быть различными. Для кормовых целей лучше подойдут сорта с длительным II этапом, обуславливающим нарастание вегетативной массы. При выращивании на зерно для ряда районов возделывания бобовых растений очень важно подбирать сорта с короткими этапами формирования и созревания плодов и семян. Среди овощных сортов бобовых растений наиболее ценными, наряду с высокой сахаристостью и содержанием витаминов, являются сорта с максимально растянутым периодом технической зрелости, который соответствует, например, у гороха и фасоли XI этапу органогенеза. Быстрое прохождение этого этапа органогенеза приводит к перезреванию, а следовательно, к потере качества сырья для консервной промышленности, например у зеленого горошка. Таким образом, изучение видов и сортов бобовых растений по продолжительности периодов и этапов органогенеза имеет не только теоретическое, но и практическое значение.

Реакция зерновых бобовых растений на температурный и световой режимы

Зерновые бобовые растения в отношении температурного, светового и других факторов среды имеют специфические особенности. По реакции на температурный режим все виды и сорта зерновых бобовых растений можно разделить на две группы. К первой относятся растения, мало требовательные к температурам, способные при соответствующих условиях влажности расти и развиваться при широкой амплитуде температурного режима. Это бобы, горох, вика, чина, чечевица и др. Наряду с этой группой растений имеются виды, нормальное развитие и рост которых проходят при сравнительно высоких температурах, — соя, многие виды и сорта фасоли, а также новые культуры зернобобовых — бархатные бобы, канавалия, вигна, голубиный горох. Прорастание семян первой группы растений может проходить при низких плюсовых температурах порядка 2—3°, второй группы — от 10 до 20°.

Значительная часть видов и сортов зерновых бобовых растений слабо или почти не реагирует на яровизацию семян. Данные географических опытов Всесоюзного института растениеводства, а также исследования А. С. Васильева (1937) и других авторов показывают, что такие культуры, как нут, горох, бобы, чина, чечевица, при яровизации семян очень незначительно (на 1—3 дня) ускоряют развитие от всходов до цветения. Еще менее эффективна яровизация семян для развития сои и фасоли. У фасоли стадия яровизации очень короткая и проходит при сравнительно высоких температурах: у северных сортов при 8°, у южных форм тропического происхождения при 14—16°, а у вьющихся сортов при выращивании в Сухуми — при 22—24° (Иванов, 1955). Наиболее четкие данные по яровизации семян имеются по однолетнему желтому люпину: яровизация семян однолетнего люпина в условиях г. Томска обеспечивала устойчивое вызревание семян и сокращала вегетацию на 20—25 дней (Сапожжникова, 1938).

Краткие сведения о фотопериодической реакции бобовых относятся к 30-м годам настоящего столетия (Дорошенко и Разумов, 1929; Муратова, 1931; Говоров, 1933). Довольно много работ по влиянию света на рост и развитие бобовых растений появилось за последнее десятилетие в связи с вновь возросшим интересом к этим важным культурам со стороны специалистов и практиков сельскохозяйственного производства (Верещака, 1959; Ковалев, 1959; Sojka, 1959; Teltscherova, 1959; Evans, 1959; Львова, 1959; Ржанова, 1957—1965; Ахундова, 1963—1965; Пащенко, 1964, и др.).

Уже в ранних работах, проведенных во Всесоюзном институте растениеводства (1930—1935 гг.), большинство видов и форм зерновых бобовых растений было отнесено к длинно-

дневным растениям (вика, горох, бобы, чина, чечевица и др.). К короткодневной группе относились лишь южные культуры, в том числе соя и некоторые формы фасоли. Кроме того, были выделены нейтральные формы.

Долгое время о фотопериодической реакции бобовых растений судили лишь по сокращению периода от всходов до цветения, причем часто в опытах имелось ограниченное число вариантов по длине дня, не позволявшее выявить полностью фотопериодическую реакцию растений. В этих опытах не учитывалась реакция растений в отдельные периоды и этапы онтогенеза.

Исследование биологии развития бобовых растений, в том числе и фотопериодической реакции, в естественных и искусственных контролируемых условиях с одновременным изучением этапов онтогенеза позволило выявить некоторые специфические особенности, обусловленные прежде всего наличием большого запаса питательных веществ у этих растений (Ржанова, 1966). По степени выраженности реакции на длину дня зерновые бобовые растения можно разделить на две основные группы. Первая группа включает формы с четко выраженной фотопериодической реакцией, растения которой при неблагоприятной для развития длине дня не только не зацветают, но и не переходят к формированию генеративных органов; их конус нарастания в течение всего времени остается на II этапе онтогенеза. Это могут быть длиннодневные или короткодневные растения. Вторая группа объединяет растения с менее четко выраженным требованием к длине дня в том отношении, что эти растения при любом фотопериоде переходят к дифференциации конуса нарастания и формированию генеративных органов, хотя и в разные сроки. Это формы, реагирующие количественно, т. е. они могут цвести как на коротком, так и на длинном дне, но гораздо раньше — при одной длине дня и позже — при другой. В связи с этим они могут быть отнесены к необлигатным растениям длинного или короткого дня, так как их цветение не обязательно должно проходить при какой-то определенной продолжительности освещения.

Однако такое деление еще не вскрывает всего разнообразия фотопериодической реакции и тем более видовую и сортовую специфику бобовых по этому признаку. Одной из особенностей однолетних бобовых, в частности крупносеменных форм, является сравнительно ранняя дифференциация конусов нарастания, а в связи с этим и быстрый переход к репродуктивному развитию, обусловленный большим запасом питательных веществ в семенах.

Специальные опыты по выяснению значения запаса питательных веществ для процесса развития показали, что благодаря большому количеству питательных веществ у ряда

сортов бобов, гороха и фасоли дифференциация конусов нарастания может проходить при выращивании растений в абсолютной темноте на дистиллированной воде, т. е. при исключении корневого минерального питания и условий для фотосинтеза (Ржанова, Ахундова, Петухова, 1965).

Учитывая вес семян и реакцию растений на продолжительность освещения, все виды зерновых бобовых, относящиеся к трибе виковых, можно распределить следующим образом. Различные виды вик, характеризующиеся сравнительно мелкими семенами, имеют четко выраженную, альтернативную реакцию на фотопериод. Среди сортов гороха наряду с формами, характеризующимися четкой фотопериодической реакцией, имеются сорта с нейтральной реакцией, они чаще всего скороспелые и с крупными семенами. У бобов, семена которых по сравнению с викой и горохом еще более крупные, почти все сорта и формы являются нейтральными.

Безусловно имеет значение не только количество запасных питательных веществ, но и их качество — химический состав и соотношение отдельных веществ. К сожалению, этот вопрос еще почти совершенно не изучен.

Исследования показали, что реакция зернобобовых растений на свет в разные периоды онтогенеза не одинакова и также находится в тесной связи с запасом питательных веществ в семенах. В период формирования и роста вегетативных органов растения меньше реагируют на изменение светового режима, хотя и здесь проявляются сортовые различия, обусловленные весом и крупностью семян. У крупносеменного сорта Уладовский фиолетовый во всех вариантах фотопериода и качества света развитие в первый период шло одинаковыми темпами (18 дней). У мелкосеменного сорта Пикуловический I по вариантам опыта наблюдались значительные различия, причем наметилась явная тенденция сокращения этого периода при увеличении продолжительности освещения. Такая же реакция по первому периоду у этого сорта имела место при выращивании на красном свету.

Различия между сортами имели место и по периоду дифференциации генеративных органов, здесь также проявились сортовые особенности в связи с крупностью семян. У мелкосеменного сорта Пикуловический I разница по темпам развития в вариантах опыта значительно больше и, так же как в первый период, выявилась четкая тенденция в сторону удлиненности. При сокращении фотопериода и при выращивании растений на синем свету наблюдается задержка дифференциации органов цветка (V этап).

Наиболее чувствительным периодом в онтогенезе бобового растения по отношению к свету является период формирования и созревания плодов и семян. Последние этапы онтогенеза проходят в то время, когда запасы питательных веществ

в семенах уже полностью израсходованы и поэтому растение более чувствительно к изменению факторов среды, в том числе и к свету. Наибольшая задержка в развитии растений в условиях несвойственного фотопериода и качества света отмечена во время роста плодов и дифференциации почечки зародыша (X этап органогенеза).

Так, колебания в продолжительности X этапа у бобов сорта Пиколовический 1 в опытах с различным фотопериодом и качеством света находились в пределах 14—35 дней, а у сорта Уладовский фиолетовый — 23—31 день. Эти опыты с бобовыми еще раз подтвердили, что нельзя судить об отношении растений к фактору света по одному какому-либо периоду, например по зацветанию. Если учитывать только этот показатель, то большинство сортов следует отнести к группе глубоко нейтральных, на что указывает ряд авторов, в частности В. Н. Пашенко (1964), исследовавший 70 сортов и форм бобов из коллекции ВИРа. Однако нейтральность бобов и других зернобобовых культур является относительной, так как темпы прохождения отдельных этапов органогенеза при разных световых режимах неодинаковы, причем различия эти больше на последних этапах, связанных с формированием и созреванием плодов и семян.

Наблюдения за развитием бобовых и анализ литературных данных по фотопериодической реакции других культур позволили несколько уточнить и расширить обычно принятую схему классификации растений в отношении фотопериодов (рис. 6).

Согласно этой схеме, группа длиннодневных растений включает: а) истинно длиннодневные растения, развитие которых проходит лишь на длинном дне и на всех этапах органогенеза ускоряется по мере увеличения длины дня; б) длиннодневные растения, развитие которых быстрее проходит при определенной, оптимальной для каждой формы длине дня; при более коротком или длинном дне генеративное развитие, как

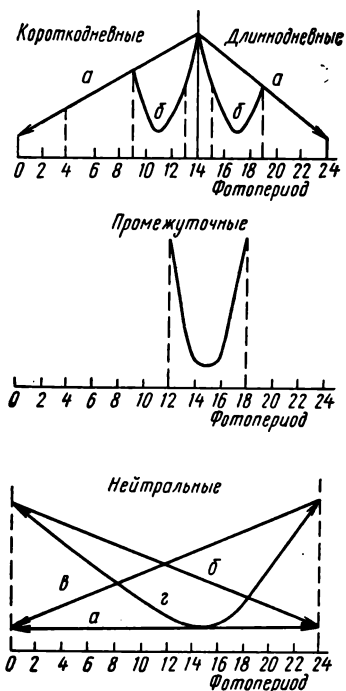


Рис. 6. Схема классификации бобовых растений по фотопериодической реакции:

а, б, в, г — группы растений (пояснения в тексте)

правило, сильно задерживается, а в отдельных случаях может совсем исключаться. Такие же подгруппы можно выделить и среди короткодневных растений: а) истинно короткодневные растения, ускоряющие генеративное развитие по мере сокращения продолжительности освещения (до критической длины, определяемой возможностью осуществления нормального фотосинтеза); б) короткодневные растения, ускоряющие развитие при оптимальном коротком фотопериоде. При непрерывном освещении дифференциация генеративных органов у этой группы растений не происходит.

Следующая группа — это растения, генеративное развитие которых осуществляется при сравнительно узком пределе длины дня. Чаще всего этот возможный предел развития лежит между 14 и 16 час освещения. В иных условиях развитие или не проходит совсем или сильно задерживается.

Отдельные представители этой группы были известны очень давно, например, тропическое бобовое растение тэфразия, описанное Г. Мак-Клиллендом в 1924 г., отнесенное В. Гарнером и Н. Аллардом к группе промежуточных или узкоспециализированных растений (Мошков, 1961). Примерами таких растений могут служить микания (*Micania scandens*) и фасоль (*Phaseolus polystachus*), зацветающие при длине дня от 12 до 16 час, а при продолжительности дня меньше 12 или больше 16 час остающиеся в вегетативном состоянии (Ван дер Вин, Мейер, 1962).

Исследования, проводимые нами, показали, что к этой группе относится наибольшее число видов и сортов. По данным наших опытов (Ржанова, 1966), в нее вошли почти все виды и сорта вики и ряд сортов гороха (Июльский 303, Рудукай, пелюшка Стендская).

Последняя и довольно обширная группа — нейтральные растения (понимая под нейтральностью лишь возможность перехода растений к генеративному развитию при широкой амплитуде изменчивости фотопериода). Среди нейтральных растений мы выделяем: а) истинно нейтральные, у которых при всех фотопериодах развитие проходит почти одновременно; б) нейтральные, ускоряющие генеративное развитие на длинном дне; в) нейтральные, ускоряющие развитие на коротком дне; г) нейтральные, ускоряющие развитие при длине дня, являющейся предельной для развития истинно длиннодневных и короткодневных растений — от 14 до 16 час. Таким образом, среди нейтральных растений выделяются те же подгруппы, какие характерны для группы длиннодневных и короткодневных растений.

К этой группе относятся все сорта и формы бобов, причем среди них есть нейтральные длиннодневные (Русские черные) и нейтральные, развитие которых быстрее проходит при длине дня от 14 до 16 час (Омские, Дагестанские черные, Херц

Фрея, Аушра и др.). Сюда же вошли многие сорта фасоли обыкновенной, реагирующие на фотопериод главным образом на последних этапах органогенеза. Среди форм фасоли обыкновенной имеются истинно нейтральные, нейтрально-длиннодневные (Феномен, Сакса без волокна 615) и нейтрально-короткодневные (Стелла).

Фотопериодическая реакция бобовых растений находится в тесной связи с изменением спектрального состава света. Опыты с длиннодневными, короткодневными и нейтральными бобовыми растениями показали, что действие света, различного по спектральному составу, быстрее обнаруживается в условиях фотопериодов, несколько отклоняющихся от оптимума. При фотопериодах с оптимальной продолжительностью дня той или иной формы, при наличии всех других благоприятных условий среды существенных различий в развитии при разном качестве света не наблюдается (Ржанова, Ахундова и др., 1961). Исследования показали, что при определенных сочетаниях фотопериода и света, различного по спектральному составу, выявляется большой диапазон изменчивости форм, отличающихся по продолжительности отдельных этапов органогенеза, по ростовым процессам и другим признакам. В этих условиях даже хорошо отселекционированные, чистые сорта могут превратиться в сорта популяции с наличием большого разнообразия форм. Такого рода данные получены также по сое (Чжу Чжи Инь, 1961) и по просу (Куперман, Шлейфер, 1961). Эти закономерности могут быть использованы в селекционной практике.

Потенциальная и реальная продуктивность плод- и семяобразования зернобобовых растений

Семенная продуктивность растения обуславливается наследственностью и условиями выращивания растений как в предшествующий период, так и во время самого процесса формирования и созревания плодов и семян. Наследственные возможности плод- и семяобразования растений, как правило, больше чем реализуемые, поэтому введено понятие потенциальной и реальной семенной продуктивности (Старикова, 1963). Потенциальную продуктивность растений принято определять по числу плодов, которое могло бы образоваться при 100%-ном плодоцветении¹. Однако при таком определении не учитывается число цветков, заложенных на растениях, из которых далеко не все доходят в своем развитии до фазы цветения. Поэтому, в отличие от вышеуказанного определения, под потенциальной продуктивностью плод- и семяобразова-

¹ Плодоцветение — отношение между числом цветков и числом плодов.

ния следует понимать общее число заложённых зачатков (цветков, семяпочек), в результате развития которых при оптимальных условиях внешней среды могли бы образоваться вполне зрелые плоды и семена (Ахундова, 1965; Ржанова, Дмитриева, 1969). Под реальной продуктивностью понимается среднее число плодов и семян, продуцируемых одним растением. Данные по продуктивности плодово- и семяобразования бобовых растений приводятся в работах Е. В. Шпорт (1963), В. А. Ахундовой (1965), Е. И. Ржановой и Г. А. Дмитриевой (1969).

Потенциальная и реальная продуктивности плодово- и семяобразования в значительной степени обуславливаются морфологической структурой, или габитусом растений, отсюда в практике и принято говорить о структуре урожая. Габитус растения определяется темпами роста и дифференцировки конусов нарастания на отдельных этапах органогенеза. На II этапе органогенеза происходит заложение ярусов вегетативной сферы растения, а следовательно, почек и побегов ветвления. В период дифференциации и роста органов цветка (V, VI, VII этапы) формируется генеративная сфера — число ярусов и цветков вдоль побега. Период формирования и созревания плодов и семян (IX, X, XI, XII этапы) является заключительным, так как в это время определяется реальная продуктивность растений, т. е. то, ради чего человек возделывает растения.

Потенциальная и реальная продуктивность у разных видов зернобобовых культур неодинаковы. Данные по бобам представлены в табл. 6.

Таблица 6

Среднее число цветков, заложившихся на главном побеге у разных сортов бобов (по Ахундовой, 1965)

Сорт	Среднее число		Процент зрелых плодов от числа заложённых цветков
	заложённых на побеге цветков	зрелых плодов	
Русские черные	81	10	12,35
Белорусские	120	6	5,00
Херц Фрея	142	17	11,97
Уладовский фиолетовый	151	30	19,20
Примус	170	18	10,50
Тик	181	17	9,40

Как видно из таблицы, особенно много цветочных зачатков образуют мелкосеменные позднеспелые сорта (Тик, Примус). Крупносеменные раннеспелые сорта бобов (Русские черные) закладывают меньше зачаточных цветков. Независи-

мо от сорта в соцветиях средних ярусов побега бывает больше цветков, чем в нижних и средних. Эти данные показывают, что реальная продуктивность плодообразования у бобов небольшая, в зависимости от сорта она колеблется от 5 до 19—21 %.

Процент реальной продуктивности плодообразования в значительной степени зависит от метеорологических условий и в отдельные годы может резко изменяться. Так, у сорта Полевая жемчужина реальная продуктивность плодообразования была равна в 1962 г. 22,29 %, в 1963 г. — 12,0 %, у сорта Херц Фрея в 1963 г. — 11,62 %, а в 1964 г. — 25,24 %.

У *Vicia faba* L. существует большой разрыв между числом заложённых цветков и числом созревших плодов (Soper, 1952; Hodgson, Blackman, 1956; Greenwood, 1959; Riedel, Wort, 1960).

В течение онтогенеза большое число бутонов, цветков и молодых плодов опадает. Опадение бутонов начинается в тот период, когда дифференциация цветков двух-трех нижних ярусов находится на VI этапе органогенеза (в пыльниках идет образование тетрад). Процент опадающих бутонов в этот период небольшой и составляет 1,23—3,25 от всех заложённых цветочных зачатков побега. Помимо бутонов опадают цветки и плоды. Массовое их опадение происходит в то время, когда в двух-трех нижних ярусах побега наблюдается цветение и образование плодов.

Плодообразование еще не определяет общую семенную продуктивность бобовых растений, так как в плоде образуется не одно семя, а несколько. Исследования потенциальной и реальной семенной продуктивности у двух сортов бобов показали, что семена образуются не из всех заложённых семяпочек. Процент семяпочек, давших семена, у сорта Русские черные был равен 75, 33, у сорта Херц Фрея — 84, 50 (Ахундова, 1965).

Процент нормально развитых семян у бобов будет различным в зависимости от расположения плода на побеге. У большинства сортов наибольшее число семян имеют плоды 2-го и 3-го ярусов генеративной сферы.

Примерно такие же различия имеются между сортами и по фактической продуктивности семяобразования. Эти данные интересны в том отношении, что они показывают, насколько еще недостаточно используются потенциальные возможности растения. Задача повышения реальной продуктивности растений, приближение ее к потенциальной является чрезвычайно важной не только для бобовых, но и для других культурных растений.

В таблице 7 приведены сравнительные данные, характеризующие сорта гороха по общей продуктивности растений. Данные таблицы показывают, что два сорта гороха при до-

вольно близких показателях потенциальной продуктивности растений (среднему числу ярусов в генеративной сфере, потенциальному числу плодов на растении, потенциальному числу семян) значительно отличаются по фактической продуктивности. Фактическая продуктивность плодообразования, выраженная в процентах по отношению к общему числу заложённых цветков, составляет у гороха сорта Ранний мозговой 14—46,8%, а у сорта Крупноплодный Г-20 — 31,1%, а семенная продуктивность соответственно — 31,4 и 19,9%.

Таблица 7

**Сравнительные данные по продуктивности двух сортов овощного гороха (средние числа за 5 лет)
(по Ржановой, Дмитриевой)**

Показатели	Ранний мозговой 14	Крупноплодный Г-20
Среднее число ярусов генеративной сферы . . .	13,70	12,10
Среднее число ярусов с плодами	6,40	3,60
Среднее число плодов на одном ярусе	1,06	1,06
Потенциальное число плодов на растении	14,50	12,80
Фактическое число плодов на растении	6,78	3,82
Среднее число семян в плоде	6,74	7,80
Потенциальное число семян на одном растении	97,70	94,40
Фактическое число семян на одном растении	45,70	29,80
Среднее число семян на один плод	4,53	4,95
Общее число семян на одно растение	30,70	18,90
Фактическая плодородность растения в % от его потенциальной продуктивности	46,80	31,30
Фактическая семенная продуктивность растения в % от потенциальной продуктивности	31,40	19,90

Проблема повышения продуктивности плодо- и семяобразования очень сложная. Решение ее затрудняется тем, что причины гибели репродуктивных зачатков на разных этапах органогенеза могут быть различными и зависят как от внутренних, так и от внешних факторов. Поэтому для решения этой проблемы требуются глубокие комплексные исследования, объединяющие усилия ученых разных специальностей: биологов развития, физиологов, эмбриологов, растениеводов, селекционеров, энтомологов и др.

Продолжительность жизни семян различных видов зернобобовых культур

По продолжительности жизни семена многих видов семейства Leguminosae относятся к макробиотической группе, характеризующейся свойством длительное время сохранять всхожесть семян — от 15 до 100 лет (Ewart, 1908; Крокер, Бартон, 1955). В эту группу в основном входят те представи-

тели бобовых, семена которых имеют твердые покровы. Продолжительность жизни их семян 50 и более лет, причем многие из них сохраняют высокий процент всхожести. Например, по данным Крокера (1950), семена донника (*Melilotus gracilis*) после 58 лет хранения имели всхожесть 28%.

Семена большинства культурных видов бобовых растений относятся к типу мезобиотиков с продолжительностью жизни от 3 до 15 лет. Всхожесть семян зерновых бобовых культур сохраняется от 2 лет (соя, арахис) до 20—30 лет (маш, фасоль рисовая и другие мелкосеменные виды фасоли). Семена видов зернобобовых растений с твердой кожурой, как правило, более длительное время сохраняют высокую всхожесть. Так, например, дикие виды гороха, имеющие твердокаменные семена, могут сохранять всхожесть от 15 до 20 лет.

В отношении изучения возраста семян бобовых представляют интерес исследования, проводимые в ВИРе по долгосрочному хранению семян в специально приспособленных хранилищах при температуре от 16,5 до 22,4° и влажности от 46,0 до 60,5%. Влажность семян при этом составляет от 10,7 до 12,9%.

Исследования показали, что при длительном хранении семян бобовых растений происходят существенные изменения физико-химических свойств белков (Иконникова, 1965). По мере старения в белковом комплексе семян уменьшается содержание наиболее реакционноспособных водорастворимых белков и увеличивается количество белков сложных, солерастворимых. Содержание щелочерастворимой фракции белков изменяется незначительно. Степень изменений у различных групп бобовых культур неодинакова.

В семенах люпина значительное изменение фракционного состава белка начинается после 6—7 лет хранения, при этом происходит прогрессирующее уменьшение водорастворимых белков и увеличение солерастворимых белков, приводящее на 10—12-м годах хранения к полной потере всхожести.

Виды, относящиеся к трибе виковых, по возрастной устойчивости белков автором делятся на две группы: к первой относятся нут и бобы, белки семян которых мало изменяются в течение 9—12 лет; ко второй — горох и чечевица, у которых после 8—12-летнего хранения семян происходят значительные изменения белков, в связи с чем семена быстро теряют всхожесть.

У видов, относящихся к роду фасолевых, который является филогенетически более молодым, содержание водо-, соли- и щелочерастворимых белков при 12- и даже при 16-летнем хранении практически не изменяется. Семена этих растений в течение 12—16 лет сохраняют высокую ферментативную активность и всхожесть (табл. 8).

Данные таблицы показывают, что у фасоли и бобов после

10 лет хранения амилазная и каталазная активность водорастворимой фракции белков остается довольно высокой и мало отличается от таковой у исходных образцов. Белки семян гороха и люпина теряют активность каталазы, что резко снижает всхожесть семян.

При длительном хранении семян снижается интенсивность дыхания. При этом потеря всхожести семян происходит быстрее, чем падение интенсивности дыхания. Высокая интенсивность дыхания не всегда соответствует высокой всхожести семян (Адамова, 1966).

Установлена прямая связь между всхожестью и энергией прорастания семян бобовых: чем больше в процессе хранения изменяется энергия прорастания, тем быстрее они теряют всхожесть. Падение энергии прорастания и всхожести семян бобовых быстрее наблюдается в том случае, когда формируется и уборка их происходят во влажных климатических условиях. Поэтому всхожесть лучше сохраняется у семян южной репродукции, чем северной.

Таблица 8

Влияние продолжительности хранения семян зерновых бобовых культур на ферментативную активность белковых фракций (по Иконниковой, 1965)

Культура, сорт	Продолжительность хранения семян	Всхожесть семян, %	Ферментативная активность белковых фракций*					
			водорастворимой		водосолеустойчивой		солеустойчивой	
			ам-лаза	ката-лаза	ам-лаза	ката-лаза	ам-лаза	ката-лаза
Люпин	исходное	63	92	следы	0	0	0	0
	12 лет	1	10	0	0	0	0	0
Горох сорт Капитал	исходное	100	86	6	—	—	0	0
	15 лет	2	10	0	—	—	0	0
Бобы Русские черные	исходное	95	262	8	0,4	8	—	—
	9 лет	95	209	16	0,4	11	—	—
Фасоль Краснодарская 19305	исходное	99	164	49	8,0	10	—	—
	10 лет	75	140	34	18,0	9	—	—

* Определение проводилось непосредственно в растворах белков.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫЕ ВЕЩЕСТВА ЗЕРНОБОБОВЫХ РАСТЕНИЙ

Физиологически активные вещества представляют собой продукты нормального обмена веществ растений, регулирующие рост, а в ряде случаев и развитие растений. По характе-

ру действия на растение они могут быть отнесены к растительным гормонам (фитогормонам). Несмотря на то что растительные организмы обладают способностью синтезировать эти вещества, во многих случаях добавление их извне оказывает положительное влияние на растение, особенно когда уровень их содержания в растении и отдельных органах бывает недостаточно велик.

Среди известных физиологически активных веществ наиболее изученными являются ауксины, в частности β -индолилуксусная кислота (ИУК), а также другие производные индола и нафталина (индолилмасляная, индолилпропионовая, α -нафтилуксусная кислота и др.).

Широкую известность получили гиббереллин и гиббереллиноподобные вещества, встречающиеся как у низших, так и у высших растений. Физиологическая природа действия ауксинов и гиббереллинов различна, а часто противоположна. В последнее время стала известна группа веществ, получивших название кининов, или цитокининов, которые оказывают стимулирующее действие на процессы деления клеток. Сильным действием обладает, например, кинетин (6-фурфурил-аминопурин).

Сравнительное изучение реакции бобовых растений на обработку семян гиббереллином и ауксином показало, что из ряда исследованных видов и сортов — вика одноцветковая, вика посевная (сорта Льговская и Степная), горох посевной (сорт Аброзия и Рамонский 77), соя посевная (сорта Десма, Блеки и Амурская), чина Танжерская — наиболее отзывчивыми оказались вика Льговская и горох Рамонский 77 (Якушкина, Вершинина, 1964).

Представляют интерес некоторые данные по содержанию и распределению эндогенных и экзогенных ауксинов в тканях зернобобовых растений (Scott, Briggs, 1963). Опыты по изучению распределения ауксинов проводились в тканях этиолированных и зеленых проростков гороха. Наибольшее количество эндогенной индолилуксусной кислоты (ИУК) в проростках, росших в темноте, найдено в верхней части растений, причем содержание ее уменьшалось в базипетальном направлении. Содержание ИУК в этиолированных проростках гороха было в два раза ниже, чем в зеленых проростках, выращенных на свету. Сходные данные были получены в опытах по изучению влияния света на поглощение и передвижение меченой ИУК^{1-С} в зеленых отрезках молодых и закончивших рост междоузлий стебля 10—12-дневных растений гороха. Эти исследования показали, что отрезки зрелых междоузлий интенсивнее поглощают из раствора ИУК, чем молодые; в обоих случаях поглощение на свету было почти в два раза больше, чем в темноте. В условиях темноты ИУК накапливалась главным образом на концах отрезков, а в средней

части, как правило, отсутствовала. Однако при освещении этих отрезков поглощение ИУК увеличивалось и распределение ее было равномерным. В условиях темноты транспортирование ИУК шло строго базипетально, а на свету наряду с базипетальным направлением наблюдалось акропетальное передвижение. При увеличении интенсивности света действие его на поглощение ИУК значительно повышалось, в связи с чем усиливались ростовые процессы. При локальном освещении отдельных зон длинных отрезков стебля действие света было приурочено лишь к тем участкам, которые освещались. Авторы высказывают предположение, что свет усиливает поглощение ИУК вследствие локального использования энергии фотосинтеза.

Довольно много работ, касающихся влияния гиббереллина на ауксиновый обмен зернобобовых растений и совместного действия этих веществ на ростовые процессы. В. К. Яворской (1965) изучалось содержание ауксина в зонах роста корня гороха (сорт Виктория Миндорфская) при активации роста гиббереллином. Определение ростовых веществ показало, что максимальная активность свободных ауксинов оказалась в зоне растяжения корня, минимальная — в меристематической зоне. Суммарная активность свободных ауксинов зон растяжения и корневых волосков была значительно больше в варианте с гиббереллином, чем в контроле. Противоположная картина наблюдалась в отношении связанных ауксинов: максимальная активность их приходилась на меристематическую зону, причем гиббереллин резко снижал суммарную активность связанного ауксина.

Кроме гибберелловой кислоты на соотношение связанных и свободных ауксинов в тканях зернобобовых растений оказывает влияние свет разного спектрального состава. В опытах по изучению действия различных участков спектра на метаболизм радиоактивной ИУК в проростках фасоли было показано, что красный свет усиливает процесс овязывания ауксинов, а темнота и синий свет способствуют переходу ауксинов в свободное состояние (Fletcher, Zalik, 1965).

Известно, что обработка проростков карликового гороха гибберелловой кислотой приводит к значительному увеличению ауксина в верхушечных почках. Исследования показали, что водные вытяжки из верхушек проростков, обработанных гибберелловой кислотой, обладают в 3—4 раза большей активностью превращения триптофана в ауксин (воднорастворимый), чем вытяжки из контрольных растений (Susumu, Muir, 1964). Однако по активности превращения триптофана в эфирорастворимый ауксин (отождествленный с ИУК) различий между вытяжками из опытных и контрольных растений не наблюдалось. Под влиянием гибберелловой кислоты усиливается транспорт ИУК к верхушечной почке, особенно при

использовании высоких концентраций. Установлено, что в диффузатах из верхушек проростков, обработанных гиббереллином, отсутствуют ингибиторы роста. Разрушения ИУК (*in vivo*), как в тканях контрольных растений, так и в тканях опытных растений, не наблюдалось. Авторы делают вывод, что увеличение количества диффундирующего ауксина в верхушечных почках карликового гороха, наблюдаемое при обработке гиббереллином, обусловливается повышением активности ферментной системы, превращающей триптофан в воднорастворимую индолилуксусную кислоту.

Краткие сведения о влиянии обработки семян гиббереллином на содержание ауксина в этиолированных проростках гороха приводятся в работе О. Б. Бойчук и Т. А. Миколенко (1964). Авторы указывают, что в 7-дневных этиолированных проростках гороха, полученных из семян, обработанных гибберелловой кислотой, количество свободных и связанных ауксинов во всех органах растения больше, чем у контрольных. Влияние на ростовые процессы надземных и подземных органов было неодинаковым: рост стеблей усиливался, а рост корней угнетался. Наблюдалась прямая корреляция между ростом стебля и содержанием свободных ауксинов. Авторы считают, что гибберелловая кислота действует на ауксиновый обмен не через ростовые процессы, а непосредственно.

В литературе приводятся экспериментальные данные, которые показывают, что при увеличении количества свободных ауксинов после инфильтрации гибберелловой кислоты (через 30 мин) изменения ауксиноксидазы не наблюдается. Отсюда делается вывод, что влияние гибберелловой кислоты, во всяком случае в первые часы ее действия, с изменением фермента ауксиноксидазы не связано (Бойчук, Драбкина, 1966).

Имеются данные по совместному влиянию ИУК и кинетина (Sorokin, Thimann, 1964; Sebanek, 1966). С помощью гистохимического метода (на изолированных отрезках гороха) изучалось влияние ИУК и кинетина на рост почек и развитие ксилемы. Показано, что ИУК, вызывающая подавление роста пазушных почек, препятствует соединению ксилемных тяжей, развивающихся от почки в базипетальном направлении, а от междоузлий — в акропетальном. Кинетин способствует соединению этих тяжей, в результате чего формируется целостная проводящая система, соединяющая почку со стеблем. Авторы предполагают, что одной из причин угнетения ИУК роста пазушных почек является нарушение контакта между ксилемой почки и сосудисто-волокнистым пучком стебля.

Аналогичное действие на развитие пазушных почек оказывает моно- α -нафтиламид (МАФК). Опыты показали, что нанесение на поверхность среза декапитированных проростков гороха ланолиновой пасты, содержащей ИУК, затормаживает развитие боковых побегов. Если же в эту пасту добавляется

МАФК, то угнетающее действие снимается. Однако при обработке МАФК через 72 час после нанесения пасты с ИУК тормозящее действие последней не снимается (Morgan, 1964). Такие же результаты были получены с фасолью.

Влияние гиббереллина на ростовые процессы у зернобобовых зависит от наследственных особенностей растений. Положительное влияние его на рост стебля, как и у других растений, выявляется лишь у низкорослых форм. У форм с нормальным по длине стеблем действие его не наблюдается.

Под действием гиббереллинов, в отличие от ауксина, происходит активизация деления клеток. Данные по действию гибберелловой кислоты на удлинение стебля карликовых форм гороха имеются в ряде работ. Так, в опытах по опрыскиванию проростков гороха Метеор (р фазе 2 листьев) 0,01%-ным раствором гибберелловой кислоты длина междоузлий увеличилась в 1,5—2 раза (Agney, Mancinelli, 1965). Усиление роста междоузлий стебля обуславливалось главным образом увеличением числа клеток, а не их растяжением. Обработка гибберелловой кислотой более старых междоузлий, клетки которых были вакуолизированы, также вызывала деление клеток. Авторы считают, что усиление роста междоузлий карликового гороха под действием гиббереллина обуславливается увеличением активности апикальной или субапикальной меристемы в результате усиления синтеза ауксина в них.

Однако исследования более позднего времени показали, что гиббереллин может оказывать значительное влияние и на растяжение клеток. К. З. Гамбург и В. Н. Мальцева (1964) установили, что гиббереллин у этиолированных проростков гороха (в темноте), относящихся к низкорослому сорту, вызывает только увеличение длины клеток стебля; число клеток увеличивается лишь у зеленых проростков, выросших на свету. Одновременно с этим у зеленых проростков низкорослого сорта увеличивается содержание ДНК и РНК в клетках междоузлий стебля, особенно в верхних, не закончивших свой рост. При обработке гиббереллином этиолированных проростков низкорослого гороха при расчете на 1 клетку несколько повышается содержание ДНК, а содержание РНК почти не изменяется. В проростках высокорослого сорта гороха, независимо от обработки гиббереллином, содержание нуклеиновых кислот как на одно междоузлие, так и на одну клетку выше, чем в проростках низкорослого сорта.

Известно, что ауксины стимулируют рост корневой системы (Турецкая, 1961). В отличие от ауксина при обработке растений гиббереллином в большинстве случаев наблюдается угнетение роста корней и в связи с этим увеличение отношения веса надземных органов к весу корневой системы. Угнетение роста корневой системы, по мнению ряда авторов, связано с увеличением потребления питательных веществ над-

земными органами и уменьшением притока их в корни. Однако имеются данные, свидетельствующие о том, что обработка гиббереллином растений в более поздний период не угнетает рост корней.

В отношении зернобобовых растений установлено, что гиббереллин оказывает отрицательное влияние на процесс образования клубеньков (Galston, 1959; Израильский, Рыжкова, Розанова, 1961). Специальные опыты по этому вопросу с фасолью, проведенные В. П. Израильским с сотрудниками, показали, что отрицательное влияние гиббереллина на развитие клубеньков на корнях обусловливается быстрым оттоком питательных веществ к надземным органам, в связи с чем клубеньковые бактерии получают их в недостаточном количестве. Это в свою очередь приводит к задержке их роста, а следовательно, и к снижению процесса азотфиксации. В том случае, когда опрыскивание растений фасоли производилось в более зрелом возрасте и корневая система была полностью сформирована, угнетения образования клубеньков не наблюдалось.

Имеются данные по стимулирующему действию корневой системы на увеличение содержания эндогенного гиббереллина в побегах (Sebánek, 1965). Установлено, что в молодых побегах эта корреляция выражена слабее. Автором приводятся данные и по обратной корреляции, т. е. влиянию побега на содержание эндогенного гиббереллина в корнях. Определение эндогенного гиббереллина в корнях декапитированных проростков гороха показало, что через 29 час после удаления верхушки побега гиббереллин в корнях полностью исчезает. Однако если на поверхность среза верхушки наносится паста, содержащая ИУК или кинетин (0,5%), то содержание гиббереллина в корнях не снижается (Sebánek, 1966).

Гиббереллин влияет также на образование партенокарпических плодов у карликового гороха. Наибольшее число партенокарпических плодов формируется при обработке гибберелловой кислотой первых настоящих листьев молодых проростков, с возрастом это влияние уменьшается (Boudle, 1966).

Представляют интерес исследования по изучению совместного влияния ауксина и гиббереллина на ростовые процессы у зернобобовых и других растений. Сравнительное изучение влияния ауксина и гиббереллина на рост надземных и подземных органов растений кормовых бобов проводились О. А. Ситниковой, А. А. Гриценко и Л. Г. Силковой (1967). Ими показано, что регуляторы роста, особенно гибберелловая кислота, стимулируют ростовые процессы в надземных органах кормовых бобов. При этом наблюдается увеличение высоты, площади листьев, веса сырого и сухого вещества. Регуляторы роста стимулировали также рост корневой системы.

Особенно сильное действие оказывала обработка растений смесью ГК и ИУК. В этом варианте наблюдалось увеличение объема, сырого и сухого веса, общей и рабочей поглощающей поверхности корней. Ауксин и смесь гиббереллина и ауксина стимулировали образование клубеньков, причем большая часть их приходилась на главный корень.

Стимулирующее действие гиббереллина на рост корней авторы объясняют тем, что растения росли на высоком фоне минерального питания. В других опытах с тем же сортом бобов, но при выращивании растений не на почве, а в травяных и водных культурах, в условиях слабой интенсивности света, результаты по действию гиббереллина были противоположными.

Установлено, что в этиолированных растениях содержание ауксинов выше, чем у световых, а гиббереллинов ниже (Якушкина, Чугунова, 1967). Таким образом, этиолированные растения характеризуются повышенным отношением ауксинов к гиббереллинам, что является одной из причин их более усиленного роста. Гиббереллины сильнее стимулируют рост растений, выращенных на свету, чем в темноте.

На индуцирование гиббереллином роста стебля гороха влияет спектральный состав света (Pont, 1964). Оказалось, что растения нормального и карликового сортов гороха (соответственно сорта Аляска и Анноней) по-разному реагируют на гиббереллин, даваемый при красном и инфракрасном свете; инфракрасный свет, как и гиббереллин, стимулирует рост стебля карликового гороха; красный свет не влияет на рост стебля карликового гороха, а при взаимодействии его с инфракрасным светом наблюдается угнетение роста. Несколько иная реакция у растений гороха с нормальным ростом. Гиббереллин в этом случае почти не оказывает действия на рост стебля; красный и инфракрасный свет положительно влияют на процессы роста; при взаимодействии гибберелловой кислоты и красного света, а также с инфракрасным светом это влияние усиливается. Авторы считают, что взаимодействие между гибберелловой кислотой и светом осуществляется через какой-то пигмент пока еще неизвестной природы.

Есть мнение, что влияние света на содержание гиббереллина осуществляется через фитохром (Kohler, 1966). Исследования показали, что содержание гиббереллина было тем выше, чем дольше проростки выдерживались на красном непрерывном или прерывистом освещении (2,5 мин в течение 1 час). Непрерывная темнота вызывала снижение содержания эндогенного гиббереллина. Прерывистое освещение дальним красным светом так же, как и темнота, вызывало снижение содержания гиббереллина даже в том случае, когда 2,5-минутному освещению этими лучами предшествовало облучение красным светом. Прерывистое освещение красным

светом увеличивало содержание гиббереллина даже в том случае, когда ему предшествовало освещение дальним красным светом. Однако последнее освещение снимало действие красного света, т. е., как и следовало ожидать, действия красного и дальнего красного света были антагонистическими.

В ряде работ показано влияние ростовых веществ на физиологические и биохимические процессы бобовых растений. Исследование этих вопросов является очень важным в связи с изучением механизма действия ростовых веществ и в целом проблемы роста растений.

В опытах Н. И. Якушкиной и И. А. Кулаковой (1967) с обработкой этиолированных проростков гороха ауксином показано, что ауксин оказывает стимулирующее влияние не только на рост, но и на дыхание. При этом влияние ауксина на дыхание проявляется несколько раньше, чем на росте. Таким образом, ускоряющее действие ауксина на дыхание как бы предшествует ускорению роста. Это положение нашло подтверждение и в других работах. Так, в опытах с горохом и овсом показано, что при обработке ауксином рост начинает ускоряться после так называемого «лаг-периода», равного 10—15 мин (Bonner, Foster, 1955).

Однако следует указать, что влияние ауксина на взаимосвязь роста и дыхания является, по-видимому, довольно сложным процессом, о чем свидетельствуют противоречивые данные по этому вопросу. Н. С. Туркова (1967) указывает, что влияние ауксинов на интенсивность дыхания клеток, даже при их сходном действии на рост, может быть различным. Автором приводятся данные опытов Аудус и Жерард (Audus a. Garrard, 1953) с изолированными отрезками корней гороха, в которых непосредственного влияния ауксина на дыхание не было обнаружено. Увеличение интенсивности дыхания в расчете на сегмент авторы относят за счет синтеза дыхательных ферментов, наблюдаемого в фазу растяжения клеток.

Представляют интерес исследования Н. И. Якушкиной и И. А. Кулаковой (1967) по изучению влияния ауксина на процессы окисления и фосфорилирования. В сравнительных опытах с обработкой этиолированных проростков гороха ауксином и динитрофенолом было показано, что ауксин действует на те же звенья энергетического обмена, что и динитрофенол, только в противоположном направлении. Известно, что динитрофенол является веществом, разобщающим процессы окисления и фосфорилирования, в результате чего уменьшается количество макроэргического фосфора и резко возрастает интенсивность поглощения кислорода. Анализ данных опыта показал, что обработка отрезков стеблей этиолированных растений динитрофенолом ($5 \cdot 10^{-5}$ М) действительно приводит к разобщению процессов окисления и фосфорилирования в изолированных митохондриях, увеличению активности АТФа-

зы, усилению поглощения кислорода и торможению роста клеток в фазе растяжения.

Иная картина наблюдается при обработке отрезков гороха ауксином. В этом случае сопряженность окисления и фосфорилирования увеличивается, снижается активность АТФазы, одновременно усиливаются по сравнению с контролем поглощение кислорода и рост отрезков. Интересно отметить, что при обработке отрезков смесью ИУК+ДНФ фосфорилирующая активность митохондрий несколько восстанавливается. Таким образом, эти опыты показали, что действие ауксина на рост осуществляется, по-видимому, главным образом через энергетический обмен клетки. Ссылаясь на работы Хенсона и др. (1960), автор полагает, что одним из путей, усиливающих окислительную и фосфорилирующую активность митохондрий под влиянием ИУК, является усложнение внутренней структуры митохондрий.

В исследованиях И. А. Кулаковой (1967) с этиолированными отрезками гороха была поставлена задача выяснить действие ауксина на рост и интенсивность дыхания в зависимости от присутствия в среде неорганического фосфора и АТФ, для сравнения брался также динитрофенол. Опыты показали, что выдерживание этиолированных отрезков гороха в растворах ИУК, неорганического фосфора и АТФ во всех случаях приводит к заметному одновременному усилению роста и дыхания. Добавление к ауксину неорганического фосфора и АТФ усиливает благоприятное влияние его на рост и дыхание. Под влиянием ДНФ рост тормозится, а дыхание увеличивается. Прибавление к ДНФ неорганического фосфора несколько снимает отрицательное действие его на ростовые процессы.

Имеются некоторые данные по влиянию ауксина на фотосинтез зернобобовых растений. Исследования Г. М. Живухиной (1967) по изучению действия гиббереллина на процесс фотосинтеза и накопление сухой массы кормовых бобов показали, что интенсивность фотосинтеза под влиянием обработки гиббереллином увеличивается лишь в первые дни после опрыскивания и при наличии достаточной влажности почвы. В этих же условиях увеличивается чистая продуктивность фотосинтеза. При благоприятных условиях для роста растений увеличивается площадь листьев, вес сухой и сырой массы кормовых бобов, одновременно усиливается дыхание. Под влиянием ДНФ рост тормозится, а дыхание усиливается. В другой работе указанного автора совместно с Н. И. Якушкиной (Якушкина, Живухина, 1967) было показано, что положительное действие гиббереллина на процесс фотосинтеза и рост растений проявляется наиболее резко в условиях высокой освещенности.

Вершининой (1963) проводились опыты по влиянию опры-

скивания кормовых бобов регуляторами роста и микроэлементами (молибденом и бором). Под влиянием гиббереллина, ауксина и микроэлементов повышалась интенсивность дыхания и фотосинтеза, увеличивалось использование энергии дыхания на синтетические процессы, повышался урожай зеленой массы бобов.

Ростовые вещества изменяют содержание хлорофилла в листьях бобовых растений. Так, в опытах Вершининой (1963) с бобами опрыскивание растений гиббереллином приводило к снижению в листьях содержания хлорофилла. В то же время обработка растений смесью гиббереллина и ауксина давала положительные результаты, увеличивая содержание хлорофилла в 1,7 раза по сравнению с контролем. Ауксин при опрыскивании растений совместно с гиббереллином не только снимал отрицательное влияние последнего, но и его собственное положительное влияние в смеси усиливалось. Однако, несмотря на то, что гиббереллин снижал содержание хлорофилла, интенсивность фотосинтеза в этом варианте была достаточно большой, что указывает на высокое ассимиляционное число хлорофилла.

Имеются данные по действию гиббереллина на активность некоторых ферментов. Активность рибонуклеазы в верхушках проростков гороха, обработанных гиббереллином, проявлялась лишь после того, как начиналась активизация ростовых процессов. Изменение активности фосфатаз обнаруживалось только в семядолях, причем лишь с 3-го дня прорастания семян, обработанных гибберелловой кислотой. Делается вывод, что активирование этих ферментов является не причиной, а следствием усиления ростовых процессов под влиянием гибберелловой кислоты (Процко, Бойчук, Драбкина, 1966).

В опытах Турковой и Ждановой (1959) с люпином показано, что задержка цветения растений, вызываемая повышенными концентрациями ауксинов, связана со снижением содержания нуклеиновых кислот.

В этом отношении представляют интерес исследования влияния гибберелловой кислоты и света на рост и содержание РНК и ДНК междоузлий гороха (Ciles, Myers, 1966). Под влиянием гиббереллина содержание рибонуклеиновой кислоты и длина междоузлий карликового гороха при выращивании на свету увеличивались в 5—9 раз, а в темноте в 1,5 раза.

Приведенные данные об изменении нуклеинового обмена зернобобовых растений под влиянием ростовых веществ, как и данные по другим видам растений, указывают, что наблюдаемое изменение роста растений, по всей вероятности, тесно связано с влиянием этих веществ на содержание и соотношение нуклеиновых кислот.

Адамова О. П. Автореф. канд. дисс. Л., 1966. Ахундова В. А. Канд. дисс. М., 1955; Научн. докл. высшей школы, биол. науки, 1967, 11. Благовещенский А. В. и Александрова Е. Г. Тр. гл. бот. сада. М., 1961, VIII. Бойчук О. Б., Миколенко Т. А. Сб. «Первая научная конференция молодых ученых биологов». Киев, Изд-во АН УССР, 1964. Быковец А. Г., Дебелый Г. А. Сб. «Новое в методике селекции кормовых бобов, гороха и вики». М., Сельхозгиз, 1963. Вавилов Н. И. Мировые ресурсы сортов хлебных злаков, зерновых бобовых, льна и их использование в селекции (опыт агроэкологического обозрения важнейших полевых культур). М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957. Васильев А. С. Кн. «Культурная флора СССР». М.—Л., 1937, IV. Верещака А. И. Бюлл. Укр. научно-исслед. ин-та растениеводства, селекции и генетики, 1959, 6. Гамбург К. З., Мальцева В. Н. ДАН СССР, 1964, 154, 5. Говоров Л. И. Кн.: П. М. Жуковский. «Земледельческая Турция». М.—Л., Сельхозгиз, 1933; кн. «Культурная флора СССР», М.—Л., 1937, IV. Денисова Г. М., Обухова Н. Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н. К. Крупской, 1967, 159, вып. 3. Дмитриева Г. А. Научн. докл. высшей школы, биол. науки, 1967, 9. Дорошенко А. В., Разумов В. И. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1929, XXII, вып. 1. Еременко Л. И. Тр. Уральск. научно-исслед. ин-та сельск. хоз-ва, 1960, II. Живухина Г. М. Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н. К. Крупской, 1967, 159, вып. 3. Жуков А. И. Сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961, 1. Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. М., «Сов. наука», 1950; Ботаника. М., «Высшая школа», 1964. Землянухин А. А., Аксенова Г. И. Сб. «Регуляторы роста растений». Изд-во Воронежск. ун-та, 1964. Израильский В. П., Рыжкова А. С. и Розанова Л. И. Тр. Ин-та микробиол. АН СССР, 1961, 2. Иванов Н. Р. Фасоль. М.—Л., Сельхозгиз, 1963. Иванов Н. Р., Макашева Р. Х., Мирошниченко И. И. Тр. по прикл. бот., генет. и селек., 1969, XLI, вып. 1. Кулакова И. А. Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н. К. Крупской, 1967, 159, вып. 3. Куперман Ф. М., Дворянкин Ф. А., Ржанова Е. И., Ростовцева З. П. Сб. «Этапы формирования органов плодоношения злаков». Изд-во МГУ, 1955, 1. Культурная флора СССР. Зерновые бобовые, IV, М.—Л., 1937. Леоконе Л. В. Сб. «Новое в методике селекции кормовых бобов, гороха и вики». М., Сельхозгиз, 1963; Яровая и озимая вика. Л., «Колос», 1964. Мошков Б. С. Фотопериодизм растений. М., Сельхозгиз, 1961. Муратова В. С. Конские бобы. Л., 1926; Бобы. М.—Л., Сельхозгиз, 1931. Пашенко В. Н. Физиол. раст., 1964, 11, вып. 6. Пронин В. А. Сб. «Биологический контроль в сельском хозяйстве». Изд-во МГУ, 1962. Процко Р. Ф., Бойчук О. Б., Драбкина Л. С. Укр. бот. журн., 1964, 23, 3. Ржанова Е. И. Кн. «Рост растений». Львов, 1959; сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961, 1; сб. «Первая годичная научная отчетная конф. Биолого-почв. ф-та МГУ». Изд-во МГУ, 1964; Рефераты научных сообщений. Изд-во МГУ, 1965; Сельскохозяйственная биология, 1966, 3. Ржанова Е. И. Ахундова В. А. Сб. «Экспериментальный морфогенез». Изд-во МГУ, 1963. Ржанова Е. И., Ахундова В. А., Петухова В. В. Агробиология, 1965, 4. Ржанова Е. И., Ахундова В. А., Солоница Е. В., Серпокрылова Л. В. Сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961, 1. Ржанова Е. И., Дмитриева Г. А. «Сб. по морфогенезу овощных растений». Новосибирск, Изд-во АН СССР, 1970. Ржанова Е. И., Ковац Г. Наука и передовой опыт в сельском хозяйстве, 1958, 4. Ржанова Е. И., Ахундова В. А., Шлейфер С. В. Сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961, 1. Сапожникова К. В. Тр. Биол. ин-та. Томск, 1938, 3, 2. Серебрякова Т. И. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1959. LXIV (3). Ситникова О. А., Гриненко А. А., Силкова Л. Г. Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н. К. Крупской, 1967,

159, вып. 3. Синская Е. Н. Историч. геогр. культ. флоры. Л., 1969. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветк. раст. М.—Л., «Наука», 1966. Федотов В. С. Горох. М., Сельхозгиз, 1960. Шалыганова О. Н. Наука и передовой опыт в сельском хозяйстве, 1957, 10; сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961, 1. Шпорт Е. В. Тез. докл. «Научн. конф. Харьк. с.-х. ин-та». Харьков, 1963. Яворская В. К. Сб. «Рост и устойчивость растений». Киев, 1965, вып. 1. Якушкина Н. И., Вершинина В. В. Кн. «Регуляторы роста растений». Изд-во Воронежск. ун-та, 1964. Якушкина Н. И., Живухина Г. М. Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н. К. Крупской, 1967, 159, вып. 3. Якушкина Н. И., Кулакова И. А. Уч. зап. Моск. пед. ин-та им. Н. К. Крупской, 1967, 159, вып. 3. Arney S. E., Manicinielli P. *New Phytologist*, 1965, 65, 2. Bonde E. K. *Physiol. plantarum*, 1966, 19, 2. Ciles K. W., Myers A. *Phytochemistry*, 1966, 5, 1. Ewart A. G. *Proc. Roy. Soc. Victoria*, 1908, 21. Galston A. W. *Studies on indoleacetic acid oxidase inhibitor and its relation to photomorphogenesis*, 1959. Greenwood H. N. *Journ. Royal. Agric. Soc. Eng.*, 1959, 120. Hodgson J. L., Blackman G. E. *Journ. exper. botany*, 1956, 7. Hutchinson J. *The families of flowering plants*. Oxford, 1959. Köhler D. *Planta*, 1966, 69, 1. Morgan D. G. *Ber. Dtsch. bot. ges.*, 1964, 77, 2. Pont Lezica R. T. *Bull. Soc. roy. Sci. Liege*, 1964, 33, 5—6. Riedel J. B. M., Wort D. A. *The Annals of Applied Biology*, 1960, 48, 121—124. Scott T. K., Briggs W. R. *Amer. J. Bot.*, 1963, 50, 7. Sebánek Siri. *Flora*, 1965, A 156, 3; *Naturwissenschaften*, 1966, 53, 13. Soper M. R. H. *J. Agr. Sci.*, 1952, 42, 4. Sojka E. *Zeszyty Nankowe WSR u Olsztynie*, 1959, 8, 59. Susumu, Muir R. M. *Plant and Cell Physiol.*, 1964, 5, 3. Thimann K. V., Wardlan G. Z. *Physiol plantarum*, 1963, 16, 2.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЗЕРНОБОВОВЫХ РАСТЕНИЙ И ЕГО ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Основным веществом, определяющим пищевую и кормовую ценность семян бобовых культур, являются белки. Кроме них имеется крахмал, а у некоторых видов, например у сои и нута, в достаточном большом количестве содержится жир (табл. 9).

Таблица 9

**Средний химический состав семян бобовых культур
(в % от веса сухой массы)
(по Плешкову, 1965)**

Культура	Белок	Крах- мал	Жир	Клет- чатка	Сахара	Зола
Горох	28	43	1,2	6,0	8,0	3,3
Бобы	29	42	1,3	6,0	6,0	3,4
Соя	39	3	20,0	5,0	10,0	5,8
Фасоль	23	55	1,8	3,8	5,2	4,0
Вика	29	43	2,3	6,0	4,8	3,2
Чечевица	30	47	1,0	3,6	3,5	3,3
Люпин	32	3	5,0	16,0	2,0	3,8

Как видно из таблицы, наряду с большой изменчивостью химического состава бобовых растений, для всех них характерно высокое содержание белка. Содержание белка в семенах и вегетативной массе бобовых культур в 2—3 раза больше, чем у хлебных злаков, а содержание крахмала в семенах меньше, чем у злаков; по другим веществам существенных различий не имеется (за исключением содержания жира у сои и некоторых других масличных растений).

Среднее содержание белка и его колебание в вегетативной массе различных видов зерновых бобовых растений приведено в табл. 10.

**Содержание белка в вегетативной массе в фазу цветения
(по Иконниковой, 1965)**

Культура, вид	Белок (N × 6,25)	Место и год выращивания
В и к а		
Посевная	17,2—24,8	Образцы всех видов выращи- вались в Павловске, Свердловске и Майкопе в 1948—1951 гг.
Мохнатая	18,7—23,9	
Нарбонская	14,7—24,9	
Французская чечевица	10,1—18,2	
Ч и н а		
Посевная	20,1—28,7	Устюмовская опытная станция, ВИР, 1955—1956 гг.
Г о р о х		
Посевной	17,0—20,1	Там же, 1958 г.;] Михнево Моск. обл., 1958 г.
Л ю п и н		
Узколистный	23,5	Брянская обл., 1955 г.
Желтый	27,3	Там же

Анализируя эти данные, можно видеть, что все зерновые бобовые растения являются хорошими накопителями белка, однако приводимые амплитуды колебаний свидетельствуют о большой изменчивости его количества не только у разных видов, но и в пределах одного. Наиболее высокое содержание белка в семенах сои, люпина, вигны, вики, бобов и чечевицы. По содержанию белка в вегетативной массе на первом месте находятся желтый люпин, узколистный люпин, чина и некоторые виды вики.

У бобовых растений, так же как и у других растений, выделяют три группы простых белков: альбумины, глобулины и глютелины. Осборном (Osborne. 1891) впервые из семян гороха, конских бобов, чечевицы и вики были выделены два глобулина, названные легумином и вицилином. Из семян гороха им же был выделен альбумин, получивший название легумелина. Позднее, с использованием седиментационного метода, исследовал глобулины семян гороха Даниельсон (Danielson, 1952). Ему удалось полностью разделить два компонента этой фракции белка и получить гомогенные препараты вицилина и легумина. По содержанию и составу аминокислот оба компонента довольно близки. Даниельсон показал, что наибольшие различия между легумином и вицилином по содержанию триптофана, количество которого больше в легу-
мине (в %):

	Тирозин	Триптофан
Вицилин	3,81	0,27
Легумин	3,89	1,24

Им были определены изоэлектрические точки и молекулярный вес этих двух глобулинов: молекулярный вес вицилина 186 000, его изоэлектрическая точка лежит при рН 5,5; у легумина молекулярный вес равен 331 000, изоэлектрическая точка находится в области рН 4,8—5,0. Белки разных фракций отличаются также по содержанию азота, хотя эти различия не столь существенны (табл. 11).

Таблица 11

Содержание азота в препаратах легумина и вицилина
разных видов бобовых растений (в %)
(по Danielson, 1952)

Культура	Легумин	Вицилин	Легумин	Вицилин
Горох	18,04	17,40	18,00	17,00
Чечевица	18,06	17,38	18,00	17,20
Конские бобы	18,02	17,52	18,00	17,50
Вика	18,04	—	18,00	—
Автор	Osborne, Campbell, 1896		Abderhalden, 1933	

Близкие к этим данные получены по семенам нута (Родинова, 1958). Общий азот легумина семян нута составляет 17,97% от абсолютно сухого безазотистого вещества, азот вицилина — 17,07%.

В отличие от злаковых культур в белке бобовых растений преобладают глобулины.

А. В. Благовещенским (1950), на основании данных Даниельсона, было вычислено соотношение между легумином и вицилином у разных видов бобовых растений. У всех исследованных видов акации, фасоли, сои, долихос, люпинов, гороха, люцерны, клевера более легкий по молекулярному весу вицилин преобладает над легумином. У арахиса, астрагала, чины, вики, конских бобов преобладает легумин.

В семенах гороха, сои, люпина и чечевицы глобулины составляют свыше 60% общего содержания белков, в семенах фасоли — 80—90%. Исследования М. И. Смирновой-Иконниковой показали, что белки семян бобовых культур почти полностью растворяются в воде и в 10%-ном растворе хлористого натрия. Белки, растворимые в 0,2%-ном растворе щелочи, в разных образцах гороха составляли лишь 6—13% от суммы всех белков; в семенах бобов и чечевицы — 6—9%; у сои содержание щелочерастворимых белков изменялось в пределах от 3 до 22%, у фасоли — от 1 до 13%.

Белки, растворимые в спирте — проламины, характерные для злаков, у бобовых растений, как правило, отсутствуют. Кроме легумилина, вицилина и легумина, полученных первоначально из семян гороха, выделен ряд белков из семян других бобовых растений. Из семян сои выделен глицинин, из фасоли — фазеолин, из семян канавалии — канаванин и конканин.

Белки бобовых растений по сравнению с другими растительными белками обладают хорошей растворимостью. Свойство сравнительно легкой растворимости белков бобовых растений имеет важное физиологическое значение, лежащее в основе жизненных процессов растительных организмов. На эту сторону растительных белков обратил внимание С. П. Костычев (1937), который указывал, что главное значение имеют физиологические свойства белков, благодаря которым они создают чрезвычайно лабильный субстрат для жизненных процессов, определенную гетерогенную среду, легко изменяющую свою реакцию и электрический заряд.

Большая растворимость белков бобовых растений в воде означает более легкую их перевариваемость для человека и животных. Поэтому растворимость белков, а в связи с этим и соотношение отдельных фракций являются существенным критерием при оценке видов и сортов зерновых бобовых растений.

Согласно представлениям Благовещенского (1950), филогенетически более молодые формы бобовых растений характеризуются преобладанием белков с более мелкими, более подвижными и физиологически активными молекулами. По мере старения филогенетических линий цветковых растений молекулы белков в семенах становятся крупнее, уменьшается их растворимость, увеличивается высаливаемость.

Эта закономерность подтверждается и для групп зерновых бобовых растений. По данным М. И. Иконниковой (1965), люпин, относящийся к более древней трибе генистовых, накапливает в семенах сравнительно большое количество солерастворимых белков. Виды трибы виковых, занимающие в филогенетическом ряду промежуточное положение, содержат в значительных количествах как водо-, так и солерастворимые фракции белка. Фасоль, соя и другие виды трибы фасолевых, как самые эволюционно молодые, характеризуются высоким содержанием водорастворимых белков в семенах. В связи с этим изменяется и степень растворимости белков разных видов бобовых: наибольшей растворимостью в воде обладают белки видов трибы фасолевых, а затем трибы виковых и наименьшей — генистовых.

Изменения качества белка в эволюционном ряду бобовых находят свое отражение и в процессе онтогенеза. По исследованиям М. И. Иконниковой (1965), на начальных фазах

формирования семян в листьях и в семенах содержатся в основном водорастворимые белки. По мере развития растения и созревания семян в белковом комплексе накапливаются соле- и щелочерастворимые фракции. Степень выраженности этого процесса в онтогенезе у видов разных филогенетических уровней неодинакова. Наиболее четко он прослеживается у более древнего представителя зерновых бобовых растений — люпина (триба генистовых). Эта закономерность в изменении белков в одинаковой мере относится как к семенам, так и к листьям. У видов трибы виковых такая направленность изменения соотношения фракций белка в онтогенезе отмечается лишь в семенах в процессе их формирования и созревания. Наиболее слабо выражена эта закономерность у видов фасольевых, у которых во все фазы развития растений как в листьях, так и в семенах преобладает в основном водорастворимый белок.

Качество растительного белка характеризуется также наличием в нем аминокислот, в том числе незаменимых. По данным М. И. Иконниковой (1962, 1965), наиболее богатыми по содержанию незаменимых аминокислот лизина, триптофана и цистина являются белки фасоли, маша и чечевицы. Высокое содержание лизина наблюдается в семенах некоторых сортов гороха, нута, а триптофана — в белках семян вики. Метионина больше всего в белках семян фасоли, вигны, нута, чины. Белки семян вики, бобов и люпина бедны лизином; белки семян гороха, нута, сои сравнительно бедны триптофаном. Наряду с этим в белках семян гороха, сои, вики и нута по сравнению с белками фасоли и люпина содержится довольно много дикарбоновых аминокислот.

Кроме белковых веществ в семенах бобовых растений находятся и другие азотистые соединения: свободные аминокислоты, их амиды, нуклеиновые кислоты, пептиды, азотистые основания, минеральный азот. По данным М. И. Иконниковой, содержание небелковых азотистых соединений у зерновых

Таблица 12

Количество витаминов в семенах бобовых культур
(в мг на 100 г)
(по Плешкову, 1965)

Культура	Витамины				
	В ₁	В ₂	РР	Е	каротин
Горох	0,5	0,1	2,4	8	0,1
Соя	1,2	0,2	3,0	60	0,1
Бобы	0,5	0,3	—	—	—
Фасоль . . .	0,4	0,1	4,0	—	—

бобовых в зависимости от вида, сорта и условий выращивания колеблется от 2 до 8%. Главную массу небелковых азотистых соединений составляют свободные аминокислоты, содержание которых у большинства бобовых культур составляет 12—15% от общего азота. Содержание амидного азота, по данным Б. П. Плешкова (1965), равно 1—2%, азота оснований — 2—4%.

Семена бобовых растений являются важным источником витаминов В₁ и В₂ (табл. 12). Витамины этой группы генетически связаны с белками и играют большую роль в белковом обмене. Многие витамины входят в состав ферментов, представляющих собой каталитически активные белки. В семенах некоторых бобовых, например сои, витамина В₁ в 2 раза больше, чем в зерне пшеницы, в 3—4 раза больше, чем в сухом коровьем молоке. Семена зернобобовых культур характеризуются также высоким содержанием витамина РР (никотиновой кислоты). Бобовые культуры, особенно те из них, которые содержат большое количество жира, являются источником витамина Е (токоферола). Этого витамина в семенах бобовых содержится больше, чем у зерновых злаковых. Например, в соевом масле его содержание может достигать 200 мг и более на 100 г масла. В зеленом горошке содержится до 50 мг витамина С (аскорбиновой кислоты).

Витамины в отдельных частях семени бобовых растений распределены неравномерно. Витамины группы «В» содержатся главным образом в оболочке, а жирорастворимые витамины А, Д и Е — в зародышах.

Углеводы в семенах бобовых культур представлены главным образом крахмалом. Количество крахмала в зависимости от сорта и условий выращивания довольно резко меняется. Так, в семенах разных сортов гороха содержание его может изменяться от 20 до 54%, у бобов — от 39 до 45%, у фасоли — от 41 до 56%, у вики — от 41 до 51%. В семенах сои количество крахмала не превышает 5%. Мало крахмала в семенах люпина, запасные безазотистые вещества представлены здесь главным образом пентозами, пектиновыми веществами и другими полисахаридами.

Кроме крахмала в семенах бобовых содержится большое количество сахаров, в основном сахарозы. Моносахаров в семенах бобовых растений очень мало. Из числа других углеводов в семенах бобовых имеются клетчатка, гемицеллюлозы, пектиновые вещества и пентозы, входящие в состав стенок клеток семенной кожуры или являющиеся запасными веществами.

Жиры в семенах большинства зерновых бобовых растений очень мало, не более 2—3%. Исключение составляют нут, люпин и соя. У нута количество жира в семенах 6—7%, у видов люпина оно изменяется в более широких пределах — от 3 до

21%, в семенах сои — от 17 до 27%. Жир в семенах бобовых находится главным образом в зародыше.

В таблице 13 представлены данные по содержанию зольных элементов в семенах бобовых растений.

Таблица 13

Количество зольных элементов в золе семян бобовых культур
(в % от общего содержания золы)
(по Плешкову, 1965)

Соединения	Горох	Соя	Фасоль	Чечевица	Вика
P ₂ O ₅	35,9	30,9	33,6	36,3	33,0
K ₂ O	43,1	45,1	40,0	34,7	40,2
CaO	4,8	6,6	6,1	6,3	6,6
MgO	8,0	7,7	8,8	5,5	9,2
SO ₃	3,4	3,0	3,0	3,2	6,0
Fe ₂ O ₃	0,8	1,3	0,5	2,0	1,2
SiO ₂	0,9	1,3	1,0	1,0	1,1
Cl'	1,6	0,8	0,8	1,0	1,2
Na ₂ O	1,0	1,5	1,5	1,0	1,2

Среднее содержание золы в семенах у большей части видов бобовых изменяется незначительно — от 2 до 5% (или от 4 до 7% в семенах сои). Зола семян бобовых растений на 75% состоит из фосфора и калия, в ней сравнительно много кальция и серы.

Состав золы вегетативных органов (соломы) зерновых бобовых отличается от золы семян. Она на $\frac{2}{3}$ состоит из окислов калия и кальция. Сера, железа, кремния и хлора в ней больше, чем в золе семян.

В семенах и соломе в небольших количествах представлены марганец, медь, молибден, бор, йод, кобальт, цинк и другие элементы, имеющие важное биохимическое и физиологическое значение в жизненных процессах растений.

Помимо перечисленных веществ в растениях люпина содержатся алкалоиды, их больше всего в семенах (табл. 14).

Содержание алкалоидов в семенах люпина, по данным разных авторов, очень различно. Так, в семенах алкалоидного желтого люпина обнаружено от 0,347 до 1,7, а в семенах малоалкалоидного люпина — от 0,002 до 0,2% алкалоидов; у узколистного люпина — от 0,005 до 3,36, а у белого люпина — от 0,307 до 2,74% алкалоидов (по Майсуряну и Эдельштейну).

Люпины вырабатывают — главным образом четыре алкалоида: люпинин, спартеин, люпанин и гидроксилупанин. Основную структурную единицу всех алкалоидов люпина составляет люпинин. Сходство структурных формул алкалоидов

подчеркивает их генетическое родство. Люпанин ($C_{10}H_{19}ON$) и спартеин ($C_{15}H_{26}N_2$) синтезируются и накапливаются в люпине желтом. Люпин белый содержит в семенах большое количество наиболее токсичного алкалоида — люпанина ($C_{15}H_{24}ON_2$) и примерно в 10 раз менее токсичного гидроксилупанина ($C_{15}H_{24}O_2N_2$). У люпина узколистного также много люпанина, но меньше гидроксилупанина.

Таблица 14
Содержание алкалоидов (в % на сухое вещество) в отдельных органах люпина (по Мироненко, 1965)

Органы	Люпин узколистный	Люпин белый
Семена	2,084	3,023
Листья	1,255	1,013
Стебли	0,990	0,960
Корни	0,523	0,782
Цветки	1,223	3,183

В зависимости от наследственных особенностей вида, сорта, а также условий выращивания химический состав зерновых бобовых растений подвержен значительным колебаниям. Наиболее полные сведения в литературе имеются по изменчивости белка. В табл. 15 приведены данные М. И. Иконниковой по количеству белка и содержанию в нем незаменимых аминокислот триптофана и лизина у разных видов фасоли и разновидностей чечевицы. Эти данные показывают, что различия по содержанию триптофана и лизина достаточно велики не только между видами, но и между разновидностями. Не менее существенны и сортовые отличия. Среди зерновых бобовых культур имеются сорта с высоким и низким содержанием белка, причем эти различия носят наследственный характер и сохраняются независимо от метеорологических условий года.

Большая изменчивость по содержанию белка имеется между отдельными семенами в пределах одного сорта и даже растения.

Помимо наследственной изменчивости зерновым бобовым, как и другим растениям, свойственны изменения в связи с эколого-географическими условиями выращивания. Первые исследования по изучению изменчивости белка семян у зерновых бобовых растений были проведены Н. Н. Ивановым (1929, 1947) в ВИРе. По степени изменчивости в отношении количества белка в семенах автор делит зерновые бобовые на две группы: к первой относятся горох, чечевица, фасоль,

вика, которые почти не реагируют на изменение эколого-географических условий; ко второй принадлежат соя и люпин, белок которых подвержен неустойчивой и незакономерной изменчивости.

Подобные исследования были проведены по гороху М. М. Кургатниковым (1938), который пришел к выводу, что сортовые колебания по белку являются основными, и они значительно больше, чем изменчивость содержания белка в связи с различными эколого-географическими условиями вы-

Таблица 15

Содержание и аминокислотный состав белка семян у видов и разновидностей зерновых бобовых культур (по Иконниковой, 1962)

Вид, разновидность	Количество белка, % на сухое вещество	Аминокислоты	
		триптофан	лизин
Фасоль			
Обыкновенная	22,87	1,4	4,6
Рисовая	17,30	1,5	5,2
Адзбуки	24,06	2,6	6,5
Мали	27,36	2,2	6,4
Чечевица			
Тарелочная	30,14	1,2	4,5
Таджикская группа	31,38	2,0	6,8

рашивания. К противоположным выводам пришел Г. Ф. Генералов (1946): исследуя сортовую изменчивость гороха на содержание белка, он показал, что она по сравнению с эколого-географической изменчивостью незначительна.

Из работ более позднего времени представляют интерес результаты географических опытов ВИРа, которые проводились под руководством М. И. Смирновой-Иконниковой с 1953 по 1960 г. Одни и те же наборы сортов гороха, сои, фасоли, чечевицы и нута высевались по единой методике в течение ряда лет в 18 пунктах Советского Союза, отличающихся по климатическим и почвенным условиям. Исследования показали амплитуду изменчивости содержания белка в семенах в зависимости от сорта и почвенно-климатических условий выращивания. Сравнивая максимальные различия по содержанию белка, автор приходит к выводу, что сортовая изменчивость в содержании белка сравнительно невелика. У всех культур содержание белка изменяется значительно сильнее в зависимости от условий выращивания. Наиболее сильная изменчивость по количеству белка в семенах наблюдается у сои и фасоли.

Эти исследования позволили установить общие принципы изменчивости содержания белковых веществ в связи с выращиванием в различных эколого-географических условиях. У всех культур наибольшее количество белка в семенах образуется в районах с жарким климатом и пониженным содержанием осадков, особенно в период формирования и созревания плодов и семян. Содержание белка в семенах повышается при продвижении с северо-запада на юго-восток и восток нашей страны.

Наряду с изменением процентного содержания белка в семенах бобовых культур в связи с условиями выращивания изменяется также и его фракционный состав. Исследования М. И. Смирновой-Иконниковой показали, что соотношение отдельных фракций белка особенно сильно изменялось в семенах гороха; у фасоли, сои, чечевицы и нута в тех же условиях выращивания изменения меньше. По этому признаку выявлена следующая закономерность: в условиях жаркого и сухого климата в семенах увеличивается содержание растворимых белков и уменьшается количество водорастворимых белков по сравнению с растениями, выращенными в районах с более влажным климатом и пониженными температурами, а также в условиях орошаемого земледелия. Такая же закономерность наблюдается при изменении метеорологических условий в разные годы при выращивании бобовых растений в одном географическом пункте. Изучение изменчивости аминокислотного состава белков семян бобовых растений при разных условиях выращивания каких-либо закономерных изменений не показало.

Изменения в содержании крахмала при выращивании бобовых в различных условиях представляет собой обратную картину: при выращивании растений в северо-западных и западных районах крахмала в семенах накапливается значительно больше, чем в юго-восточных и восточных районах нашей страны. Наряду с количеством изменяется и качество крахмала, в частности, соотношение в нем амилазы и амилопектина. В северных и северо-западных районах страны в крахмале семян зерновых бобовых растений содержится больше амилазы, чем амилопектина. Обратное соотношение наблюдается при возделывании бобовых культур в южных и юго-восточных районах.

В целом изменчивость химического состава семян зерновых бобовых растений меньше, чем зерна хлебных злаков. Сравнительно небольшая изменчивость по содержанию белка в семенах бобовых растений объясняется способностью их, благодаря симбиозу с клубеньковыми бактериями, фиксировать азот из воздуха. Поэтому рост и развитие бобовых растений, по сравнению со злаками и другими культурами, меньше зависит от наличия азота в почве.

Содержание органических кислот в органах зерновых бобовых растений

Химический состав различных зерновых бобовых растений отличается содержанием органических кислот как в семенах, так и в листьях. По данным С. В. Солдатенкова и Т. А. Мазуровой (1956), в семенах фасоли, бобов и гороха органических кислот больше, чем в семенах злаков (0,8—2,12%). Летучие кислоты у бобовых составляют 0,09—0,21%; лимонная кислота, содержащаяся в зерновках пшеницы в количестве 0,035%, у фасоли достигает 1,22%, у бобов — 0,48, у гороха — 0,29% (табл. 16).

Таблица 16

Содержание органических кислот в семенах бобовых растений
(в % на воздушно-сухой вес) (по Солдатенкову, Мазуровой, 1956)

Растение	Всех кислот	Из них			
		летучих	лимонной	яблочной	неизвестной
Фасоль	1,93	0,21	1,23	0,270	0,233
Бобы	0,90	0,09	0,48	0,047	0,283
Горох	0,82	0,14	0,29	0,067	0,223

Существенные различия имеются по количеству и составу кислот проростков бобовых по сравнению с проростками злаков. Известно, что в проростках злаков накапливается большое количество аконитовой кислоты (до 60% от общего количества всех кислот). В проростках бобовых эта кислота полностью отсутствует, однако в них в значительных количествах накапливается лимонная кислота (4—5% на сухое вещество). По отношению к общему содержанию кислот лимонная кислота у бобовых составляет свыше 40%, а у злаков 1—2%. По мнению С. В. Солдатенкова, различие бобовых и злаков по составу органических кислот, по-видимому, объясняется разной направленностью фермента аконитазы, превращающего *цис*-аконитовую и изолимонную кислоты в лимонную.

У бобовых, как и у злаков, в процессе прорастания семян происходит интенсивный синтез органических кислот (табл. 17). Однако динамика отдельных кислот в процессе прорастания семян у них совершенно различная. У злаков в процессе прорастания в проростках происходит увеличение количества лимонной кислоты (в 2—3 раза); у бобовых в процессе прорастания содержание лимонной кислоты, как пра-

Образование органических кислот при прорастании семян бобовых
(в г на 1000 семян и проростков)
(по Солдатенкову и Мазуровой, 1956)

Растение	Всех кислот	Из них			
		летучих	лимонной	яблочной	неизвестной
Фасоль					
семена	5,54	0,55	3,18	0,71	1,10
проростки	22,86	0,91	1,40	5,01	14,54
Бобы					
семена	10,64	1,06	5,74	0,55	3,29
проростки	20,33	0,84	2,23	15,25	2,01
Горох					
семена	2,10	0,42	0,74	0,16	0,78
проростки	19,96	0,61	0,71	8,42	10,22

вило, уменьшается, особенно у фасоли и бобов. В процессе прорастания семян бобовых увеличивается содержание яблочной кислоты: в проростках ее в 27—53 раза больше, чем в семенах.

Большое количество органических кислот содержится в листьях бобовых растений. В этом отношении они не уступают многим плодам и ягодам, отличающимся кислым вкусом, например слива, вишня, томаты (Церевитинов, 1949). По исследованиям В. А. Чеснокова (1954), в листьях фасоли и бобов лимонная кислота составляет 13,5% сухого веса растения (табл. 18).

Таблица 18

Содержание органических кислот в листьях бобовых растений
(в % на воздушно-сухой вес)
(по Чеснокову, 1954)

Растение	Всех кислот	Из них				
		лимонной	яблочной	щавелевой	летучих	неизвестной
Фасоль Сакса	12,00	5,05	2,63	—	0,39	6,00
» Щедрая	11,0	4,06	2,97	0,30	0,57	3,10
» многоцветковая	9,00	3,31	2,30	0,95	0,27	2,17
Бобы кояские	8,50	3,80	3,42	0,19	0,09	1,00
»	6,00	1,77	2,00	—	0,36	2,47
Горох ростовский	4,99	1,23	2,94	—	0,35	0,47
Клевер красный	8,99	1,27	3,78	0,49	0,63	2,82
»	8,44	2,52	4,04	—	0,40	1,48
Вика	8,96	2,34	1,77	0,32	0,41	4,12
»	8,40	2,60	1,68	—	0,36	4,76

Таким образом, листья бобовых растений содержат в виде солей до 8—10% (на сухой вес) органических кислот, из них преобладают лимонная и яблочная, составляющие до 50—80% от общего количества кислот. Летучих кислот, представленных уксусной, 0,35—0,40%; столько же примерно приходится на долю щавелевой кислоты. В листьях гороха и клевера преобладает яблочная кислота.

Помимо известных кислот в листьях бобовых растений было обнаружено большое содержание еще неизвестных кислот, составляющих до 15—25% от общего количества. Исследования этих кислот показали, что они относятся к поликислотам (Солдатенков и Мазурова, 1956). Содержание поликислот в листьях фасоли и бобов колеблется в зависимости от фаз развития и времени сбора. Авторы предполагают, что эти кислоты в листьях фасоли и бобов образуются в результате реакции окислительно-восстановительной изомеризации или же путем прямого окисления соответствующих дезоксисахаров.

ЛИТЕРАТУРА

- Благовещенский А. В. Биохимические основы эволюционного процесса у растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950. Генералов Г. Ф. Селекция и семеноводство, 1946, 4, 5. Иванов Н. Н. Новые зерновые бобовые культуры для южных районов СССР. Л., 1929; Проблема белка в растениеводстве. Огиз, 1947. Иконникова М. И. Доклад на соискание степени доктора биол. наук. Л., 1965. Иконникова М. И., Веселова Е. П. Сб. «Биохимия зерна». Изд-во АН СССР, 1960, 5. Костычев С. П. Физиология растений. М.—Л., Сельхозгиз, 1937, 1. Кретович В. Л. XVI Баховское чтение. М., Изд-во АН СССР, 1961. Кургатников М. М. Биохимия культурных растений. Сельхозгиз, 1938, 2. Плешков Б. П. Изв. ТСХА, 1964, вып. 3; Биохимия с.-х. растений. М., «Колос», 1965. Плешков Б. П., Вильямс М. В. Докл. ТСХА. М., 1965, вып. 103. Родионова Н. А. Автореф. канд. дисс. М., 1958. Смирнова-Иконникова М. И. Вестн. с.-х. науки, 1962, 7. Солдатенков С. В., Мазурова Т. А. Биохимия, 1956, 21, вып. 5. Danielson. Acta chem. scand, 1952, 6, 1.
-

ОСОБЕННОСТИ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ У ЗЕРНОБОБОВЫХ РАСТЕНИЙ

СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АЗОТНОГО ОБМЕНА У ЗЕРНОБОБОВЫХ РАСТЕНИЙ

Взаимоотношения бобовых растений с клубеньковыми бактериями в связи с фиксацией ими атмосферного азота

Бобовые растения, находясь в симбиозе с клубеньковыми бактериями, образуют целостную физиологическую систему, обуславливающую специфику их физиологии и в целом обмена веществ. Целостность этой системы выражается во взаимной адаптации важнейших физиологических процессов и в первую очередь тех, которые связаны с азотным питанием бобового растения. Симбиоз бобовых растений с клубеньковыми бактериями не является строго облигатным. Как клубеньковые бактерии, так и бобовые растения могут развиваться совершенно независимо, если для этого имеются необходимые условия.

Благодаря образованию на корнях клубеньков с азотфиксирующими бактериями бобовые растения сами питаются азотом из этого источника и обогащают почву связанным азотом.

За последнее время стало известно, что значение клубеньковых бактерий в жизни бобовых растений не ограничивается увеличением азота. Оказалось, что клубеньковые бактерии, как и многие другие почвенные микроорганизмы, обладают способностью синтезировать физиологически активные вещества, в том числе и витамины (Красильников, 1954).

Клубеньковые бактерии относятся к роду *Rhizobium*, что же касается семейства, то единое мнение по этому вопросу отсутствует: одни систематики относят этот род к семейству Nitrobacteriaceae (Bergey, 1930), другие к Pseudomonadaceae (Красильников, 1949).

Дифференциация клубеньковых бактерий внутри рода производится главным образом по видам растений, в симбиозе с которыми они находятся. Л. М. Доросинский (1965), положив в основу классификации перекрестную заражаемость и ряд морфологокультурных свойств клубеньковых бактерий, выделяет следующие группы рода *Rhizobium*: *Rh. leguminosarum* — бактерии гороха, вики, кормовых бобов, чины, чечевицы; *Rh. phaseoli* — бактерии фасоли; *Rh. japonicum* — бактерии сои; *Rh. vigna* — бактерии вигны, маша, арахиса; *Rh. cicer* — бактерии нута; *Rh. lupini* — бактерии люпина; *Rh. trifolii* — бактерии клевера; *Rh. meliloti* — бактерии люцерны, донника, тригонеллы; *Rh. simplex* — бактерии эспарцета; *Rh. lotus* — бактерии лядвенца; *Rh. robinii* — бактерии акации. Помимо видовой специфики, клубеньковые бактерии различаются по активности азотфиксации и среди них выделяют расы или штаммы.

Количество накапливаемого азота зависит от обоих компонентов симбиотической системы, но есть основания считать, что бобовое растение является ведущим в этом процессе. Клубеньковые бактерии фиксируют азот из атмосферы только лишь в симбиозе с бобовыми растениями, в чистой культуре они этой способностью не обладают. Максимальный эффект фиксации азота достигается удачным подбором обоих компонентов — сорта растения и расы бактерии.

Интересно отметить, что клубеньковые бактерии развиваются на корнях бобовых растений даже в том случае, когда последние служат подвоем, а привоем является любое другое растение. Однако в вариантах, где бобовые растения служили привоем, а подвоем — небобовые растения, бактерии не развивались (Рубин, Потапов, Германова, 1953). Важное значение в накоплении азота в почве бобовыми растениями имеет мощность их роста и развития, зависящая от продуктивности фотосинтеза и обеспеченности среды питательными веществами. При оптимальном соотношении указанных условий азотфиксирующая способность клубеньковых бактерий будет достигать максимума.

По вопросу механизма внедрения бактерий в корневые волоски в литературе до сих пор нет единого мнения. В последнее время ряд исследователей склонны считать, что проникновение клубеньковых бактерий в корневую систему осуществляется через корневые волоски путем ферментативного воздействия на клеточные оболочки и их растворения. Высказано предположение, что существенную роль в увеличении проницаемости оболочки корневого волоска играет фермент полигалактуроназа, который в небольших количествах находится в корневых волосках и, очевидно, вызывает частичное растворение компонентов клеточной оболочки. Под влиянием выделенных клубеньками веществ типа полисахаридов обра-

зование полигалактуроназы значительно возрастает и в свою очередь ведет к размягчению оболочек, что позволяет клубеньковым бактериям легче проникать в корень (Ljunggren, Fåhrgaeus, 1959, 1961). Путь проникновения клубеньковых бактерий первоначально был описан Бейеринком (Beijerinck, 1888), а затем рядом других исследователей. Попав внутрь корневого волоска, бактерии образуют так называемую «инфекционную нить», которая, проникая в кору корня, вызывает интенсивное деление клеток, в результате чего и образуются клубеньки. После проникновения нити внутрь клеток клубенька клетки увеличиваются в размерах и образуется бактериоидная ткань клубенька. Клетки ее быстро теряют ядра и способность к делению.

Вполне сформированный клубенек имеет следующее строение: 1) кора клубенька, состоящая из нескольких слоев мелких незараженных клеток; 2) зона интенсивно делящихся, тоже незараженных клеток, из которых формируются клетки коры клубенька, сосудистые клетки, меристема и клетки, поражающиеся бактериями; 3) сосудистая система клубенька (трахеиды ксилемы, волокна флоэмы и ситовидные трубки); 4) инфицированная ткань, в которой зараженные бактериями клетки чередуются с незараженными (Мишустин, Шильникова, 1968).

Форма клеток бактерий во время пребывания в клубеньке претерпевает ряд изменений — от палочковидных в первый период до ветвистых форм, так называемых бактериоидов, в более поздний период. Бактериоиды обладают наиболее высокой азотфиксирующей способностью. Как правило, образование бактериоидов связано с появлением леггемоглобина (Мишустин, Шильникова, 1968). В осенний период клубеньки разрушаются и бактерии переходят в почву. Основная масса клубеньков у однолетних бобовых растений образуется у корневой шейки и на боковых корнях на глубине до 15 см. В зависимости от вида сроки появления клубеньков колеблются от 4 до 28 дней (Федоров, 1952). В пределах вида в зависимости от сортовых особенностей клубеньки могут появляться у гороха на 6—9-й, у вики — на 9—13-й, у чины — на 9—23-й день.

Среднее количество клубеньков на одно растение зависит от их величины. У клевера, характеризующегося мелкими клубеньками, число клубеньков может достигать 150—300; у гороха и вики клубеньки крупнее и число их меньше — от 50 до 100; а у растений с очень крупными клубеньками (люпин, соя) бывает не более 25—50 клубеньков.

Количество образующихся клубеньков на корнях бобовых растений находится в тесной связи с морфогенезом корневой системы; клубеньки возникают лишь в участках, где происходит активное образование инициальных очагов меристемы.

Урожай растений не всегда связан с количеством клубеньков. Такая зависимость наблюдается только в том случае, если сравниваются бактерии, обладающие одинаковой активностью и вирулентностью. Тип образующихся клубеньков на корнях растений и значение их для продуктивности зависят, в первую очередь, от активности расы клубеньковых бактерий. Расы бактерий, являющиеся неактивными азотфиксаторами, приносят мало пользы растению даже в том случае, когда клубеньки образуются внешне как будто и нормально.

Таким образом, следует различать азотфиксирующую способность клубеньковых бактерий (эффективность) и их вирулентность, т. е. способность бактерий проникать в корни растений. Исследования Д. Ласло (1954) показали, что вирулентность бактерий следует связывать с количеством возникших от них клубеньков, а азотфиксирующую активность — с объемом клубеньков.

Клубеньки эффективных и малоэффективных рас отличаются по окраске и содержанию в них красного пигмента леггемоглобина, тождественного гемоглобину крови,— активные расы, как правило, образуют клубеньки розового или светло-коричневого цвета. Кроме того, они отличаются по содержанию витаминов (табл. 19).

Таблица 19

Содержание витаминов B_6 и B_{12} (в $\mu\text{г}$) в клубеньках
 чины различной окраски
 (по Гаркавенко, 1963)

Сорт	Окраска клубеньков	Количество витаминов на 1 г сырых клубеньков	
		B_6	B_{12}
Местный Чакинская 5	светло-коричневые	11,0	387,5
	коричнево-черные	5,1	225,0
	розовые	15,1	237,5
	серо-зеленые	7,5	152,5

Азотфиксирующая деятельность клубеньковых бактерий начинается почти с первых же дней образования клубеньков и продолжается весь период активного роста растения. Она возрастает в связи с усилением фотосинтетической деятельности растения, в результате которой увеличивается образование углеводов, служащих энергетическим материалом для бактерий. Максимальной величины интенсивность фиксации азота достигает к периоду цветения (Израильский, 1933; Федоров, 1952; Петросян, Навасардян, 1961). В это же время максимально и поступление азота из клубеньков в растение.

Количественное распределение азота между клубеньковыми бактериями и растением соответствует примерно таким величинам: 75% азота, фиксированного из воздуха бактериями, переходит в растение, а 25% остается в клубеньках. В некоторых случаях передача может достигать 90% всего запаса азота в клубеньках (Израильский и др., 1933; Федоров, 1952, и др.). Значительная отдача азота, фиксированного клубеньками, растению подтверждает тесную симбиотическую связь между ними.

В связи с тем что фиксация азота происходит в клубеньках, содержание азота в них больше, чем в корнях и стеблях. Так, если в корнях и стеблях содержание азота не превышает 1,5—2%, то в клубеньках оно может достигать 5—8%. Наибольшее содержание азота в клубеньках в ранний период жизни растений (Рудаков, Лопатина, Швецова, 1936).

В настоящее время можно считать доказанным, что азотфиксирующая активность клубеньковых бактерий и их вирулентность меняются в зависимости от физиологического состояния растения-хозяина, от фаз развития и условий выращивания.

Ф. Ф. Юхимчук (1957) детально изучал влияние репродуктивных и вегетативных органов бобовых растений на образование клубеньковых бактерий. Опыты, проводимые с нормально цветущими растениями и с растениями, у которых удалялись бутоны и цветы, показали, что на передвижение азотных веществ из клубеньков и корней в надземные органы существенное влияние оказывает развитие генеративных органов. С началом развития репродуктивных органов отток азотистых веществ из клубеньков усиливается, вследствие чего содержание азота в них резко уменьшается. С удалением бутонов и цветов период жизнедеятельности клубеньковых бактерий и фиксация атмосферного азота значительно продляются. М. В. Федоров и В. П. Подъяпольская (1951) также показали, что чем дольше длится период развития растений до перехода их к репродуктивному развитию, тем выше жизнедеятельность клубеньковых бактерий и тем длительнее период фиксации атмосферного азота.

Ряд авторов отмечает, что бобовые растения далеко не безучастны и пассивны к вторжению клубеньковых бактерий в ткани корней. Наличие обмена веществ определенной физиологической направленности в клетках корней бобовых растений обуславливает образование в них наряду со многими другими продуктами веществ антибиотических или бактерицидных, т. е. задерживающих рост несвойственных им клубеньковых бактерий. В этом отношении представляют интерес исследования Е. Х. Ремпе (1953), установившие бактерицидные свойства сока из корней люцерны по отношению к клубеньковым бактериям клевера. Эти данные подтверждены ра-

ботами Н. А. Красильникова и А. И. Кореняко (1944). В опытах К. И. Рудакова и М. Н. Биркель (1954) обнаружено, что бобовые растения привлекают клубеньковые бактерии своими выделениями — галактовой и галактуроновой кислотами, образующимися под воздействием протопектиназных бактерий, которые внедряются в корни бобового растения раньше клубеньковых бактерий. Бактерицидными свойствами обладают лишь корни (Чайлахян и др., 1953).

Установлено, что основными факторами, определяющими взаимоотношения клубеньковых бактерий и бобовых растений, являются вирулентность бактерий и избирательная бактерицидность растений. Подобного мнения придерживаются М. В. Федоров (1952) и Д. Ласло (1954), считающие, что клубеньковые бактерии при сожительстве с бобовыми растениями испытывают влияние последних на протяжении всего вегетационного периода и что в процессе развития изменяется как их вирулентность, так и азотфиксирующая активность.

Механизм усвоения атмосферного азота клубеньковыми бактериями до настоящего времени остается полностью нераскрытым. Можно сказать, что если пути азотного обмена у бобовых растений, связанные с использованием уже образовавшегося тем или иным путем аммиака, в последние годы начинают более или менее выясняться, то в отношении первичных этапов в симбиотической фиксации атмосферного азота известно еще очень мало.

В настоящее время в литературе получили известность следующие гипотезы. Первая гипотеза, разработанная Виртаненом (Virtanen, 1940), исходит из предположения, что в процессе азотфиксации имеет место «гидролиз» азота, в качестве первичного продукта образуется гидроксилламин, азот которого при дальнейшем восстановлении переходит в состав аминокислот.

Гипотеза В. С. Виноградского основывается на предположении, что в процессе фиксации происходит восстановление азота и в качестве первичного продукта образуется аммиак. Эта теория многими микробиологами признается и в настоящее время (Работнова, 1966).

Третья гипотеза, разделяемая М. В. Федоровым (1952) и Бахман (1957), исходит из того, что первым продуктом азотфиксации является гидразин. Предполагается, что в протоплазме азотфиксирующих бактерий содержится фермент, имеющий карбоксильные группы, благодаря которым и происходит присоединение азота.

Cheniae и Evans (1956), исходя из корреляции между активностью нитратредуктазы и азотфиксирующей активностью *Rhizobium*, выдвинули предположение, что нитратредуктазная система клубеньков связана с процессами фиксации атмосферного азота. Авторы считают, что первый этап фиксации

является окислительным, продуцирующим соединения типа нитратов или нитритов. Допущение возможности окислительного пути в первичном связывании молекулярного азота в клубеньках бобовых растений поддерживается и другими исследователями (Bond, 1961; Ратнер и Самойлова, 1966, и др.). Однако Е. И. Ратнер и С. А. Самойлова указывают, что высокая активность нитратредуктазы свойственна не всем бобовым. У других же растений, не относящихся к семейству бобовых, но способных к симбиотической азотфиксации, например у ольхи, нитратредуктаза в клубеньках вообще не обнаружена, и, по-видимому, фиксация атмосферного азота идет другими путями.

Действие нитратредуктазы не специфично в отношении акцептора электронов. Помимо восстановления нитратов она может участвовать и в других восстановительных реакциях, в частности в восстановлении окисленного леггемоглобина. В связи с этим высказывается мнение, что участие нитратредуктазы в азотфиксации опосредуется через ее реакции на восстановление леггемоглобина в клубеньках (Jordan, цит. по статье Ратнера и Самойловой, 1966).

Влияние физических факторов на образование клубеньков у бобовых растений

Большое значение для образования клубеньков у бобовых растений имеет влажность почвы. При недостатке влаги в почву корневые волоски быстро засыхают, образование клубеньков резко снижается, а имеющиеся начинают отмирать. Особенно большое значение имеют условия увлажнения в начальный период после посева, так как они определяют возможность проникновения бактерий в корневые волоски и образования клубеньков. Наилучшие условия увлажнения для образования клубеньков и повышения азотфиксирующей активности бактерий лежат между 40 и 80% от полной влагоемкости почвы.

Следует иметь в виду, что уровень критической влажности для образования клубеньков у разных видов бобовых неодинаковый, это обстоятельство следует принимать во внимание при выборе бобовых растений для разных почвенно-климатических условий.

Не менее важное значение имеет температура, причем оба симбионта приспособлены в этом отношении к однотипным условиям. Е. Н. Мишустин и В. К. Шильникова (1968) указывают, что образование клубеньков в природных условиях может наблюдаться при температурах, несколько выше 0°. Однако азотоусвоение при таких условиях практически не происходит. Процесс азотфиксации становится заметным при температуре лишь около 10°.

Сильное отрицательное влияние оказывает значительное повышение температуры (Красильников и Кореняко, 1944). Оптимальное значение температур для роста клубеньковых бактерий лежит в пределах 20—28° С и лишь отдельные формы могут развиваться при 29 и 31°. При дальнейшем повышении температуры наблюдается угнетение жизнедеятельности бактерий и полная гибель их. Многие виды бобовых растений при температуре около 30° очень слабо связывают молекулярный азот, хотя бактерии в этих условиях могут размножаться.

Низкие температуры клубеньковые бактерии переносят значительно лучше и, как правило, перезимовывают в почве при температурах ниже нуля (Доросинский, Ламповщиков, 1948; Лопатина, Лазарева, 1957, и др.). На степень перезимовки бактерий в почве большое влияние оказывают влажность, кислотная реакция почвы, наличие в ней различных солей.

Для роста и размножения клубеньковых бактерий большое значение имеют условия аэрации. При достаточном наличии кислорода в почве рост клубеньков осуществляется значительно быстрее. На тяжелых глинистых почвах и в почвах, избыточно увлажненных, образование клубеньков снижается и активность фиксации азота бактериями резко падает. В этих условиях клубеньки обычно образуются лишь в верхней части главного корня, находящейся ближе к поверхности почвы.

Важное значение для процесса клубенькообразования и фиксации азота имеет реакция среды, в которой развивается бобовое растение. Установлено, что минимальным для клубеньковых бактерий следует считать рН 7, максимальным — рН 11. Внесению клубеньковых бактерий в корни бобовых растений в кислой среде препятствует, с одной стороны, нарушение поверхностной структуры корня, а с другой — переход в кислых почвах в почвенный раствор солей алюминия и марганца, неблагоприятно действующих на развитие корневой системы и процесс азотоусвоения (Петербургский, 1964; Мульдер и др., 1964).

О влиянии рН среды на образование клубеньков можно судить по результатам опытов с соей (табл. 20). Примерно такие же данные имеются и по другим культурам. Таким образом, как при очень кислой, так и при щелочной реакции почвы активность клубеньковых бактерий сильно снижается, а в связи с этим замедляется образование клубеньков.

М. В. Федоров, ссылаясь на работу Сниежко (1928), пишет, что как при слишком щелочной, так и при кислой реакции среды клубеньковые бактерии переходят в вакуолированную форму и не способны вызывать заражение корневой системы бобовых растений. Аналогичные данные приводятся в работе Е. Н. Мишустина и В. К. Шильниковой (1968).

Губительное действие на клубеньковые бактерии оказывают прямые солнечные лучи, особенно коротковолновая часть спектра. Поэтому инокулированные семена не рекомендуется перевозить на место посева в открытой таре (Федоров, 1952). Однако свет, являясь необходимым фактором фотосинтеза растений, имеет большое значение для симбиоза клубеньковых бактерий с бобовыми растениями. Недостаток света приводит к ограничению как роста растений, так и образования

Таблица 20
Количество клубеньков на корнях сои в зависимости от pH среды
(по Федорову, 1952)

Значение pH	Среднее число клубеньков на растении	Значение pH	Среднее число клубеньков на растении
3,75—4,0	0	4,9—5,0	17
4,15—4,20	1	6,0	30
4,40—4,50	14	7,0	22
4,55—4,65	12	8,0	4

клубеньков. При этом снижается активность азотфиксации.

Наряду с этим свет является одним из факторов, определяющих переход растения к репродуктивному развитию. В этом случае влияние света (продолжительности освещения, его интенсивности, спектрального состава) на развитие клубеньковых бактерий будет косвенным — через физиологию самого растения. В этом отношении представляют интерес опыты М. В. Федорова и В. Подъяпольской (1951), результаты которых представлены в табл. 21.

Таблица 21
Влияние продолжительности и интенсивности освещения на образование клубеньков у гороха
(по Федорову и Подъяпольской, 1951)

Условия освещения	Вес воздушно-сухой надземной массы, %	Вес воздушно-сухих корней, %	Вес семян, %	Вес абсолютно сухих клубеньков, %	Время до зацветания
4 час	16	51	0	19	не цвели
8 час	65	151	0	202	не цвели
Непрерывное	37	78	18	30	20 дней
Затенение	95	94	64	86	33 дня
Естественное освещение	100	100	100	100	33 дня

Физиологические особенности минерального питания бобовых растений в связи с их симбиозом с клубеньковыми бактериями

Помимо физических факторов на симбиотическую деятельность бобовых растений большое влияние оказывают условия минерального питания, особенно азотного.

В отношении азотного питания бобовые растения в отличие от других всегда находятся в более благоприятных условиях. Являясь необлигатными симбионтами, при наличии большого количества азотистых соединений в почве, они, как и другие растения, легко могут поглощать азот из почвы в связанном состоянии (в виде аммонийных солей, нитратов, нитритов и др.). При недостатке этих соединений в почве бобовые растения могут с помощью клубеньковых бактерий усваивать азот из атмосферы. Однако следует отметить, что при избыточных количествах связанного азота в почве бобовые растения в значительной степени теряют свою способность фиксировать азот атмосферы с помощью клубеньковых бактерий и тем самым вовлекать его в биологический круговорот веществ.

В более ранних работах было показано, что соли азота, находящиеся в почве, оказывают тормозящее влияние на формирование клубеньков на корнях бобовых растений. Позднее было установлено, что небольшие дозы азота в известных соотношениях с другими питательными элементами (фосфором, калием) способствуют образованию клубеньков и размножению бактерий.

Отрицательное действие нитратных и аммонийных солей на симбиоз бобовых растений с клубеньковыми бактериями сказывается прежде всего на числе образовавшихся на корнях клубеньков. Большое значение имеет химическая природа солей. Так, если берется калийная селитра, то тормозящее влияние ее на процесс образования клубеньков начинается с концентрации 1 : 10 000; натриевая селитра аналогично действует при концентрации 1 : 2000, азотнокислый аммоний и сернокислый аммоний — при 1 : 20 000. Однако органические формы азота (пептон, мочевины) на образование клубеньков оказывают очень слабое тормозящее влияние или совсем не влияют. Например, почвенный гумус не только не угнетает клубеньки, но в ряде случаев стимулирует. Поэтому тормозящее влияние минерального азота на образование клубеньков и симбиотическую азотфиксацию следует связывать не вообще с запасами азота в почве, а лишь с количеством минерального азота. Вредное влияние оказывают аммиачные соли. В опытах М. В. Федорова с фасолью внесение в песчаную культуру хлористого аммония привело к почти полному прекращению образования клубеньков. Такое отрицательное

действие хлористого аммония на процесс образования клубеньков автор объясняет сильным подкислением среды.

Влияние связанных соединений азота на азотфиксирующую активность клубеньковых бактерий в клубеньках сои и фасоли показано опытами М. В. Федорова и И. В. Козлова (1959). Наиболее благоприятные условия для симбиотической фиксации азота при выращивании фасоли имелись в вариантах с содержанием связанного азота в количестве 0,4—0,8 от нормы азота в смеси Гельригеля. Более высокие дозы азота постепенно снижали азотфиксирующую способность бактерий, и при количестве азота, равном двойной норме, она полностью прекращалась. В вариантах опыта при очень малых дозах азота (0,2 от смеси Гельригеля) фасоль погибала, несмотря на инокуляцию семян активной культурой клубеньковых бактерий. Примерно такие же результаты были получены автором в опытах с соей.

Считается, что одним из основных факторов, регулирующих образование клубеньков на корнях бобовых растений в условиях повышенного содержания минерального азота в почве, является концентрация растворимых азотистых соединений в клетках корня. Опыты М. П. Корсаковой и А. Г. Кононотиной (1936) показали, что образование клубеньков на растении может тормозиться уже при таких концентрациях аммонийных солей в растворе, окружающем корень бобового растения, которые не оказывают вредного влияния на развитие клубеньковых бактерий в чистой культуре. Более того, И. В. Козлов (1953) указывает, что клубеньковые бактерии не теряли свою вирулентность (от 10 до 30 дней) в среде, имеющей концентрацию нитратов от 20 до 40 норм по Гельригелю, которая была губительной для самого растения.

Установлено, что в условиях избыточного минерального азотистого питания в тот период, когда образование клубеньков резко снижается или полностью отсутствует, бактерии в клетках корня остаются жизнедеятельными и при полном использовании растением азота в среде вновь могут образовывать клубеньки. Таким образом, следует признать, что образование клубеньков на корнях в условиях избыточного азотистого питания регулируется, в первую очередь, физиологическим состоянием самого растения.

От количества минерального азота в почвах зависит также эффективность применения нитрагина. Инокуляция семян бобовых растений клубеньковыми бактериями дает больший эффект на почвах, сравнительно бедных азотом.

Механизм тормозящего действия минеральных азотистых соединений на симбиоз бобовых растений еще достаточно хорошо не изучен. В настоящее время стало известно, что подкормка инокулированных растений повышенными дозами азота снижает активность нитратредуктазы и этим самым от-

рицательно влияет на симбиотическую фиксацию азота. Это, как указывает З. И. Журбицкий (1967), позволяет допустить возможность окислительного пути на начальных этапах связывания атмосферного азота, предшествующего образованию аммиака.

При избыточном питании бобовых растений легко растворимыми формами азота вызывается не только задержка образования клубеньков, но и как бы преждевременное старение их и торможение перехода палочковидных форм бактерий в бактериоидные (Базырина и др., 1949; Ласло, 1954, и др.).

Еще в 1898 г. Мазе была высказана точка зрения, что высокие нормы удобрения азотсодержащими соединениями приводят к усиленному потреблению углеводов для синтеза белков надземной части, что ухудшает условия существования бактерий.

Е. Н. Мишустин (1964), ссылаясь на работы Таппег и Anderson, указывает, что отрицательное действие высоких доз связанного азота в почве на образование клубеньков обуславливается подавлением образования индолилуксусной кислоты (ИУК) в корнях. Предполагается, что процесс инфекции растения клубеньковыми бактериями протекает в два этапа: первый связан с превращением триптофана в ИУК, второй — с искривлением корневых волосков под влиянием образовавшейся ИУК. В отсутствии связанного азота оба этапа протекают нормально. При наличии солей аммония затормаживается превращение триптофана в ИУК. В присутствии нитратного азота снижается количество в корнях ИУК вследствие ее разрушения. При реакции нитрата с ИУК образуется полимеризованный индолил-3-альдегид, который не обладает активным действием (Мишустин, Шильникова, 1968).

При малых дозах внесения минерального азота в почву образование клубеньков может не только не тормозиться, но и стимулироваться. М. В. Федоров предполагает, что стимулирующее действие малых доз азота связано с тем, что существует определенный период времени между концом использования запасных веществ семени и началом активной фиксации азота, в течение которого растения могут испытывать азотное голодание, сказывающееся отрицательно на росте самого растения, а в связи с этим и на образовании клубеньков.

Я. В. Пейве (1965) указывает, что, по-видимому, активизация азотфиксации при внесении небольших доз азотных удобрений может быть вызвана стимуляцией начального образования нитратредуктаз и нитритредуктаз клубеньковых бактерий, участвующих в фиксации молекулярного азота.

На процесс азотоусвоения бобовыми растениями большое влияние оказывает внесение фосфорных удобрений, которые интенсифицируют рост корневой системы бобовых растений,

особенно образование корневых волосков и активируют деятельность клубеньковых бактерий. При низком содержании фосфора в среде проникновение бактерий в корень происходит, но клубеньки не образуются. Экспериментальные данные показывают, что наличие фосфатов в почве уменьшает вредное действие повышенных доз азота на процесс клубенькообразования.

Внесение фосфатов в почву увеличивает число клубеньков на корнях и их величину. Так, растения гороха без удобрения фосфором имели в среднем по 324 клубенька, а с удобрением — 514. Вес клубеньков в первом случае был равен 0,256, а во втором 1,443 г.

Таким образом, фосфорные соединения оказывают положительное влияние как на рост самого растения, так и на деятельность клубеньковых бактерий.

М. В. Федоров указывает, что, несмотря на общую высокую потребность в фосфоре, клубеньковые бактерии очень чувствительны к дозировке фосфатов и их формам. В тех случаях, когда доза фосфатов в среде высокая или устанавливается неблагоприятная реакция за счет внесенного фосфата, значительно задерживается развитие бактерий в фазе палочек и не происходит перехода в бактероидную форму, что ведет к снижению азотфиксации, а следовательно и урожая.

Вопрос о физиологической сущности действия фосфорных соединений на азотфиксирующую активность клубеньковых бактерий пока еще остается открытым. Однако, учитывая, что фосфорная кислота аденозин-три- и аденозин-дифосфатов (АТФ и АДФ) стоит в центре всего энергетического обмена клеток, а фосфор имеет большое значение в обмене азотистых веществ в растительном организме, можно предположить участие фосфора в процессе фиксации атмосферного азота бактериями. Кроме того, фосфор, накапливающийся в значительных количествах в клубеньках, по-видимому, необходим для синтеза нуклеопротеидов.

Эффективность действия разных форм фосфорных удобрений на процесс образования клубеньков и урожай растений зависит от реакции почвы. На кислых почвах фосфорит дает лучшие результаты, чем суперфосфат. Имеют значение и биологические особенности самих бобовых растений. Так, например, люпин занимает первое место по поглощению фосфорной кислоты из фосфатов (Ратнер, 1965). У него наблюдается как бы противоречивое отношение к фосфатам: с одной стороны, он обладает высокой растворяющей способностью, с другой — не использует полностью то количество, которое способен мобилизовать.

Неодинаковое отношение бобовых культур к труднорастворимым фосфатам объясняется различным отношением к ним клубеньковых бактерий. Исследованиями установлено, что чи-

стые культуры клубеньковых бактерий обладают способностью растворять трехкальциевый фосфат и усваивать входящий в их состав фосфор. Наиболее сильно растворяющая и усваивающая способность выражена у бактерий люпина, сои и сераделлы (Заремба и др., 1966).

Таким образом, клубеньковые бактерии, обладая высокой растворяющей способностью труднорастворимых соединений фосфора, способствуют обогащению бобовых растений не только азотом, но и фосфором.

О положительном действии калия на процесс клубенькообразования и урожай бобовых растений можно судить по данным табл. 22.

Таблица 22

**Влияние обеспеченности среды калием на образование клубеньков и урожай бобовых растений (гороха и фасоли)
(по Федорову, 1952)**

Доза калия (в частях от нормальной смеси Гельригеля)	Воздушно-сухая надземная масса		Воздушно-сухие корни		Семена		Абсолютно сухой вес клубеньков	
	г	%	г	%	г	%	г	%
	Инокулированные семена							
1К	6,20	100	0,74	100	1,00	100	0,036	100
	6,35		0,51		0,95		0,045	
1/2К	5,67	80	0,60	89	0,75	55	0,063	112
	4,43		0,50		0,82		0,028	
1/4К	3,94	70	0,75	105	0,03	25	0,025	57
	4,82		0,55		0,45		0,220	
Не инокулированные семена								
1К	4,60	100	0,54	100	0,37	100	0,042	100
	4,30		0,47		0,22		0,162	
1/2К	5,00	107	0,63	110	6,18	41	0,066	60
	4,52		0,47		0,06		0,057	
1/4К	3,85	75	0,44	62	0,30	52	0,024	19
	2,85		0,58		0,01		0,014	

Из таблицы видно, что при полной дозе калия вес клубеньков и урожай растений выше. Однако некоторые считают, что калий не имеет специфического значения для процесса азотфиксации, а его благоприятное действие связано, по-видимому, только с улучшением роста растений.

На рост бобовых растений и симбиотическую фиксацию азота влияют соли кальция. Как известно, бобовые растения являются чрезвычайно отзывчивыми к известкованию кислых почв. Среди зерновых и кормовых бобовых лишь люпин и сераделла сравнительно устойчивы к кислой реакции почвы. Положительное влияние кальция обуславливается, с одной стороны, устранением кислой реакции почвы, а с другой — специфическим действием иона кальция. В этом отношении интересные данные приводятся в книге М. В. Федорова (1952). На кислой почве без нейтрализации (рН 5,6) количество клубеньков на 10 растений равнялось 15, при введении едкого натрия (рН 7,1) число клубеньков уменьшилось до 2, при введении углекислого натрия (рН 7,0) оно увеличилось до 8, а при введении углекислого кальция (рН 6,6) возросло до 67.

Это указывает на то, что дело не только в нейтрализации среды солями кальция, но и в непосредственном влиянии кальция.

Исследования показали, что при выращивании растений на известкованных почвах параллельно с увеличением числа клубеньков обычно увеличивается и урожай растений. Видимо, кальций повышает и фиксацию атмосферного азота клубеньковыми бактериями.

Из микроэлементов большое значение для симбиотической деятельности бобовых растений имеют молибден и бор. Так, по данным Я. В. Пейве (1965), от внесения 100 г молибдата аммония на 1 га урожай зерна гороха, кормовых бобов, люпина и вики повышается на 2,5—3,5 ц. В различных районах СССР, преимущественно в нечерноземной зоне и в северной части лесостепи, прибавки урожая семян зернобобовых культур (гороха, кормовых бобов, вики, сои и др.) от применения молибдена составляют от 2—3 до 8—10 ц/га. В случае сильно выраженной молибденовой недостаточности эффект может быть и значительно выше. Молибдена в бобовых растениях содержится значительно больше, чем в других растениях. Установлено, что он в достаточном большом количестве накапливается в клубеньках бобовых растений. Так, клубеньки люпина на 1 кг сухого вещества содержат до 17 мг, а клубеньки клевера до 11 мг молибдена.

Опыты показали, что потребность в молибдене у растений особенно сильно проявляется тогда, когда в среде находятся нитраты. Значительно меньше отзываются растения на молибден при питании аммиаком и мочевиной. Эти данные позволили рассматривать молибден как один из необходимых фак-

торов, с участием которого протекают процессы восстановления свободного азота, нитратов и нитритов.

Большое значение имеет молибден для повышения эффективности предпосевного заражения семян нитрагином. В случае сильно выраженной молибденовой недостаточности, особенно на кислых дерново-подзолистых почвах, применение нитрагина оказывается неэффективным. Внесение молибдена повышает активность как уже имеющихся в почве, так и вносимых с нитрагином клубеньковых бактерий.

Исследований по изучению влияния молибдена на урожай бобовых растений и их симбиотическую деятельность довольно много, однако вопрос сущности этого действия пока еще остается нерешенным. В настоящее время в ряде работ установлена связь между активностью нитратредуктазы и фиксацией атмосферного азота в клубеньках бобовых растений (Cheniae, Evans, 1957; 1960; Bergersen, 1961; Пейве, Жизневская, Тенисоне, 1965). Учитывая, что молибден входит в состав фермента нитратредуктазы, возникло предположение, что его влияние на азотфиксацию реализуется через воздействие на активность этого фермента в клубеньках.

Я. В. Пейве (1965) указывает, что молибден является основным микроэлементом, связанным с ФАД (флавинадениндинуклеотид). При этом в цепи переноса водорода и электронов дегидрогеназы, содержащие НАД и НАДФ, отнимают водород и электроны непосредственно от окисленного вещества и переносят их на ФАД. Дальше по цепи электроны передаются на молибден и другие микроэлементы переменной валентности, а через них на восстанавливаемые вещества (нитраты, нитриты, гидроксилламин, молекулярный азот и др.).

Я. В. Пейве, Г. Я. Жизневская и И. В. Тенисоне (1965) показали, что молибден и медь в клубеньках бобовых культур повышают активность ферментов дегидрогеназ, катализирующих реакции дегидрирования органических кислот и влияющих на доставку водорода к молекулярному азоту. Дегидрогеназы клубеньков оказывают воздействие на яблочную, лимонную, янтарную, пировиноградную и другие кислоты цикла Кребса. Образование и распад этих кислот находятся в связи с фиксацией азота и дыханием растений.

Представляют интерес исследования по изучению сопряженного действия молибдена и некоторых витаминов группы «В» на продуктивность симбиотической азотфиксации у бобовых растений, представленные в табл. 23.

Из таблицы видно, что на фоне сравнительно слабого воздействия на азотфиксацию витамина В₁₂ и аскорбиновой кислоты сильно выделяются варианты с обработкой растений молибденом и комплексом витаминов группы «В» (молибден и витамины вносились внекорневым путем). Молибден и комплекс витаминов группы «В», внесенные по отдельности, дают

**Увеличение количества фиксированного азота под влиянием молибдена
и витаминов за период плодообразования у сои
(по Ратнеру и Акимочкиной, 1964)**

Обработка растений	Содержание фиксированного из воздуха азота во всем растении			
	6/VIII	29/VIII	увеличение за 24 дня	
	мг/сосуд		мг	%
Вода (контроль)	327,2	697,6	369,4	100
Раствор Na-молибдата	611,6	1274,7	663,1	179
Раствор витаминов В ₁ + В ₂ + В ₆ + PP	518,4	1121,8	603,4	163
Раствор Na-молибдата + В ₁ + В ₂ + + В ₆ + PP	618,1	1255,6	637,5	179
Раствор витамина В ₁₂	367,1	747,8	380,7	103
Раствор витамина С	336,3	753,0	416,7	113

значительное увеличение количества фиксированного азота в растениях. В то же самое время сочетание молибдена и витаминов не дает большого преимущества. На основании этих данных автор делает вывод о сопряженном действии молибдена и витаминов группы «В» в растении и способности взаимно заменять друг друга в их влиянии на процесс азотфиксации. В чем состоит сущность этой сопряженности, авторы пока затрудняются ответить. Однако, принимая во внимание определенное положение об участии нитратредуктазы в процессе симбиотической фиксации азота, они считают, что сопряженное действие молибдена и витаминов могло бы быть приписано их однозначному действию на активность этого фермента. Кроме этого, авторы предполагают, что участие молибдена в процессе фиксации азота, так же как и в редукции нитратов, осуществляется через его влияние на накопление витаминов в растении.

Установлено, что симбиотический контакт между бобовыми растениями и бактериями наблюдается только тогда, когда в среде имеются хотя бы следы бора. В отсутствие последнего волокнистые пучки, соединяющие ткани корня с клубеньком, развиваются незначительно или вовсе отсутствуют. В этом случае бактерии хотя и находятся в корне, но получают мало сахаров и не могут синтезировать в достаточном количестве азотистые соединения, в результате чего растения не получают или получают мало связанного азота. Поэтому без бора клубеньки на корнях бобовых растений не образуются, а образовавшиеся при дальнейшем исключении бора из среды, как правило, вырождаются. Так, при наличии в среде

0,5 мг бора на 1 л питательной среды на корнях сои в среднем на одно растение было обнаружено 111 клубеньков, а без бора — только 1—2 (Федоров, 1952).

Бор не только способствует росту растений (особенно корневой системы) и образованию клубеньков, но и усиливает азотфиксирующую способность бактерий. Это обуславливается влиянием его на содержание углеводов в растениях, чем создаются более благоприятные условия для связывания азота атмосферы. Недостаток бора в почвах и эффективность борных удобрений более всего проявляются на подзолистых почвах, подвергнутых известкованию повышенными дозами извести, сочетающемуся с внесением азотистых, фосфорных и калийных удобрений.

Последние данные говорят о том, что большое значение для симбиотической азотфиксации имеет также кобальт, который входит в состав витамина В₁₂ (Ahmed, Evans, 1961). Стало известно, что в некотором отношении роль В₁₂ у бобовых растений сходна с его ролью в животном организме. Оказалось, что он стимулирует образование леггемоглобина, который, по видимому, участвует в процессе азотфиксации.

Таблица 24

Влияние симбиоза бобовых растений с клубеньковыми бактериями на содержание протогематина в корнях (по Рубину, Германовой-Гавриленко, 1960)

Варианты опыта	[Возраст растений]					
	7-дневные		14-дневные		21-дневные	
	γ на 100 мг сухого веса	%	γ на 100 мг сухого веса	%	γ на 100 мг сухого веса	%
Горох						
незараженный	1,43	100	2,47	100	2,38	100
зараженный	1,63	114	3,78	153	3,85	162
Конские бобы						
незараженные	1,70	100	4,60	100	5,90	100
зараженные	2,25	132	4,85	104	13,0	220

Большое значение для симбиоза бобовых растений с клубеньковыми бактериями имеет железо. Как показали исследования Б. А. Рубина и В. Ф. Германовой-Гавриленко (1960), существенной специфической особенностью обмена веществ корневых систем бобовых растений является богатство тканей корней Fe-порфириновыми соединениями, наличие которых, по мнению авторов, определяет возможность быстрого синтеза молекул зеленых пигментов при освещении корней и их позеленение. Авторы указывают, что высокое содержание протогематинов, обнаруженных ими в корнях бобов и гороха, на-

ходится в соответствии с наличием леггемоглобина в клубеньках бобовых растений. В табл. 24 приведены данные по определению содержания протогематина, являющегося простетической группой леггемоглобина в корнях бобов и гороха, зараженных и не зараженных клубеньковыми бактериями.

Анализируя данные, можно видеть, что в не зараженных клубеньковыми бактериями корнях бобов и гороха протогематина содержится достаточно большое количество. Поэтому способность синтезировать Fe-порфирины может рассматриваться как специфическая особенность обмена веществ корней бобовых растений, не связанная только с деятельностью клубеньковых бактерий. Однако протогематина больше содержится в корнях растений в варианте с инокуляцией. Следовательно, при взаимодействии тканей корня бобовых растений с клубеньковыми бактериями эта способность проявляется более отчетливо.

Влияние инокуляции клубеньковыми бактериями на химический состав зернобобовых растений и практическое значение нитрагинизации

Имеются данные, которые показывают, что питание бобового растения за счет азота воздуха в симбиозе с клубеньковыми бактериями дает более полноценную по содержанию белка и витаминов продукцию, чем питание их только минеральным азотом. Образование клубеньков с высокой азотфиксирующей способностью приводит к увеличению белка в семенах и вегетативной массе растения. В этом отношении интересны данные Рудакова (1940): урожай зеленой массы одного растения сои без клубеньков был равен 255 г, а при наличии 200 клубеньков — 252 г. Разница в величине урожая незначительная, однако по качеству урожая различия были существенными. Так, корни сои без клубеньков содержали 2,71% белка, а с клубеньками — 4,31%, стебли соответственно 2,81 и 5,42; листья — 11,97 и 14,9; семена — 36,16 и 41,71%.

При выращивании гороха в песчаных культурах в одном случае с повышенной дозой минерального азота, но при отсутствии клубеньков, а в другом — с небольшой дозой минерального азота, но при хорошем развитии клубеньков, была получена существенная разница по содержанию белка и витаминов в растениях (табл. 25). Разница в содержании белка особенно выражена в листьях, а в содержании витаминов — в корнях.

Под влиянием инокуляции растений клубеньковыми бактериями увеличивается содержание общего и белкового азота, а также количество свободных аминокислот, причем разница бывает больше при заражении активными штаммами. Содерж-

Влияние условий азотного питания на содержание белка и витаминов в растениях гороха (по Федорову, 1952)

Условия опыта	Белок, % на сухое вещество			Пиридоксин (витамина В ₆), мкг на 1 г сухого вещества			Пантотеновая кислота, мкг на 1 г сухого вещества		
	листья	стебли	корни	листья	стебли	корни	листья	стебли	корни
Питание только минеральным азотом	10,9	5,7	15,1	5,0	2,9	6,9	5,0	5,2	5,2
Питание главным образом за счет фиксации азота	17,6	7,3	18,2	5,8	4,1	33,7	6,7	10,0	25,0

жание аминокислот в зеленой массе, корнях и клубеньках увеличивается в основном за счет аспарагиновой и глутаминовой кислот, треонина, гистидина, валина, метионина, аланина, суммарного содержания серина с гликоколом, фенилаланина и во многих случаях — лизина. Клубеньки бактеризованных растений содержат в два раза больше свободных аминокислот, чем корни. Такая же картина наблюдалась в опытах с горохом, проведенных Гаркавенко (1963). Автор указывает на определенное соотношение между способностью клубеньковых бактерий образовывать отдельные витамины и содержанием свободных аминокислот в тканях бобовых растений. Штаммы, наиболее активные в отношении образования витамина В₆, более интенсивно влияют и на изменение аминокислотного состава бобовых растений.

Изучение активных и малоактивных штаммов клубеньковых бактерий имеет не только теоретическое, но и большое практическое значение для производственного приготовления бактериального удобрения — нитрагина. Первоначально нитрагин рекомендовался лишь при освоении под бобовые культуры новых земель или при посеве новых видов бобовых растений, ранее не возделывавшихся в данном районе. Известно, что нитрагинизация семян дает особенно большой эффект в тех случаях, когда в почве отсутствуют клубеньковые бактерии, свойственные данному бобовому растению. В настоящее время установлено, что даже в тех случаях, когда имеет место естественное заражение бобовой культуры клубеньковыми бактериями, нитрагинизация семян активной расой бактерий дает значительные результаты. Это объясняется тем, что высокоактивные бактерии, внесенные с нитрагином, раньше других проникают в корни развивающегося растения и тем самым затрудняют проникновение менее активных бактерий, имеющихся в почве.

Многочисленными опытами показано, что, используя для приготовления нитрагина специальные высокоактивные штаммы клубеньковых бактерий, специфических для данного вида (или группы бобовых), нередко удается существенно повысить их урожай и улучшить качество белка и других важных веществ, например витаминов.

Высокая эффективность нитрагинизации семян бобовых может быть достигнута лишь при создании благоприятных условий как для роста бобового растения, так и для развития и жизнедеятельности клубеньковых бактерий.

В настоящее время все больше и больше используется комбинированное внесение нитрагина с минеральными удобрениями, содержащими молибден, фосфор, калий и другие элементы.

Влияние бактериофагов клубеньковых бактерий на симбиотические взаимоотношения с бобовыми растениями

Явление лизиса клубеньковых бактерий было впервые описано в 1908 г. японскими исследователями Лоевом и Азо (Loew, Azo, 1908). Однако причина этого явления была вскрыта значительно позднее. Данные, показывающие, что причиной лизиса являются бактериофаги, впервые опубликованы в 1923 г. (Greitsen et al., 1923). В Советском Союзе изучение бактериофагов клубеньковых бактерий было начато В. И. Израильским (1926). В настоящее время обширная сводка литературы по этим вопросам дается в статье Я. И. Раутенштейна и Л. Н. Хаджи-Мурат (1967).

Исследования показали, что бактериофаги клубеньковых бактерий широко распространены и представляют собой гетерогенную группу, отдельные виды которой различаются по своей вирулентности, спектру литического действия, морфологическим и другим свойствам.

Большинство известных фагов клубеньковых бактерий относится к полифагам, способным лизировать культуры разных видов. Наряду с этим имеются бактериофаги с узким спектром литического действия.

Вопрос о влиянии бактериофагов клубеньковых бактерий на рост и урожай бобовых растений давно привлекал внимание исследователей, но до сих пор по этому вопросу нет единого мнения. В начале открытия этих бактериофагов было высказано предположение, что под их влиянием в клубеньках происходит лизис клубеньковых бактерий, благодаря которому богатые азотом компоненты клетки становятся доступными высшим растениям. Эти предположения в дальнейшем не подтвердились.

Ряд авторов считает, что при выращивании растений в стерильных условиях бактериофаги не оказывают на них заметного влияния. Другие исследователи, их в настоящее время значительно больше, указывают на отрицательное влияние бактериофагов на растения бобовых.

Изучение динамики накопления в почвах бактериофагов под монокультурами (люцерны, клевера, гороха, фасоли) и их влияния на урожай растений проводили Demolon, Dupes (1932—1947). Авторы пришли к выводу, что накопление бактериофагов в почве является причиной ее утомления. Проявление утомления было резко выражено в многолетних опытах с люцерной, несколько слабее с клевером и еще слабее с горохом, фасолью, люпином и бобами. А. Д. Калниньш (Калниньш, Аузне, 1962) изучал влияние бактериофагов на рост клевера, используя для этого большой набор разных бактериофагов. Из 30 вариантов у 14 отмечалось явно отрицательное действие бактериофагов, под влиянием которых урожайность опытных растений по сравнению с контрольными снижалась с 14 до 72%. Снижение урожайности автор связывает с уменьшением количества клубеньков на растениях. По его мнению, действие бактериофагов ограничивается зоной ризосферы, а внутри клубеньков не наблюдается накопления бактериофагов.

Ряд исследователей пытался установить связь между способностью клубеньковых бактерий к симбиотической фиксации азота и их чувствительностью к бактериофагам. Однако им это не удалось. Вирулентные и активные культуры встречаются как среди устойчивых, так и среди чувствительных к определенным бактериофагам. Абсолютно устойчивых к фагам культур клубеньковых бактерий нет.

Явление бактериофагии у клубеньковых бактерий необходимо иметь в виду при производстве нитрагина. В связи с тем что большинство рас клубеньковых бактерий лизогенно, в готовой продукции всегда могут находиться в том или ином количестве фаги (Райтенштейн и др., 1960, 1964). При наличии в нитрагине умеренных бактериофагов они могут не влиять на эффективность действия нитрагина. При переходе указанных фагов в вирулентные, что наблюдается довольно часто при изготовлении фосфоробактерина, вирулентные бактериофаги могут вызвать массовый лизис производственных культур. Кроме того, наличие фагов в готовой продукции может отрицательно влиять на эффективность препарата (Раутенштейн, 1947).

Несмотря на обширность литературы по этим вопросам, многие стороны явления бактериофагии клубеньковых бактерий до настоящего времени изучены явно недостаточно, чем и объясняется противоречивость данных, имеющая место в современной литературе.

Нуклеиновый обмен бобовых растений в сравнительно-видовом, сортовом и в общем филогенетическом плане изучен недостаточно.

Известно, что в исследованиях В. И. Палладина (1898), которые впервые показали значение нуклеопротеидов в жизнедеятельности высших растений, в частности для процесса дыхания, объектами, наряду со злаками, были бобовые — люпин и бобы. Первые работы Л. А. Иванова (1902, 1905) по изучению фосфорного обмена и нуклеопротеидов в процессе прорастания семян были выполнены на вики. Им было показано, что в семенах этого растения в непроросшем состоянии основная часть фосфора приходится на долю нуклеинового фосфора и фосфора фитина, неорганический фосфор и фосфор лецитина составляют незначительную часть. В процессе прорастания семян картина резко изменялась: происходило увеличение неорганического фосфора, и на 27—29-й день прорастания семян вики в темноте уже 23,7% всего фосфора находилось в этой форме, а на долю органического фосфора оставалось лишь 6—7%. Увеличение неорганического фосфора в период прорастания, по мнению автора, шло за счет отщепления фосфора от фосфорорганических соединений и, прежде всего, нуклеопротеидов.

Несколько позднее эти исследования бобовых и злаковых растений были продолжены В. К. Залесским (1912). Им было показано, что при прорастании одновременно с минерализацией фосфора в семенах происходит увеличение нуклеопротеидов, которые локализируются в растущих частях побегов. В органах, служащих местом отложения запасных веществ (семенах, луковицах и т. д.), их сравнительно мало. По данным автора, в семенах бобов количество P_2O_5 нуклеопротеидов в процентах к сухому весу составляло 0,063, а в верхушках стеблей — 0,167.

В работах А. Н. Белозерского с сотрудниками (1935) среди большого разнообразия растительных объектов растений заметное место занимали бобовые. Этими исследованиями было показано, что в ростках гороха, сои и фасоли, а также в зародышах семян и почках других растений содержится тимонуклеиновая кислота (ДНК).

Сравнительное изучение синтеза нуклеиновых кислот в связи с фосфорным обменом в процессе прорастания семян растений, отличающихся по химическому составу, проводились Вейсом (Weiss, 1952). В качестве объектов были взяты семена хлебных злаков, бобовых (фасоль, горох, чечевица) и масличных растений (клещевина, арахис, подсолнечник). Оказалось, что за 12 дней проращивания семян количество нуклеиновых кислот наиболее сильно возросло у хлебных злаков

и растений, богатых жирами (в 2—3 раза). У бобовых растений, семена которых богаты белками, увеличение нуклеиновых кислот в процессе прорастания было значительно меньше. Например, у фасоли к 12-му дню прорастания нуклеиновый фосфор возрос лишь на 4% (с 12 до 16%).

Сведения о превращениях нуклеопротеидов в процессе прорастания семян бобовых растений имеются в работах японских исследователей Осава и Оота (Osava, Oota, 1953). Изучая роль РНК в биосинтезе белка, они наблюдали, что в процессе прорастания в проростках бобов происходит накопление РНК, параллельно с этим увеличивается и содержание белка. Одновременно в семядолях происходит неуклонное падение количества РНК.

Представляют интерес исследования И. В. Асеевой (1954) биосинтеза нуклеиновых кислот в связи с фосфорным обменом в процессе прорастания семян, проведенные на бобовых и злаковых объектах. Из бобовых растений был взят горох сорт «Капитал» (табл. 26). Опыты показали, что в течение 10 дней прорастания семян гороха происходит значительное увеличение количества нуклеиновых кислот. За исследованный период оно увеличилось с 2210 до 3861. Нарастание количества нуклеиновых кислот шло как за счет РНК, так и ДНК. Это относится к целым семенам и к растениям. Что же касается проростков гороха, то за 10 дней количество нуклеиновых кислот в них увеличивается в 30 раз. В семядолях количество нуклеиновых кислот до 5-го дня практически остается без изменений и только лишь с 5-го по 10-й день наблюдается снижение. На основании этих данных автор делает вывод, что имеющиеся в семядолях нуклеиновые кислоты нельзя рассматривать лишь как материал, служащий для новообразования и синтеза нуклеиновых кислот в растении. Учитывая, что интенсивный синтез нуклеиновых кислот в проростках начался еще до 5-го дня, т. е. до того момента, когда содержание нуклеиновых кислот в семядолях гороха (а также в эндосперме пшеницы) начало заметно уменьшаться, автор приходит к заключению, что при прорастании семян в проростках с самого начала создается собственный механизм синтеза нуклеиновых кислот, тесно связанный с белковым обменом.

И. В. Асеевой исследовалось также изменение фосфора фитина в процессе прорастания семян гороха. Было установлено, что процесс прорастания семян гороха (и пшеницы) сопровождается падением содержания фосфора фитина. За 10 дней прорастания его содержание уменьшилось с 397,72 до 48,52, причем наибольшие изменения наблюдались в семядолях. В зародышах количество фитина было незначительным. Сопоставляя прирост нуклеинового фосфора с убылью фосфора фитина, автор приходит к выводу, что именно фосфор фитина идет на синтез нуклеиновых кислот и является одним из ис-

Таблица 26

**Образование нуклеиновых кислот при проращении семян гороха
(по Асеевой, 1954)**

Объект	Количество нуклеиновых кислот				ДНК		РНК	
	по фосфору		по пуринам		γ	%	γ	%
	γ	%	γ	%				
Непроросшие семена								
Целые семена	2361,07	1,55	2210,14	1,45	308,02	0,20	1902,12	1,26
Семядоли	2258,99	1,44	2111,64	1,37	290,50	0,19	1821,14	1,18
Зародыши	97,44	5,36	92,96	5,11	13,15	0,73	79,14	4,33
Через 2,5 дня								
Семядоли + проростки	2534,83	1,65	2399,47	1,55	329,72	0,22	2069,75	1,33
Семядоли	2169,90	1,55	2032,30	1,46	278,34	0,19	1753,96	1,27
Проростки	357,51	7,93	348,74	7,75	49,28	1,09	299,46	6,66
Через 5 дней								
Семядоли + проростки	3493,04	2,47	3355,61	2,37	426,72	0,30	2928,89	2,07
Семядоли	2062,47	1,65	1949,40	1,55	267,18	0,21	1682,22	1,34
Проростки	1425,72	10,09	1391,62	9,85	158,60	1,21	1233,02	8,73
Через 10 дней								
Семядоли + проростки	4025,96	4,33	3860,95	4,02	478,37	0,50	3382,58	3,52
Семядоли	1489,79	2,37	1380,49	2,19	201,12	0,32	1179,37	2,19
Проростки	2476,53	7,42	2390,53	7,11	269,72	0,81	2120,81	6,30

точников нарастающего количества минерального фосфора. Было показано, что по мере прорастания семян происходит отток минерального фосфора из семядолей и эндосперма (у злаковых) в проростки.

Данные по локализации и распределению нуклеиновых кислот в тканях и клетках бобовых растений приведены в табл. 27.

В. Г. Конаревым (1959) было показано, что распределение нуклеиновых кислот в тканях растения неравномерное и находится в тесной связи с дифференциацией и общим состоя-

Таблица 27

Локализация нуклеиновых кислот в различных частях 10-дневного проростка гороха (в % на сухой вес) (по Асеевой, 1954)

Показатели	Кончики корня	Кончики побега	Средняя часть про- ростка	Целый проросток
Азот пуриновых оснований	1,24	1,13	0,38	0,41
Количество нуклеиновых кислот по пуринам	11,30	10,30	3,46	3,90

нием клетки в целом, ядра и ядрышка. Наибольшее количество кислот содержится в верхушечных меристемах корня и побега. В побеге наиболее богатыми являются конус нарастания, прокамбиальная система, перицикл и клетки, примыкающие к сосудисто-волокнистым пучкам. Содержание нуклеиновых кислот в клетках коровой паренхимы и сердцевинны постепенно падает по направлению от эмбриональной зоны конуса нарастания к основанию побега. В корне особенно интенсивную реакцию на РНК дает цитоплазма клеток коровой паренхимы, начиная от зоны эмбрионального роста до зоны корневых волосков. В этой зоне клеткам свойственны крупные ядрышки, богатые РНК. Содержание ДНК в ядрах начинает снижаться за зоной растяжения клеток корня. В зоне дифференциации и далее к основанию корня наиболее богаты ДНК ядра клеток, находящихся в области сосудистых волокнистых пучков, и ядра клеток перицикла. Эти клетки содержат и наибольшее количество РНК.

В целях изучения устойчивости нуклеиновых кислот автором исследовалось содержание и распределение их в проростках гороха в условиях общего голодания. Для этой цели проростки с семядолями (контроль) и проростки с удаленными семядолями выращивались на дистиллированной воде или на песке при 20°. Определение содержания общего азота и фос-

фора нуклеиновых кислот проводилось в день удаления семядолей, на 5- и 10-й дни после удаления семядолей. В качестве контроля брались 15-дневные проростки. Было установлено, что в условиях голодания у растений гороха в первую очередь распаду подвергаются простые белки, а затем нуклеопротенды, причем распад последних идет в основном за счет рибонуклеопротендов (табл. 28).

Одновременно с распадом белков и нуклеопротендов происходило уменьшение размеров ядра и ядрышек, а также общей массы цитоплазмы, наблюдалась деградация цитоплазматических структур.

Таблица 28

Содержание белка и нуклеиновых кислот в голодающих проростках гороха (в %) (по Конареву, 1959)

Проростки	Белковый азот	Нуклеиновый Р	РНК	ДНК
В день удаления семядолей	100,0	100,0	100,0	100,0
На 5-й день голодания	81,1	92,0	90,4	98,5
На 10-й день голодания	40,8	60,5	54,5	78,6

Автор установил, что уменьшение количества РНК в клетках проростков гороха начинается со свободной или лабильно связанной формы и идет в определенной последовательности. В стебле распад РНК идет от основания к верхушке, в условиях крайнего истощения вся РНК локализована лишь в зоне апекса. Такая же последовательность наблюдается при изменении величины размеров ядра, ядрышка и содержания в них нуклеиновых кислот. Распад РНК, прочно связанной со структурами, начинается с меристем и молодых тканей зачатков боковых и придаточных корней, боковых почек побегов и листьев. В условиях голодания растений гороха изменялась и ДНК: происходила деполимеризация и частичная деградация ее, а также ослабление связи с белком.

Изменения в содержании и состоянии нуклеиновых кислот в условиях голодания сопровождалась рядом морфофизиологических изменений, в частности, наблюдалась приостановка роста и ветвления растений гороха, уменьшалась анатомическая дифференциация тканей, в частности сосудисто-волокнистой системы, ослаблялось образование цитоплазматических структур и структур небелковой природы (главным образом утолщений клеточных стенок).

Представляют интерес исследования бобовых растений, касающиеся изучения влияния отдельных факторов на синтез нуклеиновых кислот — запасных питательных веществ семядолей, света, условий минерального питания (азота и фосфора).

На возможность использования в синтезе нуклеиновых кислот проростка нуклеопротеидов семядолей указывает ряд авторов. Кобояси и Сисэки (1954) наблюдали деполимеризацию ДНК и интенсивное снижение содержания обеих нуклеиновых кислот в семядолях прорастающих семян сои. Оота и Осава (Oota, Osava, 1954) обнаружили высокое содержание «резервной» РНК в семядолях *Vigna sesquipedales*, потеря которой при прорастании компенсируется накоплением РНК в ростках (цит. по Конареву, 1959). Опыты Мартоса (Martos, 1956) показали, что на 8-й день прорастания семян гороха РНК полностью исчезает, а на 10-й день в семенах в 6 раз уменьшается и содержание ДНК.

Изучению роли запасных веществ в семенах в синтезе нуклеиновых кислот у бобовых растений были посвящены исследования В. Г. Конарева, в более полном виде опубликованные им в монографии «Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений» (1959). На основании опытов автор приходит к выводу, что синтез нуклеиновых кислот в проростках в период гетеротрофного питания происходит за счет запасных веществ семени. В условиях освещения у бессемядольных проростков гороха, до момента развертывания листьев, несмотря на поглощение минерального азота и фосфора из питательной среды, синтез нуклеиновых кислот идет чрезвычайно медленно. Минеральные формы азота и фосфора становятся основным исходным материалом для синтеза нуклеиновых кислот только тогда, когда вегетативные органы достигнут определенного развития и растение окончательно перейдет к автотрофному способу питания.

Роль света в синтезе нуклеопротеидов была показана еще в работах В. И. Палладина (1898). Несколько позднее такого рода исследования были проведены Залесским (1911). В. Г. Конарев и Н. В. Слепченко (1954) изучали влияние света на содержание нуклеиновых кислот в проростках гороха. Было показано, что свет оказывает большое влияние на синтез нуклеопротеидов и поступление фосфора из семядолей в проростки. В условиях этиоляции поступление фосфора из семядолей задерживается. Снижение количества нуклеопротеидов в проростках происходит при этом как за счет РНК, так и за счет ДНК. В. Г. Конарев (1959) указывает, что снижение содержания нуклеиновых кислот у растений в темноте обусловлено двумя причинами: торможением синтеза и расходом их на ростовые процессы, связанные главным образом с израстанием побега (этиоляцией). Торможение синтеза

нуклеиновых кислот при отсутствии света, а в связи с этим и нуклеинового обмена при этиоляции приводит к подавлению роста корня и листьев, а также к нарушению процессов образования цитоплазматических структур (митохондрий, пластид) и клеточных оболочек. Особенно большое значение свет имеет в тот период, когда полностью израсходованы запасные питательные вещества семени, т. е. когда растения переходят на автотрофное питание.

В. Г. Конаревым изучалось влияние азотного и фосфорного питания на образование белка и нуклеиновых кислот у гороха, сорт Виктория мандорфская. Учитывая, что на ранних фазах роста растения используют азот и фосфор семядолей, у половины проростков были удалены семядоли. В дальнейшем проростки как с семядолями, так и без них выращивались на смеси Кнопа по схеме: NPK, NP, NK, PK и дистиллированная вода (табл. 29).

Таблица 29

Влияние минерального питания на рост побега молодых растений гороха с семядолями и без семядолей (в мг) (по Конареву, 1959)

Варианты опыта	С семядолями			Без семядолей		
	30/V	3/VI	7/VI	30/V	3/VI	7/VI
NPK	45,5	140,5	277,5	45,2	62,0	73,5
NP	38,0	122,0	250,0	38,0	52,0	63,5
NK	40,0	87,5	189,0	41,0	57,7	69,5
PK	39,5	112,0	265,0	39,0	52,0	56,0
Вода	39,5	50,5	122,0	38,5	42,5	43,2

Во всех случаях наилучший рост растений был на полной смеси (NPK). Исключение калия и фосфора у бессимядольных растений вызвало постепенное, а исключение азота — резкое торможение роста. У растений с семядолями более резкое изменение темпов роста было в варианте с исключением фосфора.

Автор приводит данные, указывающие на тесную связь поступления азота и фосфора в растение с белковым и нуклеиновым обменом. Значительные нарушения в белковом обмене у растений гороха происходили в условиях недостатка или полного отсутствия фосфора в среде. Так, в варианте NK растения гороха имели низкий процент содержания белка. Отсутствие в питательной среде фосфора еще в большей степени вызывало снижение синтеза нуклеопротеидов. В этом варианте опыта по сравнению с другим наблюдалось самое низкое содержание нуклеопротеидов. Автор приходит к выводу, что отсутствие в среде азота, и особенно фосфора, значительно

больше сказывается на синтезе нуклеопротеидов, чем на синтезе общей массы белков. В качестве доказательства приводится высокое отношение белкового азота к нуклеопротеидному азоту у растений вариантов НК и РК. В отсутствие азота или фосфора происходит снижение содержания нуклеиновых кислот — РНК и ДНК. Уменьшение количества основной массы нуклеиновых кислот происходит в основном за счет РНК.

Согласно современным представлениям, синтез белка в растениях проходит сопряженно с энергетическими превращениями. Существенную роль в этих превращениях играет фосфор, который принимает участие в построении молекулы нуклеиновых кислот и путем фосфорилирования создает макроэргические группы, необходимые для белкового синтеза. Полагают, что угнетение синтеза белка и депрессия в белковом обмене у растений в условиях недостаточного фосфорного питания возникают вследствие нарушения одного из звеньев энергетического обмена. Задержка в образовании нуклеиновых кислот в условиях азотного дефицита происходит, по-видимому, вследствие нарушения белкового обмена и синтеза азотистых оснований.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФЕРМЕНТОВ СЕМЯН РАЗНЫХ ВИДОВ ЗЕРНОБОБОВЫХ РАСТЕНИЙ

Известно, что запасные белки семян растений не являются инертными веществами, а представляют собой физиологически активные вещества, обладающие ферментативными свойствами. Исследования белков семян растений, в том числе и бобовых, показали, что альбумины и глобулины, выделенные в чистом виде, обладают различной ферментативной активностью: активность альбуминов выше, чем глобулинов.

Данные по ферментативной активности белковых фракций семян зерновых бобовых растений приводятся в работе М. И. Смирновой-Иконниковой и Е. П. Веселовой (1958). Авторами исследовалась активность каталазы, пероксидазы, амилазы, инвертазы и уреазы водорастворимой, водосоле-растворимой и солерастворимой фракций белка семян разных видов зерновых бобовых растений (табл. 30). Оказалось, что белки щелочерастворимой фракции ферментной активностью не обладают. Отдельные фракции белка семян бобовых включают в себя комплексы, обладающие ферментативными свойствами. Из определенных авторами ферментов наибольшей активностью обладали каталаза, пероксидаза и амилаза.

Для зерновых бобовых растений, богатых белками, большое значение имеет изучение протеолитических ферментов семян. Эти ферменты не только у бобовых, но и у других растений, по сравнению с ферментами растительных соков обла-

дают слабой активностью. Протеолитические ферменты семян зерновых бобовых растений изучались рядом авторов. Одним из первых исследователей, доказавших, что в прорастающих семенах люпина (*Lupinus hirsutus* L.) и клешевины присутствуют протеолитические ферменты, расщепляющие белки не только до пептонов, но и до аминокислот, был Грин (Grin, 1905). Его исследования относятся к 1887 г. Позднее такие же исследования ферментов люпина были проведены В. С. Буткевичем (1904).

Таблица 30

**Ферментативная активность белковых фракций семян зернобобовых
(по Смирновой-Иконниковой и Веселовой, 1958)**

Культура, сорт	Фракция белка	Активность ферментов в пересчете на 1 г сухого вещества				
		катализа	пероксидаза	инвертаза	амилаза	уреаза
Фасоль Краснодарская 19305	I	54,2	5,3	11,0	64,8	—
	II	58,6	4,3	3,2	3,3	—
	III	2,4	0	5,4	0,3	—
Соя Кубанская 276	I	57,6	57,0	—	67,4	284
	II	41,7	4,1	14,7	17,0	42
	III	13,6	3,0	1,7	13,1	0
Горох кат. 2524	I	14,7	12,3	—	89,1	—
	II	11,5	4,0	—	9,3	—
	III	30,8	2,9	—	9,3	—
Чечевица Петровская 4/105	I	4,8	20,3	1,4	47,9	—
	II	1,1	7,1	—	2,3	—
Нут Азербайджанский 583	I	0	0	—	47,2	—
	II	0	0	—	0,9	—
	III	0	0	—	0	—
Чина Танжерская кат. 200	I	12,4	0	17,7	94,0	—
	II	36,0	18,3	0	60,5	—
	III	0	—	—	—	—
Вика Льговская	I	11,1	5,7	26,0	51,5	0
	II	9,6	7,7	—	11,2	—
	III	3,0	1,2	0	1,6	—
Люпин белосемянный 1310	I	45,0	2,0	—	22,9	20
	II	0	0	—	0	0
	III	0	0	—	0	0

Наиболее хорошо изучены протеолитические ферменты семян сои, гороха и фасоли (Благовещенский и Меламед, 1934; Стахеева-Каверзнева и Олейникова, 1936). Установлено, что процессы гидролиза и дезагрегации белков семян сои, происходящие при прорастании семени под действием протеолитических ферментов, идут независимо. Дезагрегирующая активность фермента у непроросших семян очень высокая, причем в процессе прорастания этот уровень сохраняется. Обратная картина наблюдается в отношении гидролитической активности: в покоящихся семенах она незначительна, но сильно возрастает в процессе прорастания.

Протеолитический фермент, полученный из семян сои, впоследствии получил название «соин» (Laufer, Tauber a. Devis, 1944).

А. Г. Тощевикова (1944) выделила протеолитический фермент из 4-дневных проростков семян маша и назвала его фазеолаином. В семенах лимской фасоли (*Phaseolus lunatus*) был найден протеолитический фермент протеиназа (Davis, 1939). Особенно большое количество этого фермента было обнаружено в семенной кожуре незрелых семян. Активность его сильно возрастала в процессе прорастания семян.

Даниельсон (Danielson, 1949) пришел к выводу, что протеолитические ферменты, выделенные из незрелых семян гороха, обладают также большой активностью, которая выше во фракции альбумина по сравнению с глобулином. Ирвинг и Фонтейн (Irving a. Fontaine, 1946) и Н. А. Родионова (1960) исследовали протеолитический фермент арахиса, который был назван арахиаином. Н. А. Родионовой было показано, что протеолитической активностью обладают обе фракции — альбумин и глобулин, но при расчете на единицу азота первый более чем в 6 раз активнее второго. Осевые органы зародышей, по сравнению с семядолями, содержали больше протеолитического фермента и активность его была выше.

Протеолитические ферменты семян бобовых растений относятся к двум типам. К протеолитическим ферментам типа папаина, характерной особенностью которых является способность активизироваться восстановителями и инактивироваться слабыми окислителями, относятся протеиназа (из лимской фасоли), фазеолаин и др. К другому типу протеолитических ферментов, которые не способны активироваться восстановителями, а инактивируются тяжелыми металлами и лишь некоторыми окислителями, относится арахиаин.

Большой интерес представляют исследования ферментов в эволюционном аспекте, проводимые А. В. Благовещенским. Им была предложена характеристика ферментов по качеству. Под качеством ферментов автором понимается способность снижать энергию активации катализуемых ими реакций. В первых работах уровень качества ферментов автор выражал зна-

чениями коэффициентов Вант-Гоффа (Q_{10}) и Арренариуса (M). Эти коэффициенты, указывая на изменение скоростей реакции (Q_{10}) или на величину энергии активации в калориях, необходимых для перевода в активированное состояние всех участвующих в реакции молекул (M), обладают одним свойством: они возрастают, когда способность фермента снижать энергетический порог реакции падает, и наоборот. В связи с этим в более поздних работах (1950, 1951, 1966) автором был предложен показатель качества фермента и $pN_{\text{акт.}}$, представляющий собой логарифмы количества активированных молекул в 1 g -моле вещества.

Согласно А. В. Благовещенскому (1958), ферменты филогенетически молодых растений обнаруживают большую способность снижать энергию активации катализуемых ими реакций. По мере старения филогенетических линий цветковых растений молекулы белков в семенах становятся все более крупными, уменьшается высаливаемость, снижается активность ферментов. Эти закономерности нашли свое отражение и среди видов, родов и триб семейства бобовых.

Н. А. Кудряшовой (1949) было показано, что качество каталазы листьев 10 представителей семейства Leguminosae — наиболее филогенетически молодого из исследуемых семейств — дало среднее значение $Q_{10}=1,59$; для 10 представителей семейства Rosaceae $Q_{10}=1,74$; для 8 видов Ranunculaceae $Q_{10}=2,14$.

Позднее этим же автором (1961) исследовалась активность и качество ферментов у 38 видов сем. Leguminosae. Результаты исследований показали, что при наличии большой изменчивости протеолитических ферментов семян бобовых значение термического коэффициента (Q_{10}) в пределах отдельных триб семейства имеет гораздо большую устойчивость. В этом отношении особенно выделились две трибы — виковых и клеверных. Для исследованных видов трибы виковых (чина, нут, вика) среднее значение Q_{10} было равно 3,76 (при амплитуде колебаний от 2,2 до 5,8), для видов трибы клеверных оно оказалось равным 2,2 (при амплитуде от 2,0 до 2,6).

Полученные данные по активности ферментов семян видов этих двух триб явились неожиданными, так как они не соответствовали их филогенетическому положению. Триба Viciae, согласно системе Энглера, является более молодой, а отсюда следовало ожидать, что и качество ферментов у нее должно быть выше. Однако по качеству ферментов (по значению термического коэффициента Q_{10}) виды этой трибы, по сравнению с трибой клеверных, должны быть отнесены к более древним формам. Более низкая активность протеолитических ферментов семян видов виковых, по сравнению с видами клеверных, находится в соответствии с распределением белковых фракций (Danielson, 1949).

- Асеева И. В. Автореф. канд. дисс. М., 1954. Базырина Е. К., Конокотина А. Т., Ковалева В. Н. Тр. Всес. ин-та с.-х. микробиол. за 1941—1945 гг., 1949. Белозерский А. Н., Агатов П. А., Бывших Н. А., Павлова М. А. Уч. зап. МГУ, 1935, вып. IV. Бернард В. В. Сб. «Пути повышения активности клубеньковых бактерий». М., Сельхозгиз, 1948. Благовещенский А. В. Биохимия обмена азотсодержащих веществ у растений. М., Изд-во АН СССР, 1958. Буткевич В. С. Изв. Моск. с.-х. ин-та, 1904, год X, кн. 1, ч. 1. Гаркавенко А. И. Тр. межвуз. научн. конф. «Микроорганизмы в сельском хозяйстве». Изд-во МГУ, 1963. Домонтович М. К., Шестаков А. Г. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1929, 22, 1. Доросинский Л. М. Бактериальные удобрения — дополнительное средство повышения урожая. М., Россельхозиздат, 1965. Журбицкий З. И. Изв. АН СССР, сер. биол., 1967, 2. Заремба В. П., Томашевская Е. Г., Малинская С. М. С.-х. биология, 1966, 1, 6. Иванов Л. А. Опытная агрономия, 1902, 1; О превращении фосфора в растении в связи с превращениями белков. СПб., 1905. Израильский В. П. Тр. Всес. ин-та с.-х. микробиол. М., 1933. Израильский В. П., Рунов Е. В., Бернард В. В. Клубеньковые бактерии и нитрагин. М., Сельхозгиз, 1933. Калниньш А. Д., Аузне Э. Я. Сб. «Микроорганизмы и среда». Изд-во АН ЛатвССР, 1962. Козлов И. В. Автореф. канд. дисс., М., 1953. Конарев В. Г. Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений. М., «Высшая школа», 1959. Конарев В. Г. и Слепченко Н. В. ДАН СССР, 1954, 95, 2. Корсакова М. П., Конокотина А. Г. Тр. Всес. ин-та с.-х. микробиол., 1936, VIII, вып. 2. Красильников Н. А. Определитель бактерий и актиномицетов. М., Изд-во АН СССР, 1949; Микроорганизмы почвы и высшие растения. М., Изд-во АН СССР, 1958. Красильников Н. А. и Кореняко А. И. Микробиология, 1944, XIII, вып. 1. Кудряшова Н. А. ДАН СССР, 1949, 68, 1. Ласло Д. Автореф. канд. дисс. М., 1954. Лопатина Г. В., Лазарева Н. М. Бюлл. научно-техн. информ. по с.-х. микробиол., 1957, 3. Мишустин Е. Н. Тр. Ин-та микробиологии, АН СССР, 1954, вып. III; Сб. «Роль микроорганизмов в питании растений». М., Сельхозгиз, 1963. Мишустин Е. Н., Шильникова В. К. Биологическая фиксация атмосферного азота. М., «Наука», 1968. Палладин В. И. Тр. Харьк. общества испытательной природы, 1896, 29; Условия образования белковых веществ, непереваримых в желудочном соке, и их значение для дыхания растений. Варшава, 1898. Петербургский А. В. Изв. ТСХА, 1964, вып. 2. Петросян А. П., Навасардян А. Б. Изв. АН АрмССР, биол. и с.-х. науки, 1961, XIV, 12. Пейве Я. В. Сб. «Микроэлементы и продуктивность растений». Рига, 1965. Пейве Я. В., Жизневская Г. Я., Тениссоне И. В. Сб. «Микроэлементы и продуктивность растений». Рига, 1965. Работнова И. Л. Общая микробиология. М., «Высшая школа», 1966. Ратнер Е. И. Питание растений и применение удобрений. М., «Наука», 1965. Ратнер Е. И., Акимочкина Т. А. Агрохимия, 1964, 4. Ратнер Е. И., Самойлова С. А. Физиол. раст., 1965, 13, вып. 6. Раутенштейн Я. И., Хаджи-Мурат Л. Н. Изв. АН СССР, сер. биол., 1967, 2. Ремпе Е. Х. Тр. ВНИСХМ, 1953. XIII. Рубин Б. А., Германова-Гавриленко В. Ф. ДАН СССР, 1960, 135, 2. Рубин Б. А., Потапов Н. Г., Германова В. Ф. ДАН СССР, 1953, 88, 6. Рудаков К. И. Микробиология, 1950, 19, вып. 5—6. Рудаков К. И. Микробиология, 1951, 20, вып. 4. Рудаков К. И., Биркель М. Н. Тр. Ин-та микробиологии АН СССР, 1954, вып. 3. Рудаков К. И., Лопатина Г. В. и Швецова О. И. Руководство по нитрагинизации бобовых культур. М., 1936. Смирнова-Иконникова М. И. и Веселова Е. П. ДАН СССР, 1958, 120, 4. Успенская Т. А. Автореф. канд. дисс. М., 1953. Федоров М. В. Биологи-

ческая фиксация азота атмосферы. М., Сельхозгиз, 1952. Федоров М. В., Козлов И. В. Микробиология на службе сельскому хозяйству. М., Сельхозгиз, 1959. Федоров М. В. и Подъяпольская В. П. ДАН СССР, 1951, 77, 1. Чайлахян М. X. и др. Изв. АН АрмССР, 1958, XI, 2. Юхимчук Ф. Ф. Азотный обмен и возрастные изменения бобовых растений. Киев, 1957. Ahmed S., Evans H. J., Proc U. S. Nat. Acad. Sci, 1961, 47. Bergersen F. J. Austral J. Biol. Sci., 1961, 14, 3. Demolon A., Dunez A. Comp. rend. Acad. agric. franc., 1934, 20. Cheniaie G. M., Evans H. J. Plant Physiol., 1956, 31, suppl. X; Biochim. Biophys. Acta, 1957, 26; Plant Physiol., 1960, 35, 4. Danielson. Biochem. J., 1949, 44. Ljunggren H., Fähræus G. Nature, 1959, 184, 4698; J. Gen. Microbiol., 1961, 26, 3. Virtanen A. F. Ann. Rev. Plant Physiol., 1961, 12, 1.

ОСОБЕННОСТИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ ЗЕРНОБОБОВЫХ РАСТЕНИЙ

ФОТОСИНТЕЗ

Содержание пигментов в листьях зернобобовых растений и его изменчивость

Известно, что процесс фотосинтеза связан с поглощением света пигментами, которые входят в состав сложного белково-липидного комплекса, представленного в растительных клетках пластидами. Пластиды, среди которых наиболее важное значение имеют хлоропласты, представляют собой специфический фотосинтезирующий аппарат зеленых растений.

Основой строения хлоропластов являются белки, которые составляют в зависимости от вида и других факторов 30—45% сухого веса хлоропласта. Кроме белков в хлоропластах растений обнаружено довольно большое количество нуклеиновых кислот, причем наряду с РНК имеется и ДНК. Составной частью хлоропластов являются также свободные и связанные липиды (20—40%), соотношение которых непостоянно. Содержание свободных липидов по мере старения растений, как правило, возрастает. Около 10—12% от сухого веса хлоропластов приходится на долю запасных веществ, в первую очередь углеводов. Хлоропласты характеризуются сравнительно высоким содержанием меди, цинка, марганца и особенно железа, которое составляет 80% от общего количества его в листьях. Минеральные элементы составляют примерно 10%. Установлено также, что в пластидах сосредоточен сложный набор ферментов как гидролитических, так и окислительно-восстановительных.

Структура хлоропластов бобовых растений изучена недостаточно. Имеются сведения по исследованию хлоропластов гороха в связи с дефицитом железа в питательной среде. Электронно-микроскопическое изучение клеточных органелл мезофилла листьев гороха, выращенного в водной культуре

с различным содержанием железа, показало разную устойчивость клеточных структур в отношении железа. Среди всех органелл при недостатке железа в среде наибольшим структурным изменениям подвержены хлоропласты. В условиях дефицита питания по железу происходит их полная или частичная деструкция: разрушение межгранных связей, уменьшение числа дисков и самих гран. При избытке железа в среде наблюдается деградация фотоактивных структур, в частности, уменьшается отношение гранулярно-сетчатого комплекса к строме и образуется большое количество осмиофильных гранул (Узенбаева, 1966).

Величина пластид у бобовых изменяется в связи с различными условиями освещения. Так, И. Л. Аэров (1966) указывает, что у сои на коротком фотопериоде хлоропласты формируются более крупные, чем на длинном. В опытах Н. П. Воскресенской и Г. С. Гришиной (1958) при выращивании растений на синем свете хлоропласты листьев фасоли были больше, чем при выращивании на красном, особенно при недостатке азота в питательной среде (табл. 31). Аналогичные данные получены в опытах и с другими культурами (Ашур, 1964).

З. П. Ростовцева (1967) изучала формирование пластид в верхушечных меристемах побегов бобов. Автором было установлено, что в процессе формирования пластид закономерно изменяется их обмен: происходит сдвиг от белкового к углеводному обмену.

Значительно больше имеется данных по количественному содержанию пигментов, в частности хлорофилла, в листьях зернобобовых растений. Следует указать, что зеленые пигменты у зернобобовых растений содержатся не только в листьях, но и в других надземных органах — стеблях, плодах и семенах. Исследования Б. А. Рубина, В. Ф. Гавриленко и других авторов показали, что даже корни бобовых растений способ-

Таблица 31
Анатомическая характеристика листьев фасоли (в *мк*), выращенной на красном и синем свете (по Воскресенской и Гришиной, 1958)

цвет и ширина	Песчаная культура, $\frac{1}{4}$ нормы азота				Почвенная культура			
	толщина			размер хлоропласта	толщина			размер хлоропласта
	листа	паренхимы			листа	паренхимы		
		пали- садной	губча- той	пали- садной		губча- той		
Красный . . .	33	11,5	16,5	1,0	34,8	15,4	15,0	2,0
Синий	43	18,0	14,5	2,2	37,6	15,6	15,0	3,5

ны к образованию зеленых пигментов на свету, что связано с высокой активностью в них синтеза порфириновых соединений (Fe- и Mg-порфиринов).

По содержанию хлорофилла в листьях зернобобовые растения близки к зерновым злакам. Среднее содержание хлорофилла на 1 дм^2 площади листа у них около 3—4 мг. Однако в листьях зернобобовых растений оно подвержено заметным колебаниям в зависимости от наследственных особенностей вида или сорта, а также от условий внешней среды. Опыты с выращиванием растений при различных световых условиях (фотопериод и спектральный состав света) показали, что у сои количество хлорофилла (в мг на 1 дм^2 листа) в зависимости от условий освещения изменялось в пределах от 2,13 до 2,51, у фасоли — от 2,67 до 3,13, у гороха — от 2,95 до 3,18, у бобов — от 3,06 до 3,27, у нута — от 2,80 до 5,09, у люпина — от 1,22 до 1,89. Все исследованные культуры по содержанию хлорофилла на единицу площади листовой поверхности можно расположить в следующий возрастающий ряд: люпин → соя → фасоль → горох → бобы → нут.

Существенные различия по содержанию хлорофилла и других фотосинтезирующих пигментов в листьях имеются не только между представителями разных родов, но и между видами, принадлежащими к одному и тому же роду. В этом отношении представляют интерес данные А. В. Мироненко (1965) по содержанию хлорофилла и каротина в листьях разных видов люпина (табл. 32). Из исследованных сортов люпина наиболее богаты пигментами оказались белый и желтый люпины.

В таблице 33 приведены данные по содержанию хлорофилла в листьях разных сортов гороха, которые показывают, что и сорта в этом отношении неодинаковы.

На некоторые различия в динамике образования и накопления хлорофилла у разных сортов узколистного люпина указывает В. Е. Шевчук (1959). По его наблюдениям, у позднеспелого сорта 3434 накопление хлорофилла происходило вплоть до полного цветения, у среднеспелого 1842 — до на-

Таблица 32

Количество каротина и хлорофилла (в мг) на одно растение в синем, белом и желтом люпинах (по Мироненко, 1965)

Фаза развития	Люпины							
	синий 377		синий 79		белый		желтый	
	каротин	хлорофилл	каротин	хлорофилл	каротин	хлорофилл	каротин	хлорофилл
Стеблевание	1,4	15,0	1,3	11,2	3,4	36,0	5,0	82,8
Начало цветения . . .	1,6	19,8	1,7	20,8	8,1	64,5	13,5	177,1
Полное цветение . . .	1,2	15,4	1,1	14,7	9,4	80,0	13,2	240,0

чала цветения, а у скороспелых сортов количество хлорофилла начинало уменьшаться уже с фазы бутонизации.

И. Л. Аэров (1966) приводит данные по содержанию хлорофилла у разных сортов сои: у форм с темно-зелеными листьями количество хлорофилла в несколько раз выше, чем у сои с светлоокрашенными и желтыми листьями. Однако по соотношению хлорофилла *a* к *b* различия либо незначительны, либо имелась некоторая тенденция к уменьшению этого отношения.

Таблица 33
Содержание хлорофилла в листьях разных сортов гороха (в мг на 100 см² листовой поверхности) (по Ржановой, 1962)

Сорта	Хлорофилл			
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a+b</i>	<i>a : b</i>
Июльский 308	3,24	1,02	4,26	3,17
Победитель 33	3,12	1,01	4,13	3,08
Ранний мозговой	2,71	0,81	3,52	3,34

Максимум содержания хлорофилла в листьях у зернобобовых, как и у других растений, чаще всего совпадает с периодом, предшествующим фазе цветения. Так, в опытах Н. Г. Колдомиец (1966) максимум хлорофилла в листьях гороха сорта Рямонский 77 наблюдался у 30-дневных растений в период заложения генеративных органов, а максимум каротина — перед началом цветения (рис. 7). По фазам развития изменялось отношение хлорофилла к каротину: самый большой коэффициент был в период налива зерна.

Аналогичные данные по изменению пигментов в листьях приводятся в работе В. В. Мироненко по люпину. Автор указывает, что накопление хлорофилла и каротина в листьях люпина идет параллельно, однако максимум содержания каротина наступает раньше, чем по хлорофиллу. У белого и желтого люпинов наибольшее содержание каротина приходится на период, предшествующий фазе цветения, а у люпина узколистного — в период заложения генеративных органов (перед фазой бутонизации). Начиная с фазы цветения темпы синтеза и накопления каротина по сравнению с разрушением его все больше и больше отстают, вследствие чего количество его в листьях заметно уменьшается. Кроме того, часть содержащегося в листьях каротина переходит в репродуктивные органы.

Динамика хлорофилла в листьях бобов приводится в работе Б. А. Рубина и В. Ф. Гавриленко (1956). Сравнивая содержание хлорофилла у настурции, подсолнечника и бобов, авторы установили, что бобы характеризуются высоким со-

держанием хлорофилла, которое по мере развития довольно быстро увеличивается, а затем снижается. В. В. Вильямс и Л. К. Гуринович (1965) и В. В. Вильямс и Е. Ю. Груздева (1965) также обнаружили, что содержание пигментов хлорофилла, каротина и фитоксантинов в листе бобов снижается к концу онтогенеза листа и растения в целом. Одновременно с этим в листьях бобов наблюдается интенсивное накопление пластохинона и других изопреновых соединений, что, по мне-

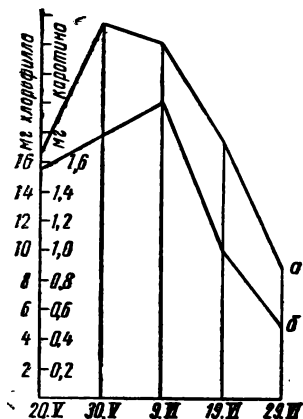


Рис. 7. Сезонная динамика хлорофилла и каротина в листьях гороха (по Коломиец, 1966): а — хлорофилл, б — каротин

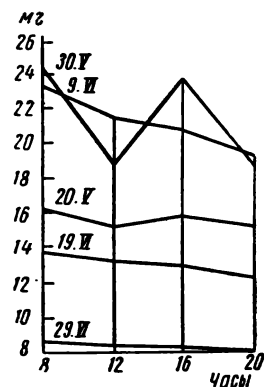


Рис. 8. Дневная динамика содержания хлорофилла в листьях гороха (по Коломиец, 1966)

нию авторов, свидетельствует о тесной взаимосвязи между этими соединениями и пигментами.

Имеются некоторые данные по суточной динамике пигментов у зернобобовых растений. Так, исследования суточной динамики пигментов в листьях гороха показали, что содержание хлорофилла в течение дня не остается постоянным (Коломиец, 1966). Оно максимально в 8 час утра, а к 12 час дня снижается. У молодых 20—30-дневных растений количество хлорофилла в листьях к 16 час снова повышается, а у более старых продолжает идти снижение (с 8 до 20 час). Амплитуда колебания содержания хлорофилла в течение дня у молодых растений значительно больше, чем у более старых (рис. 8).

Абсолютное содержание каротина в листьях гороха во много раз меньше содержания хлорофилла. Дневная динамика накопления каротина у молодых растений почти полностью соответствует динамике хлорофилла, а у старых различие состоит лишь в том, что к 20 час в листьях наблюдается не уменьшение, а увеличение каротина.

Дневная динамика содержания хлорофилла в листьях гороха в определенной мере коррелирует с интенсивностью фотосинтеза. В опытах Н. Г. Коломиец максимальная интенсивность фотосинтеза приходилась на утренние часы. В дневные часы имела место заметная депрессия, которая к вечеру несколько уменьшалась. Однако интенсивность фотосинтеза в вечернее время никогда не достигала уровня утренних часов. С возрастом растений суточные колебания интенсивности фотосинтеза уменьшались.

Содержание пигментов изменяется также в зависимости от яруса заложения листа на побеге. Наибольшее количество хлорофилла у бобов в листьях средних ярусов (табл. 34). Сходные данные имеются по люпину (Мироненко, 1965) и сое (Аэров, 1966).

Таблица 34

Содержание хлорофилла в листьях бобов в зависимости от яруса заложения (в мг на 1 дм²) (по Ржановой, Солониной, 1957)

Ярус	Количество листочков в листе	Средняя площадь листа, см	Сухой вес листа, г	Содержание хлорофилла на 1 дм ²			
				a	b	a+b	a:b
1	2	62,5	0,19	2,33	0,61	2,94	3,8 : 1
4	2—3	120,4	0,33	2,82	0,78	3,60	3,6 : 1
6	3—4	156,6	0,41	2,94	0,98	3,93	3,0 : 1
8	4—5	124,8	0,32	2,76	0,68	3,44	4,0 : 1

К факторам, влияющим на уровень фотосинтезирующей системы, а вместе с тем и на интенсивность фотосинтеза, относится свет — его интенсивность, продолжительность фотопериода, спектральный состав. Адаптация растений к свету, в частности к интенсивности освещения, была установлена еще К. А. Тимирязевым в 1881 г. Позднее эти вопросы детально изучались В. Н. Любименко, который показал, что основными признаками адаптации растений к слабой интенсивности света являются: увеличение содержания хлорофилла на единицу веса, увеличение размеров хлоропластов, слабое развитие палисадной паренхимы листьев. Изучение ультраструктуры хлоропластов разных видов растений позволило установить, что приспособленность фотосинтетического аппарата к недостаточности освещения выражается слабой гранулярной структурой хлоропластов (Ашур, 1964).

Структурная адаптация хлоропластов к пониженной интенсивности света коррелирована с большой скоростью фотосинтеза при слабых интенсивностях света, с низким световым насыщением фотосинтеза и высокой чувствительностью фотосинтетического аппарата к перегреву. В. Н. Любименко (1935)

установил, что у большинства растений максимальное накопление хлорофилла и каротина происходит при напряженности света меньше полного дневного освещения. В этом отношении представляют интерес некоторые данные А. В. Мироненко (1965) по люпину. Автор указывает, что для каждого вида люпина существует своя оптимальная напряженность, при которой растения накапливают максимальное количество пигментов и органического вещества. У желтого кормового люпина уменьшение интенсивности освещения на 30% не снижало содержания хлорофилла, а количество каротина при этих условиях даже увеличивалось на 10—15%. Однако при 50%-ной интенсивности освещения общее количество этих пигментов (в расчете на одно растение) снижалось почти в 3 раза. У белого люпина любое уменьшение интенсивности освещения снижало количество каротина. Количество хлорофилла при интенсивности света 25% не снижалось, а при 50% уменьшалось почти в два раза. У желтого люпина при интенсивности света 75% отношение хлорофилла к каротину в первые 15—18 дней уменьшалось с 37 до 20, а при 50% — с 39,5 до 19,7. В последующий период вегетации это уменьшение проходило более медленно.

Приспособленность пигментной системы листьев люпина к разному световому режиму подтверждается работами С. С. Шаина с сотрудниками (1963), изучавшими влияние света на рост и развитие растений люпина, даваемого в различные часы суток при разной высоте стояния солнца над горизонтом. В их опытах у желтого кормового люпина содержание хлорофилла в листьях было максимальным при 12-часовом полднем освещении (2,1 мг на 1 г сырого вещества), а при той же длине дня, но в утренне-вечерние часы освещения, оно составляло лишь 1,6 мг. Следовательно, в условиях освещения в полдневные часы, при высоком солнцестоянии, большой интенсивности света и богатстве его коротковолновой радиацией содержание хлорофилла в листьях растений возрастает.

Однако следует отметить, что литературные данные об изменении содержания пигментов и их соотношения в зависимости от интенсивности освещения, в частности по бобам, крайне противоречивы. Противоречивость данных по этому вопросу можно объяснить, с одной стороны, тем, что при постановке опыта не учитываются сортовые особенности растений, а с другой — не всегда принимается во внимание физиологическое состояние растения, обусловленное развитием и степенью дифференциации вегетативных и генеративных органов. Кроме этого в опытах с затенением используются разные экраны, а поэтому часто бывает трудно судить о правомочности сравнения полученных результатов.

В опытах Е. Я. Ермолаевой (1953) при выращивании рас-

тений бобов в условиях затенения отмечено небольшое увеличение содержания хлорофилла в листьях. Наиболее четкие различия наблюдались по содержанию хлорофилла и ксантофилла, особенно к концу опыта.

В работе В. А. Чеснокова и Г. Рахимова (1964) приводятся данные, которые показывают, что при выращивании бобов при интенсивности освещения 40—60% от естественного содержания хлорофилла в листьях, как на единицу веса, так и на площадь, уменьшается, хотя и незначительно. При этом в сумме зеленых пигментов увеличивается доля хлорофилла *a* и одновременно уменьшается процентное отношение желтых пигментов к зеленым. Существенных различий в соотношении отдельных пигментов в сумме желтых в связи с различной интенсивностью света в этих опытах не наблюдалось.

Несколько иные результаты по изменчивости основных каротиноидов в зависимости от интенсивности освещения были получены в опытах Д. М. Сапожникова, Т. А. Красовской и А. А. Маевской (1959). При повышении интенсивности освещения от 4 до 65—80 тыс. лк изменение отдельных каротиноидов происходило по-разному. С увеличением освещенности процентное содержание каротина и неоксантина оставалось более или менее постоянным, а количество лютеина и виолаксантина изменялось, но в противоположных направлениях — процентное соотношение лютеина возрастало, а виолаксантина — падало. Авторы показали, что такое количественное изменение содержания лютеина и виолаксантина является обратимым. В работе высказывается предположение, что в листьях бобов существуют определенные ферментные системы, поддерживающие величину разности между лютеином и виолаксантином на определенном уровне, зависящем от освещенности.

Представляют интерес данные по изменению содержания хлорофилла при выращивании бобов сорта Полевая жемчужина в условиях интенсивности света 25, 50 и 75% от естественного (табл. 35). Они показывают, что связь содержания хлорофилла с изменением интенсивности освещения более сложная, в частности, она зависит от яруса заложения листа вдоль побега и от развития растения в целом. Содержание хлорофилла в нижних листьях меньше, чем в верхних. С развитием растения количество хлорофилла увеличивается. В нижних листьях по мере снижения интенсивности света наблюдается довольно четкая тенденция к уменьшению количества хлорофилла как при расчете на единицу веса, так и на площадь. Иначе изменяется содержание хлорофилла в листьях 5—6-го ярусов заложения: при расчете на единицу сырого веса в условиях слабой интенсивности света количество хлорофилла увеличивается, а при расчете на площадь изменяется неопределенно.

Содержание хлорофилла (сумма $a + b$) в листьях бобов сорта Полевая жемчужина в зависимости от разной интенсивности освещения (по Ахундовой, Ржановой, 1963)

Варианты опыта	Освещенность, % от естественной	Листья 1—2-го ярусов				Листья 5—6-го ярусов	
		на 15-й день		на 34-й день		на 34-й день	
		мг на 1 дм ²	мг на 1 г сырого веса	мг на 1 дм ²	мг на 1 г сырого веса	мг на 1 дм ²	мг на 1 г сырого веса
1	100	2,32	0,88	3,73	1,22	3,13	1,25
2	75	2,70	1,01	3,24	1,18	2,60	1,35
3	50	1,98	0,78	2,56	0,93	2,99	1,67
4	25	1,94	0,72	2,28	0,87	3,13	1,77

Увеличение хлорофилла в листьях верхних ярусов в условиях низкой интенсивности, по-видимому, следует объяснять различной степенью развития растений по вариантам опыта. Контрольные растения (естественный свет) и растения 2-го варианта, росшие при 75%-ном освещении, к моменту взятия проб (34-й день) находились в фазе полного цветения (IX этап органогенеза), а у растений 3 и 4-го вариантов в это время происходила дифференциация органов цветка (V—VI этапы органогенеза). Выше указывалось, что максимум накопления хлорофилла в листьях бобовых растений, в том числе и у бобов, совпадает с периодом, предшествующим цветению, после чего наблюдается его снижение. В данном случае можно предположить, что свет слабой интенсивности прежде всего задерживал развитие растений в целом и тем самым оказывал влияние на динамику накопления хлорофилла в онтогенезе этих растений.

Горох в отношении изменчивости хлорофилла в листьях при снижении интенсивности света является, по сравнению с люпином и бобами, менее чувствительным. Заметное снижение хлорофилла наблюдается лишь при 25%-ной интенсивности от естественного света (табл. 36). Суммарное содержание хлорофилла в листьях при снижении интенсивности освещения до 50% даже несколько увеличивается. Более существенное изменение наблюдается в отношении хлорофилла $a : b$, которое заметно уменьшается.

Помимо интенсивности света на содержание хлорофилла в листьях влияет и продолжительность фотопериода. Опыт Е. И. Ржановой и В. А. Ахундовой (1963) с выращиванием растений бобов сорта Омские в люминесцентных камерах (длина волны 400—650 мк) показали, что количество хлорофилла в листьях находится в прямой зависимости от длины фотопериода (табл. 37).

Таблица 36

Содержание хлорофилла в листьях гороха (в мг на 100 см^2 листьев) в связи с изменением интенсивности освещения (по Ржановой, Ивановой, 1963)

Интенсивность освещения, % от естествен- ного	Хлорофилл			
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a+b</i>	<i>a : b</i>
75	3,38	1,05	4,43	3,2
50	3,45	1,58	5,03	2,2
25	2,92	1,51	4,43	1,9

Таблица 37

Изменение содержания хлорофилла (в мг на 1 дм^2) в листьях бобов сорта Омские при разных режимах освещения (по Ржановой, Ахундовой, 1963)

Режим освещения, час	Хлорофилл			
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a + b</i>	<i>a : b</i>
6	1,35	0,34	1,69	3,97
8	1,59	0,60	2,19	2,65
14	1,80	0,78	2,58	2,30
16	2,04	0,55	2,59	3,70
24	2,76	1,12	3,88	2,46

Такая закономерность в изменении хлорофилла имела место не только при освещении лампами дневного света, но и лампами красного, синего и зеленого света (табл. 38).

Аналогичные результаты были получены в исследованиях М. Х. Чайлахяна (1957). В его опытах по изучению влияния

Таблица 38

Изменение содержания хлорофилла (в мг на 1 дм^2) в листьях бобов сорта Омские в зависимости от длины фотопериода при различных условиях спектрального состава света (по Ржановой, Ахундовой, 1963)

Варианты освещения, час	Красный свет			Синий свет			Зеленый свет		
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a+b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a+b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a+b</i>
6	1,43	0,35	1,78	1,45	0,42	1,87	1,29	0,28	1,57
8	2,10	0,67	2,77	2,06	0,58	2,64	—	—	—
16	2,32	0,87	3,19	2,40	0,64	3,04	2,38	0,78	3,16
24	2,86	1,11	3,97	2,54	1,13	3,67	2,32	1,01	3,33

фотопериода на содержание хлорофилла в листьях длиннодневных растений, в том числе бобов, было показано, что у этой группы растений содержание хлорофилла и каротиноидов выше на длинном дне, а у короткодневных — на коротком дне.

По другим культурам, в частности по сое, литературные данные по изменчивости хлорофилла в листьях в зависимости от фотопериода довольно разноречивы. В ряде работ (Sironval, 1957, 1958; Benedict, Swidler, Simons, 1964) указывается, что у сои, как и у бобов, содержание хлорофилла в листьях больше на длинном фотопериоде. В опытах Е. И. Ржановой и В. А. Ахундовой (1967) с выращиванием сои сорта Северная 2 при 12- и 24-часовом фотопериодах в условиях синего и красного света наблюдалось увеличение содержания хлорофилла в листьях на коротком дне, причем независимо от спектрального состава света.

В работе М. Х. Чайлахяна и Т. В. Бавриной (1957) указывается, что изменение содержания хлорофилла в листьях сои в связи с фотопериодом зависит от развития растений: в ранний период вегетации содержание хлорофилла в листьях было больше в условиях длинного дня, а в более поздний — на коротком дне.

И. Л. Аэров (1966) связывает содержание хлорофилла в листьях сои с возрастом листа. Как на длинном естественном дне, так и на коротком, в листьях среднего возраста хлорофилла содержится больше, чем в молодых и старых. Фотопериодическая реакция сои в отношении хлорофилла в значительной мере тоже зависела от возраста листа. В молодых и старых листьях содержание хлорофилла больше было на коротком дне, а в средних по возрасту листьях — на длинном. Такая же закономерность наблюдалась и в отношении каротиноидов.

Имеются данные по изменению количества хлорофилла в листьях в зависимости от фотопериода у гороха (табл. 39). Как видно из таблицы, по сумме хлорофилла в листьях раз-

Таблица 39
Содержание хлорофилла в листьях гороха сорта Июльский 308
(мг на 1 дм² площади)
(по Ржановой, Ивановой, 1963)

Продолжительность естественного освещения, час	Хлорофилл			
	a	b	a+b	a : b
12	3,58	1,21	4,79	2,9
16	3,68	1,11	4,79	3,3

личия между вариантами длинного и короткого дня отсутствуют. Очень небольшое изменение наблюдается по хлорофиллу *a*, которого больше в листьях растений, выращенных на длинном дне. В соответствии с этим меняется и отношение хлорофилла *a* : *b*.

Помимо интенсивности и продолжительности освещения на содержание хлорофилла в листьях бобовых растений оказывает влияние спектральный состав света. В опытах В. А. Ахундовой с бобами сорта Полевая жемчужина четко показано, что содержание хлорофилла в листьях в варианте с использо-

Таблица 40

Содержание хлорофилла (в мг на 1 дм²) в листьях гороха сорта Июльский 308 в зависимости от разного спектрального состава света
(по Ржановой, Ивановой)

Варианты опыта	Хлорофилл			
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i> + <i>b</i>	<i>a</i> : <i>b</i>
12 час красный свет	2,59	1,10	3,69	2,3
12 час синий свет	3,07	1,22	4,29	2,5
12 час красный свет + 4 час естественный свет	3,33	1,34	4,67	2,4
12 час синий свет + 4 час есте- ственный свет	3,88	0,97	4,85	4,0

ванием синего света было выше не только по сравнению с растениями, выращенными на красном свете, но и при естественном освещении. Близкие результаты были получены Е. И. Ржановой и К. И. Ивановой: содержание хлорофилла в листьях гороха, выращенных как на коротком, так на длинном дне (при досвечивании естественным светом), было больше в вариантах опыта с использованием синего света (табл. 40).

Однако сравнительное изучение разных видов и сортов зернобобовых в условиях освещения красным и синим светом показало, что различия по содержанию хлорофилла незначительны, а в отдельных случаях количество хлорофилла выше в листьях растений, выращиваемых в условиях красного света (табл. 41). Поэтому можно говорить лишь о некоторой тенденции бобовых растений увеличивать содержание хлорофилла на синем свете по сравнению с красным, причем она у разных форм выражена неодинаково.

Относительно слабые различия по содержанию хлорофилла в листьях бобовых растений на синем и красном свете, по всей вероятности, следует объяснить достаточной обеспеченностью растений азотом, с одной стороны, благодаря большому содержанию азотистых веществ (в частности белков) в

Изменение содержания хлорофилла в листьях различных видов зернобобовых культур в зависимости от условий светового режима (по Ржановой, Ахундовой, Хилькевич, 1967)

Сорт	Световой режим		Хлорофилл			
	продолжительность, час	качество света	a	b	a+b	a : b
Бобы Русские черные . .	12	красный	1,10	0,41	1,51	2,90
	12	синий	1,19	0,37	1,56	3,21
	24	красный	1,12	0,32	1,44	3,50
Нут Азербайджанский .	24	синий	1,39	0,45	1,84	3,08
	12	красный	1,94	0,70	2,64	2,75
	12	синий	2,35	0,67	3,02	3,50
Соя Северная 2	24	красный	2,45	0,78	3,23	3,10
	24	синий	2,28	0,98	3,26	2,30
	12	красный	2,44	0,78	3,22	3,10
Горох Уладовский 303 .	12	синий	2,53	0,70	3,23	3,60
	24	красный	1,82	0,57	2,39	3,20
	24	синий	1,86	0,59	2,45	3,10
Люпин	12	красный	2,00	0,63	2,63	3,20
	12	синий	1,89	0,64	2,53	2,90
	24	красный	1,95	0,41	2,36	4,70
	24	синий	2,05	0,64	2,69	3,17
	12	красный	1,10	0,31	1,41	3,50
	12	синий	1,59	0,30	1,89	5,30
	24	красный	0,95	0,27	1,22	3,50
	24	синий	1,06	0,36	1,42	2,94

семенах, а с другой — благодаря фиксации атмосферного азота с помощью клубеньковых бактерий.

Работы Н. П. Воскресенской и Г. С. Гришиной (1956) показали, что накопление хлорофилла в листьях растений на синем свете проходит интенсивно даже в условиях азотного голодания. В специальных опытах с фасолью с применением красных и синих люминесцентных ламп при разных условиях азотного питания было показано, что накопление хлорофилла одновозрастными растениями в значительной мере определяется уровнем снабжения растений азотом (табл. 42).

У растений, получивших подкормку азотом, различия по содержанию хлорофилла в листьях на красном и синем свете оказались менее существенны, чем в вариантах с недостаточной нормой азота, т. е. подкормка азотом как бы нивелировала влияние света различного спектрального состава на содержание хлорофилла.

В настоящее время стало известно, что высокие дозы азота и коротковолновая радиация в какой-то мере одинаково действуют на накопление хлорофилла. Предполагается, что оба эти фактора увеличивают возможности для синтеза белка, который в свою очередь косвенным образом способствует по-

Содержание хлорофилла в листьях фасоли, выращенной на красном и синем свете при различном снабжении азотом*
(по Воскресенской, Гришиной, 1956)

Свет в опыте	Условия опыта	Содержание хлорофилла			
		мг на 100 см ² листовой поверхности	мг на 1 г сырого веса	% на 100 см ² листовой поверхности	% на 1 г сырого веса
Красный »	1/4 нормы азота	1,76	1,10	100	100
	через 36 час после подкормки до 2 норм . .	3,23	2,33	183	211
Синий »	1/4 нормы азота	2,84	1,46	100	100
	через 36 час после подкормки до 2 норм . .	3,28	2,26	115	154

* Освещение круглосуточное. Интенсивность света выравнена по падающим квантам.

вышению содержания хлорофилла (Осипова, 1957; Осипова, Николаева, 1964). Исследования ряда авторов (Рубин, Чернавина, Михеева, 1955; Воскресенская, Гришина, 1959; Воскресенская, 1965) показали, что благоприятное действие коротковолновых лучей на синтез хлорофилла связано с увеличением некоторых ферментов, участвующих в отдельных звеньях биосинтеза хлорофилла.

Содержание хлорофилла в листьях растений, в том числе и бобовых, определяется и другими факторами, в частности минеральными удобрениями, микроэлементами, физиологически активными веществами и т. д.

Б. А. Журавлевым (1966) выявлено положительное влияние фосфорных, азотных удобрений и молибдена на накопление хлорофилла в листьях желтого кормового люпина (Быстрорастущий 4). В фазу цветения количество хлорофилла увеличивалось при внесении фосфорно-калийных удобрений на 11,3—14,4 мг, а при добавлении азота к фосфорно-калийному удобрению — на 27,4—36,8 мг на 100 г сухого веса.

На содержание хлорофилла в листьях бобов большое влияние оказывают микроэлементы. Например, поступление в растение меди увеличивает содержание хлорофилла и каротиноидов. Я. В. Пейве, Г. Я. Жизневская, А. Я. Крауя (1961) считают, что медь способствует окислению каротина до более окисленных каротиноидов, в частности ксантофилла, содержание которого при этом возрастает. Увеличение содержания хлорофилла у гороха под влиянием меди наблюдалось в опытах Я. М. Шкварук и С. Е. Сопатого (1965).

В таблице 43 приведены данные по влиянию микроэлементов на содержание каротина в надземной массе гороха. Со-

держание каротина при переходе растений от фазы бутонизации к фазе налива зерна значительно уменьшается. Добавка молибдена дает возможность растению удерживать каротин на более высоком уровне — 18,3 и 16,7 мг на 1 кг надземной массы.

Положительное действие на содержание хлорофилла в листьях бобовых оказывает ванадий (Петербургский, Тормова, 1965, опыты с горохом).

Таблица 43

Влияние микроэлементов на содержание каротина в надземной массе гороха (в мг на 1 кг) (по Данисьевскому и Навроцкой, 1965)

Варианты опыта	Бутонизация	Налив зерна
Без удобрений (контроль) .	38,30	8,2
Без удобрений + нитрагин .	41,76	12,6
Марганец + нитрагин . . .	48,50	10,1
Молибден + нитрагин . . .	50,80	18,3
Бор + нитрагин	51,90	10,8
Медь + нитрагин	50,40	11,0
Цинк + нитрагин	49,20	8,3
Марганец	49,10	10,4
Молибден	50,20	16,7

Заметные изменения в содержании хлорофилла в листьях бобовых растений происходят под действием физиологически активных веществ (Вершинина, 1961; Киселев, 1966), в частности кинетина (Sugiura, Masakiro, 1963, опыты с фасолью).

Подводя краткие итоги по изменчивости содержания хлорофилла в листьях бобовых растений в связи с действием различных факторов среды, можно сказать, что этот показатель чрезвычайно лабилен, поэтому он не может быть взят в качестве единственного критерия хроматической адаптации растений. Известно, что фотосинтез не является простой функцией количественного содержания хлорофилла в ассимиляционных клетках, поскольку он не сводится к одной только фотохимической реакции.

В. Н. Любименко и Р. Вилльштеттер (Цит. по Бриллиант, 1949) выяснили вполне определенно, что прямая зависимость энергии фотосинтеза от концентрации хлорофилла наблюдается в растительном организме лишь в некоторых случаях, при известном сочетании внешних и внутренних факторов. Интенсивность фотосинтеза определяется наряду с количеством хлорофилла в листе еще вторым — «протоплазматическим» или «энзиматическим» фактором. У двух разных растений она зависит не столько от содержания пигмента, сколько от раз-

личий и специфической устойчивости стромы хлоропластов и их фотофизиологического химизма.

В настоящее время при изучении фотосинтетического аппарата зеленых растений центр исследований все больше и больше переносится на ламеллярную структуру хлоропластов, на выяснение состояния пигментов и характера связи их с белковой стромой, а также изучение активности процессов, осуществляющихся в хлоропластах. В этом отношении представляют интерес данные Т. Н. Годнева и Р. В. Ефремовой (1960), изучавших влияние температуры на спектральные свойства хлоропластов листа люпина. При нагревании от 18 до 50°C изменения спектров поглощения хлорофилла не наблюдается, а при дальнейшем повышении температуры до 60° происходит резкий сдвиг «красного максимума» поглощения света в более коротковолновую часть на величину до 10 *мкм*. Авторы считают, что смещение красного максимума связано с началом денатурации белка и указывает на тесную связь хлорофилла и протеина.

В. А. Чесноков и Г. Рахимов (1964) изучали влияние интенсивности света на фотохимическую активность хлоропластов, в частности реакцию Хилла и фотосинтетическое фосфорилирование у бобов. Установлено, что изолированные хлоропласты из листьев бобов очень активны в отношении реакции Хилла. Однако они обладают плохой активностью фотосинтетического фосфорилирования (Heber, 1960). Последнее объясняется тем, что в вакуолярном соке листа бобов содержатся вещества, ингибирующие фотофосфорилирование. Эти вещества в живой клетке, в силу их пространственного отдаления от пластид, не мешают фотофосфорилированию, при растирании же материала ингибирующие вещества попадают в хлоропласты и могут нацело инактивировать процесс фотофосфорилирования.

К резкому снижению активности реакции Хилла в хлоропластах бобов приводит выращивание растений при слабой интенсивности света (табл. 44). В условиях низкой интенсивности света в растении формируются хлоропласты с меньшей способностью к фотолизу воды, чем хлоропласты растений, выращенных в открытом грунте. Активность реакции Хилла при расчете на миллиграмм хлорофилла у бобов при затенении составляла в среднем 50—60% от активности хлоропластов, выделенных из листьев растений открытого грунта.

Таким образом, исследования показали, что снижение интенсивности фотосинтеза при затенении растений зависит не только от изменения количества хлорофилла, но и от нарушения элементов их структуры, связанных с фотоокислением воды и переносом кислорода в цепи реакции Хилла. При этом затенение оказывает значительно большее влияние на реакцию Хилла, чем на фотофосфорилирование.

Сходные результаты были получены в опытах с полным затенением листьев фасоли, которые после затенения теряли способность к реакции Хилла, однако сохраняли способность к фотофосфорилированию.

Резкое падение активности реакции Хилла (на 75%) в хлоропластах бобов наступает также в случае их набухания при прогреве (Молотковский, Жесткова, Кашуро, 1966). Причиной угнетения химической активности хлоропластов при этом

Таблица 44

Активность реакции Хилла в хлоропластах затененных и незатененных растений бобов (по Чеснокову, Рахимову, 1964)

Дата анализа	Активность, μ восстановленного 2,6-дихлорфенолиндифенола на 1 мг хлорофилла		Активность, % к контролю
	незатененные растения	затененные растения	
21/VI . . .	6,0	3,0	50
11/VI . . .	9,5	6,5	68
12/VI . . .	10,5	6,9	67

авторы считают пространственное разобщение отдельных структурно закрепленных компонентов фотохимических реакций, в частности липопротенда с хлорофиллом. Такое разобщение является обратимым — внесение АТФ в среду устраняет разобщение и восстанавливает фотохимическую активность.

Представляет интерес работа Г. С. Гришиной и Н. П. Воскресенской (1963) по изучению светового поглощения кислорода изолированными хлоропластами конских бобов при разном качестве света (красном и синем), показавшая, что эффективность реакции больше на синем свете, чем на красном. Большая эффективность реакции в синих лучах в зеленом листе, по мнению авторов, связана не с активацией дыхательных ферментов целой клетки, а с активацией ферментных систем хлоропластов, участвующих в поглощении кислорода.

Содержание хлорофилла в створках бобов и разных частях семени зернобобовых растений

Наличие зеленых пигментов в плодах и семенах бобовых растений было отмечено В. Н. Любименко (1916), а также в ряде работ В. Г. Александрова (1935; 1947; 1954). Данные по количественному содержанию пигментов в плодах и семенах бобовых, в частности гороха, имеются в работе Е. И. Ржановой, В. А. Ахундовой и Г. А. Дмитриевой (1967). Содержа-

ние зеленых пигментов в плодах и семенах у трех сортов гороха (Люлинецкий 141, Виктория Штрубе и Уладовский 7) и бобов сорта Русские черные изучалось на разных этапах их формирования. Для сравнения одновременно определяли содержание хлорофилла в плодах, семенах и листьях, в пазухах которых формировались исследуемые плоды (13—15-й ярусы). Результаты опыта приведены в табл. 45. По мере созревания плодов гороха и бобов количество хлорофилла в околоплоднике уменьшается в 2—4 раза, а ко времени наступления восковой зрелости семян (в конце XI этапа) оно составляет у сорта Уладовский 7 от 4 до 7, у сорта Виктория Штрубе — 2,7, а у бобов — 6,3% от содержания хлорофилла в листе.

В семенах гороха на 1 г сырого вещества хлорофилла содержится меньше, чем в околоплоднике, причем по мере созревания семян (до XI этапа) количество его возрастает. Среди исследованных сортов по содержанию хлорофилла выделяется зеленозерный сорт Люлинецкий 141, у которого даже на ранних этапах развития семени содержание хлорофилла сравнительно высокое. То же самое можно сказать и в отношении околоплодника этого сорта.

Увеличение процентного отношения содержания хлорофилла в семени к количеству его в листе происходит не только потому, что повышается его абсолютное содержание, но и потому, что к концу XI этапа уменьшается содержание хлорофилла в листе.

В таблице 46 приведены результаты определения хлорофилла в семенной кожуре и зародыше (семядолях с почечкой) гороха и бобов. От 60 до 70% хлорофилла семени сосредоточено в зародыше, главным образом в семядолях. По мере развития семян содержание хлорофилла в семенной кожуре снижается, а в зародыше увеличивается. Однако в фазу полной зрелости плодов содержание хлорофилла в зародыше у зеленозерного сорта резко снижается, а у сорта со светло-розовыми семенами хлорофилл в семени полностью исчезает.

Поскольку изменение хлорофилла в околоплоднике и зародыше изображается кривыми, близкими к кривым, отражающим накопление сухого вещества в околоплоднике и зародыше, можно предполагать, что сравнительно высокое содержание хлорофилла в конце XI этапа органогенеза способствует образованию и отложению запасных веществ. Полученные результаты согласуются с мнением Е. Р. Гюббенет (1951) о том, что хлорофилл в органах запаса накапливается как запасное питательное вещество.

У одних форм, как, например, у сортов гороха со светло-розовыми семенами, он используется в процессе формирования и созревания семян, а у других, как у зеленозерных форм, часть зеленых пигментов остается в семядолях и расходуется

Таблица 45

Содержание хлорофилла (в мг на 1 г сырого веса) в листьях, плодах и семенах разных сортов гороха *Pisum sativum* L. и бобов *Vicia faba* L. (по Ржановой, Ахундовой и Дмитриевой, 1967)

Объект исследования	Дата определения	Этап органогенеза	Содержание хлорофилла			Отношение содержания хлорофилла в околоплоднике и семенах к суммарному содержанию его в листе, %
			a	b	a+b	
Горох Уладовский 7						
Лист	25/VI	н. X	0,990	0,479	1,469	—
	28/VI	X	0,879	0,467	1,346	—
	7/VII	н. XI	0,809	0,344	1,153	—
	12/VII	XI	0,780	0,346	1,126	—
Околоплодник .	25/VI	н. X	0,139	0,057	0,196	13,3
	28/VI	X	0,086	0,032	0,118	8,8
	7/VII	н. XI	0,059	0,024	0,083	7,2
	12/VII	XI	0,037	0,008	0,045	4,0
Семя	25/VI	н. X	0,045	0,010	0,055	3,7
	28/VI	X	0,031	0,011	0,042	3,1
	7/VII	н. XI	0,089	0,047	0,136	11,3
	12/VII	XI	0,095	0,035	0,130	11,5
Горох Люблинецкий 141						
Лист	20/VI	н. X	0,828	0,383	1,211	—
	25/VI	X	0,857	0,377	1,234	—
	27/VI	н. XI	0,868	0,398	1,466	—
	10/VII	XI	0,701	0,306	1,007	—
Околоплодник .	20/VI	н. X	0,122	0,059	0,181	14,9
	25/VI	X	0,092	0,038	0,130	10,5
	27/VI	н. XI	0,059	0,021	0,080	6,3
	10/VII	XI	0,050	0,022	0,072	7,1
Семя	20/VI	н. X	0,066	0,032	0,098	8,1
	25/VI	X	0,051	0,029	0,080	6,5
	27/VI	н. XI	0,077	0,035	0,112	8,8
	10/VII	XI	0,112	0,044	0,156	15,4
Горох Виктория Штрубе						
Лист	8/VII	н. X	1,520	0,368	1,888	—
	12/VII	X	1,660	0,425	2,085	—
	15/VII	н. XI	1,750	0,471	2,221	—
	21/VII	XI	1,490	0,422	1,912	—
Околоплодник .	12/VII	X	0,066	0,021	0,087	4,1
	15/VII	н. XI	0,073	0,022	0,095	4,3
	21/VII	XI	0,040	0,012	0,052	2,7
Семя	12/VII	X	0,033	0,019	0,052	2,5
	15/VII	н. XI	0,135	0,045	0,180	8,0
	21/VII	XI	0,136	0,044	0,180	9,3
Бобы Русские черные						
Лист	24/VII	X	1,215	0,351	1,566	—
	28/VII	XI	1,299	0,351	1,650	—
Околоплодник .	27/VI	н. X	0,212	0,067	0,279	—
	24/VII	X	0,211	0,064	0,275	17,4
	28/VII	XI	0,079	0,024	0,103	6,3
Семя	27/VI	н. X	0,093	0,030	0,123	—
	24/VII	X	0,079	0,031	0,110	6,5
	28/VII	XI	0,077	0,027	0,104	6,3

Примечание: н.—начало.

в процессе прорастания семени. Вопрос о том, в каком состоянии находятся зеленые пигменты в зрелых семенах зеленозерных форм гороха, пока еще изучен недостаточно. По мнению В. Г. Александрова (1935), хлорофилл в зрелых семенах бобовых растений находится в агглютинированном состоянии. В отношении пигментов, содержащихся в зеленых зародышах (в семядолях), из литературных источников известно, что помимо хлорофиллов *a* и *b* здесь обнаружены каротин, а также ксантофиллы — лютеин, виолаксантин и неоксантин (Жукова, 1963; 1965).

Высказанная точка зрения авторов о том, что хлорофилл, содержащийся в семядолях зародыша зеленозерных форм гороха, может использоваться в дальнейшем как запасное вещество, согласуется с современными представлениями о роли и функции хлоропластов вообще. В настоящее время установлено, что хлоропласты играют исключительно важную роль в различных биохимических превращениях, в том числе в синтезе белка и нуклеопротеидов (Иост, 1914; Любименко, 1935; Гюббенет, 1951; Сисакян и др., 1955, 1962).

О влиянии хлорофилла околоплодника на процесс формирования семян можно судить по некоторым косвенным показателям, в частности по семенной продуктивности растений. Для этой цели были поставлены опыты с затемнением плодов гороха (Ржанова, Ахундова, Дмитриева, 1967). Опыты проводились в 1964 и 1966 г. в полевых условиях с горохом сортов Рудукай, Люлинецкий 141 и Зеленозерный 12. На делянках были отобраны 20 растений каждого сорта, имеющих одинаковое число листьев и одинаковое число открывшихся цветков в 1, 2 и 3-м ярусах генеративной сферы (13, 14, 15-й узлы). Как у контрольных, так и у опытных растений часть побега выше 3-го яруса удалялась. На молодые завязи опытных растений одевались светонепроницаемые изоляторы. Результаты опытов с горохом Люлинецкий 141 приведены в табл. 47. При затемнении плодов наблюдалось значительное снижение реальной семенной продуктивности растений, т. е. процентного отношения числа нормально развивавшихся семян к общему числу заложившихся семязачатков (71,5% у контрольных и 38,6% у затемненных). Среди семян опытных растений было много (до 44%) мелких, которые, как правило, отсутствовали у контрольных. Семена у контрольных растений отличались также по форме и окраске: семена в затемненных плодах были слегка морщинистые, плоские (а не шарообразные) и светло-желтые. Различия в размерах плодов опытных и контрольных растений были менее существенными. Затемненные плоды имели четко выраженную серповидную форму и в связи с отсутствием хлорофилла светло-желтую окраску. Близкие данные были получены в опытах с растениями сортов Рудукай и Зеленозерный 12. В опытах с сортом Руду-

Содержание хлорофилла (в г на 1 г сырого веса) в семенах разных сортов гороха *Pisum sativum* L., бобов *Vicia faba* L.

Дата	Этап органогенеза	Часть семени	Содержание хлорофилла				
			a	b	a+b	% к суммарному хлорофиллу листа	% к суммарному хлорофиллу семени
Горох Уладовский 7							
7/VII	н.* X	целое семя . .	0,089	0,047	0,136	11,3	100,0
		семенная кожура	0,021	0,011	0,032	2,8	23,5
		зародыш . . .	0,068	0,036	0,104	9,0	76,5
12/VII	к.** XI	целое семя . .	0,095	0,035	0,130	11,5	100,0
		семенная кожура	0,014	0,005	0,019	1,7	14,6
		зародыш . . .	0,081	0,030	0,111	9,8	85,4
Горох Люблинецкий 141							
27/VI	н. XI	целое семя . .	0,077	0,035	0,112	8,8	100,0
		семенная кожура	0,022	0,015	0,037	2,9	33,3
		зародыш . . .	0,057	0,020	0,077	6,1	66,7
10/VII	к. XI	целое семя . .	0,112	0,044	0,156	15,4	100,0
		семенная кожура	0,032	0,011	0,043	4,3	27,5
		зародыш . . .	0,080	0,033	0,113	11,2	72,5
Горох Виктория Штрубе							
15/VII	н. XI	целое семя . .	0,135	0,045	0,180	8,0	100,0
		семенная кожура	0,039	0,016	0,055	2,4	30,5
		зародыш . . .	0,096	0,029	0,125	5,6	69,5
21/VII	к. XI	целое семя . .	0,136	0,044	0,180	9,3	100,0
		семенная кожура	0,029	0,012	0,041	2,1	20,2
		зародыш . . .	0,107	0,032	0,139	7,2	79,8
Бобы Русские черные							
24/VII	X	целое семя . .	0,079	0,031	0,110	6,5	100,0
		семенная кожура	0,041	0,012	0,053	3,3	48,2
		зародыш . . .	0,038	0,019	0,057	3,6	51,8
28/VII	XI	целое семя . .	0,077	0,027	0,104	6,3	100,0
		семенная кожура	0,011	0,004	0,015	0,8	14,4
		зародыш . . .	0,066	0,023	0,089	5,4	85,6

* н. — начало.

** к. — конец.

кай затемнение плодов производилось позже, в связи с чем недоразвившихся семян было значительно меньше (32,6%).

Результаты приведенных опытов позволяют считать, что хлорофилл, находящийся в створках бобов и гороха, играет большую роль в процессе формирования и налива семян.

Таблица 47

Влияние затемнения плодов на семенную продуктивность гороха сорта Люблинецкий 141 (по Ржановой, Ахундовой, Дмитриевой, 1967)

Учитываемые признаки	Варианты опыта	
	плоды не затемнены (контроль)	плоды затемнены
Абсолютные величины:		
число плодов	28	29
число семезачатков	186	194
число созревших семян	133	41
На один плод:		
длина, см	7,20±0,20	6,91±0,16
ширина, см	1,58±0,02	1,94±0,02
толщина, см	0,90±0,02	0,68±0,04
число семезачатков	6,64±0,11	6,69±0,14
число семян	4,75±0,18	4,66±0,20
отношение числа семян к числу семезачатков, %	71,5±3,30	38,8±3,50
число нормально развившихся семян	4,75±0,18	2,58±0,28
число недоразвившихся (мелких) семян	нет	2,07±0,11
Вес одного семени:		
нормально развившегося	0,3901±0,0061	0,2550±0,0158
недоразвившегося	—	0,0120±0,0005

Образование зеленых пигментов у бобовых растений и их изменчивость в зависимости от различных факторов среды

Одним из предшественников хлорофилла, как было установлено еще К. А. Тимирязевым, является протохлорофилл. Согласно современным взглядам, он представляет собой группу пигментов, основным компонентом которой является протохлорофиллид — хлорофилл без фитола (Годнев и Шлык, 1955). Протохлорофиллид является прямым предшественником хлорофилла в зеленом растении (Шлык, 1965). Установлено, что первым этапом превращения протохлорофиллида в хлорофилл является световое восстановление 7 и 8-го атомов углерода, в результате чего образуется хлорофиллид (Рубин, 1954). На втором этапе при участии фермента хлорофиллазы происходит присоединение к хлорофиллиду фитола, вследствие чего и образуется хлорофилл.

Процесс образования хлорофилла и накопления его в листе осуществляется через ряд этапов. Известно, что когда этиолированный лист выносится на свет, в нем сразу же появляются первые следы хлорофилла *a*. При дальнейшем освещении количество зеленого пигмента некоторый период остается без изменения и лишь через несколько часов начинается зеленение листа и заметное увеличение хлорофилла. Первые следы хлорофилла *b* обнаруживаются как раз на том переломном этапе, когда наблюдается некоторая задержка в образовании хлорофилла *a* (Шлык, 1965). В последующий период оба хлорофилла накапливаются более или менее равномерно, сохраняя пропорциональное соотношение, и содержание пигментов постепенно достигает определенного уровня, свойственного данной форме растения. Однако отношение хлорофилла *a* и *b* может сильно колебаться, причем хлорофилл *b* является менее подвижным элементом пигментной системы, и его содержание в онтогенезе изменяется меньше, чем хлорофилла *a* (Новиков и Витковская, 1959). Вопрос об изменении отдельных пигментов, в частности метаболических отношений хлорофилла *a* и *b* в зеленых растениях, имеет большое теоретическое значение для раскрытия возможных путей хлорофиллообразования и в этиолированных и зеленых листьях растений.

В связи с этим представляют интерес исследования по изучению промежуточных стадий образования хлорофилла из протохлорофилла этиолированных растений некоторых зернобобовых культур.

Бобовые растения, в частности фасоль, относятся к числу тех растений, из листьев которых можно получить стойкий, коллоидный раствор «естественного» или «натурального» хлорофилла (по Любименко), обладающего почти таким же спектром поглощения, как и живые листья. В связи с этим фасоль явилась одним из объектов изучения процессов образования хлорофилла как в живых, неповрежденных листьях, так и в коллоидных растворах веществ листьев.

Исследования А. А. Красновского и Л. М. Кособуцкой (1952) показали, что гомогенаты, полученные из этиолированных листьев фасоли, сохраняют способность к образованию хлорофилла, и при освещении их наблюдается фотохимическое превращение протохлорофилла в хлорофилл. Было установлено, что спектр поглощения исходного коллоидного раствора этиолированных листьев фасоли обладает явным максимумом поглощения протохлорофилла при 635 *мк* и не обладает максимумом в области поглощения хлорофилла. Как можно видеть на графике (рис. 9), освещение такого раствора во всех случаях приводило к появлению максимума поглощения при 670 *мк* с одновременным падением поглощения в области протохлорофилла. Эта форма пигмента оказалась

очень нестойкой: на свету быстро происходило ее окисление и обесцвечивание.

Авторами изучалось изменение спектральных свойств естественного состояния хлорофилла листьев фасоли в онтогенезе. Результаты опытов показали, что так же, как и при освещении бесклеточного коллоидного раствора веществ этиолированных листьев, в живых листьях из протохлорофилла первоначально образуется хлорофилл с максимумом поглощения при 670 мкм. По мере дальнейшего синтеза происходит сдвиг максимума поглощения в длинноволновую часть спектра, и лишь через несколько часов максимум хлорофилла перемещается на 678 мкм, т. е. достигает нормального положения для хлорофилла зеленого листа.

Близкие данные были получены при изучении образования хлорофилла в гомогенатах этиолированных листьев фасоли методом флуоресцентной спектрометрии (Красновский, Быстрова, 1960). Спектры флуоресценции гомогенатов этиолированных листьев фасоли оказались аналогичными спектрам неповрежденных этиолированных

листьев. Эти исследования показали, что в этиолированных листьях фасоли имеются две формы протохлорофилла с максимумами поглощения при 655 и 635 мкм. Форма, флуоресцирующая при 655 мкм, характеризуется высокой фотобиохимической активностью и при освещении коллоидных растворов, полученных из этиолированных листьев, полностью превращается в хлорофилл. Вторая форма — с максимумом при 635 мкм — малоактивна и в условиях опыта лишь частично претерпевала превращения, приводящие к образованию хлорофилла. При освещении в аэробных условиях большая часть протохлорофилла с максимумом флуоресценции при 635 мкм подвергалась окислению.

Несколько иная картина наблюдается в процессе превращения протохлорофилла в этиолированных неповрежденных листьях фасоли. Протохлорофилл с максимумом при 635 мкм в целых листьях имеет более высокую активность и при освещении, так же как и форма с максимумом 655 мкм, почти полностью превращается в хлорофилл. Таким образом, в живых

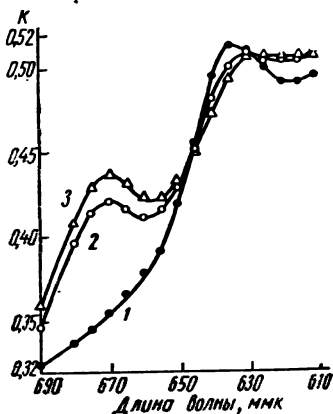


Рис. 9. Образование хлорофилла в коллоидном растворе вещества этиолированных листьев фасоли с воздухом при слабом освещении (лампой 30 вт) (по Красновскому и Кособуцкой):

1 — коллоидный раствор до освещения; 2 — одна минута освещения; 3 — две минуты освещения

листьях происходит полное превращение протохлорофилла в хлорофилл, а при нарушении структуры листа, в данном случае в гомогенатах, наблюдается лишь частичное превращение. Авторы установили, что на первой стадии превращения пигментов в гомогенатах образуется форма, флуоресцирующая при 688 *мк* и близкая к той, которая появляется в результате начальной фотохимической стадии процесса в живых листьях.

В листьях с ненарушенной структурой происходит постоянный синтез хлорофилла, в процессе которого меняются естественные формы связи между компонентами пигментно-белкового комплекса, увеличивается степень их агрегации, что проявляется в смещении максимума поглощения от 670 *мк* в длинноволновую сторону до 678 *мк*. В гомогенатах образование первичного хлорофилла, флуоресцирующего при 680 *мк*, является конечной стадией пигментных превращений. Авторами установлено, что нагревание и действие разных растворителей ведет к полному нарушению активной формы протохлорофилла с флуоресценцией в области 555 *мк*, что нарушает процесс образования хлорофилла.

Имеются некоторые данные по изучению влияния температуры и интенсивности света на синтез хлорофилла и его состояние в листьях фасоли (Wilckowski, 1963). В опытах, после предварительного намачивания и прорастивания семян фасоли в течение 48 *час* в темноте при одинаковой температуре (24°), растения выращивались на растворах Кноппа в условиях разных температур (19, 24, 29°) и различной интенсивности освещения (700, 1400 и 5000 *лк*). Определение содержания хлорофилла в простых листьях фасоли показало, что синтез его увеличивался по мере повышения температуры. При этом содержание хлорофилла в начальный период роста листа было выше, чем на конечных этапах. При освещении 1400 *лк* содержание хлорофилла в листьях фасоли было выше, чем при 700 и 5000 *лк*. В условиях интенсивного освещения (5000 *лк*) содержание хлорофилла после достижения определенного максимума заметно снижалось. Автор отмечает, что при более низкой температуре и слабой интенсивности света наблюдается некоторое отклонение от нормального отношения хлорофилла *a* к *b*.

Более резкие изменения отношения хлорофилла *a* : *b* наблюдаются при переносе растений фасоли со света в условия темноты (Кирке, Huntington, 1963). Исследования динамики отношения хлорофилла *a* : *b* в листьях фасоли с помощью спектрофотометрического и хроматографического методов показали, что в темноте образование хлорофилла идет за счет уменьшения хлорофилла *b*, причем во время быстрого роста листьев этот процесс проходит очень интенсивно, и отношение хлорофилла *a* : *b* резко увеличивается. После того как рост

листьев приостанавливается, отношение хлорофилла $a : b$ изменяется незначительно.

Синтез хлорофилла в листьях фасоли, как и в листьях других растений, находится в тесной связи с возрастом листа (Sisler, Klein, 1963). Авторы показали, что у 2—4-дневных проростков фасоли образование хлорофилла при освещении происходит без лаг-фазы. У 6-дневных растений лаг-фаза в образовании хлорофилла уже заметнее, а у 7-дневных проростков она достигает 1,5 час.

Помимо света и температуры большое значение для образования хлорофилла имеют условия питания, в частности минерального. Известно, что отсутствие в питательной среде таких элементов, как железа, марганца, меди, серы, калия и некоторых других, приводит к хлорозу растений. Наиболее часто хлороз вызывается недостатком в питательной среде железа.

М. Е. Узенбаевой (1966) исследовался вопрос о роли железа в биосинтезе хлорофилла растений гороха. Автором определялось содержание хлорофилла и его предшественника, прочность хлорофилл-липоидного комплекса в зависимости от содержания железа в питательной среде. Во всех вариантах, где железо исключалось из питательной среды, содержание хлорофилла и его предшественников было ниже, чем при наличии железа. Отношение хлорофиллидов и протохлорофилла к хлорофиллу при дефиците железа всегда было выше, чем в контроле. Это дает основание судить о том, что в листьях, испытывающих железное голодание, задерживаются последние этапы синтеза хлорофилла. Активность хлорофиллазы была меньше в хлорозных растениях гороха, что, по-видимому, может рассматриваться как возможность усиленного распада хлорофилла не зависимо от активности этого фермента. При явлении хлороза растений изменяется также прочность хлорофилл-белково-липоидного комплекса, которая в молодых листьях падает, а с возрастом увеличивается.

Представляют интерес некоторые данные по стимуляции синтеза хлорофилла в листьях фасоли под влиянием физиологически активных веществ. Изучение действия кинетина на процесс зеленения этиолированных листьев проростков фасоли (Sugiura Masakiro, 1963) показало, что за время 3-часового освещения содержание хлорофилла в листьях этих растений по сравнению с контролем увеличивалось на 60%. Одновременно с этим повышалось содержание белка и увеличивался сырой вес листьев.

Положительное влияние на синтез хлорофилла оказывает инфильтрация листьев фасоли β -аминолевулиновой кислотой, причем не только молодых, но и старых листьев, в возрасте 8—12 дней (Sisler, Klein, 1963). В этом случае синтез хлорофилла происходит даже в старых листьях без лаг-фазы.

В темноте листья фасоли, инфильтрированные β -аминолевулиновой кислотой, накапливали большое количество пигмента, поглощающегося при 625 мк, который немедленно превращается в хлорофилл *a*, поглощающийся при длине волны в 665 мк.

Таким образом, на достаточно большом экспериментальном материале по фасоли и другим растениям с использованием методов спектроскопии и флуоресцентной спектрофотометрии в сочетании с глубоким охлаждением живых листьев установлено, что процесс превращения протохлорофилла в живом листе протекает через ряд промежуточных стадий. При изменении условий освещения и воздействии химическими факторами наиболее существенно изменяется отношение хлорофилла *a* : *b*.

Изучение биохимических функций хлоропластов зернобобовых растений

В последние годы хлоропласты привлекают внимание исследователей не только в связи с их основной фотосинтетической деятельностью, но также с их способностью к синтезу белка. Стало известно, что в хлоропластах наряду с фотосинтезом и процессами, имеющими к нему прямое отношение, осуществляются синтезы разнообразных по сложности веществ от таких сравнительно простых, как моносахариды, органические кислоты или аминокислоты, до сложных соединений — белков, липоидов и нуклеиновых кислот (Сисакян, 1964).

Работами наших и зарубежных авторов установлено, что схема синтеза белка в хлоропластах принципиально не отличается от схемы синтеза белка, разработанной на других структурах клетки. Исследования Н. М. Сисакяна показали, что в системе хлоропластов имеются все три вида РНК (растворимая, рибосомальная и информационная), а также собственная ДНК.

В настоящее время исследования синтеза белка в протоплазменных структурах, в том числе и в хлоропластах, ведутся на субмикроскопических структурах — рибосомах.

Среди зернобобовых растений наиболее удобным объектом для такого рода исследований оказались горох и фасоль. Согласно цитологическим наблюдениям, в клетках растения гороха очень слабо представлена сеть эндоплазматического ретикулама, что и послужило основанием для предположения о наличии большой активности рибосом в его клеточных структурах, в том числе и в хлоропластах. Наиболее полные сведения о синтезе белка в изолированных хлоропластах растений гороха имеются в работах Н. М. Сисакяна и сотруд-

ников (1962, 1963, 1964). Исследования хлоропластов проростков гороха (Сисакян, Филиппович, Светайло, 1962) показали, что «центрами» синтеза белка в хлоропластах являются рибосомы, обладающие высокой активностью включения глицина- C^{14} в белки как целых, так и отдельных фракций суспензии хлоропластов. Экспериментально установлено, что разрушение хлоропластов ведет к значительному усилению включения глицина- C^{14} в белки, что, очевидно, объясняется большей доступностью рибосом меченой аминокислоте в осколках хлоропластов, чем в целых.

Авторы указывают, что одной из главных особенностей рибосом хлоропластов, по сравнению с рибосомами других структур клетки и эндоплазматического ретикулума, является способность включения меченой аминокислоты в собственные белки без добавления каких-либо кофакторов. Представляет интерес тот факт, что добавление к рибосомам крупных фрагментов хлоропластов, полученных из суспензии разрушенных хлоропластов после осаждения рибосом, приводит к резкому угнетению синтеза белка. Следовательно, в хлоропластах, как и в протоплазме клетки, содержатся собственные ингибиторы синтеза белка. Это еще раз подтверждает мнение о том, что изолированные хлоропласты представляют собой сложную, довольно целостную систему, обеспечивающую наряду с процессом фотосинтеза синтез белка.

В литературе имеются данные о неоднородности рибосом хлоропластов растений гороха. Так, исследования Н. М. Сисакяна (1964) показали, что фракция рибосом хлоропластов, выделенная в интервале ускорений 40 000—105 000 g и очищенная повторным осаждением, оказалась по ряду свойств неоднородной. Суммарная фракция рибосом хлоропластов гороха имела соотношение белка и РНК 2 : 1. В раздельно определяемых фракциях рибосом, выделенных в интервале 40 000—90 000 g , соотношение белок/РНК было близко к 1, а во фракции 90 000—105 000 g оно равно 1 : 3.

Отношение белок/РНК в суммарной фракции изменялось в процессе развития растения: на начальных этапах развития увеличивается содержание белка в рибосомах хлоропластов и уменьшается количество РНК, а затем на всем протяжении развития сохраняется соотношение 2 : 1.

Во фракциях рибосом, условно обозначенных автором «тяжелая» и «легкая», отношение белок/РНК в процессе развития растений гороха изменяется по-разному, хотя имеется общая тенденция обеих фракций к снижению РНК и увеличению белка. «Легкая» и «тяжелая» фракции рибосом отличаются также по интенсивности включения меченой аминокислоты (C^{14} -глицина) в белки, причем эти различия проявлялись в основном на ранних этапах развития растений. В фазе плодоношения интенсивность включения C^{14} -глицина

достигала в обеих фракциях рибосом максимальной величины.

Таким образом, стало известно, что белоксинтезирующая система в хлоропластах растений является гетерогенной, она обуславливается, с одной стороны, неоднородностью самих хлоропластов, а с другой — не исключена возможность существования в одном и том же виде структур разных типов рибосом. В этом автор видит причину многообразия синтезируемых в хлоропластах белков.

Открытие в хлоропластах фотосинтетического образования АТФ и установление факта использования ее в синтезе белка и липоидов поставили вопрос о необходимости изучения механизма трансформации энергии макроэргических связей АТФ. В хлоропластах бобовых (фасоль), а позднее у шпината был обнаружен фермент АТФаза (аденозитрифосфатаза), сходная по своим свойствам с митохондриальной АТФазой животной клетки. Горох явился одним из объектов по изучению некоторых свойств в распределении АТФазы в протоплазмальных структурах клетки, в том числе и хлоропластов. Сравнительное изучение активности АТФазы в гомогенате и фракциях структур из листьев разных видов, в том числе и бобовых растений, позволило выявить ряд общих закономерностей и некоторые видовые особенности (Сисакян, Кобакова, Филиппович, 1963).

У всех исследованных растений наибольшая активность фермента наблюдалась в центрифугате, остающемся после осаждения структур из гомогената при ускорении 40 000 g. Исключение составлял горох, у которого действие АТФазы центрифугата было выражено в очень слабой степени. Активность фермента в гомогенате у гороха по сравнению с центрифугатом несколько выше, но значительно ниже по сравнению с другими видами растений. У всех других растений во фракциях хлоропластов, митохондрий и их фрагментов активность АТФазы примерно одинакова и, как правило, несколько ниже, чем в гомогенате. Горох и в этом отношении составляет исключение: у него активность АТФазы была выше в структурных фракциях.

Авторы изучали, насколько прочно АТФаза связана с протоплазмальными структурами. Для этого изолированные хлоропласты, выделенные из листьев гороха и табака, тщательно промывались в сахарофосфатном растворе. Отмывание хлоропластов привело к сильному снижению активности фермента, особенно у гороха, у которого после отмывания активность АТФазы совсем не обнаруживалась; не определялась она и в концентрате промывных вод. Исходя из этого факта, авторы делают предположение, что при промывании хлоропластов в сахарофосфатный раствор переходит не сам фермент, а какое-то растворимое вещество, являющееся факто-

ром, необходимым для функционирования ферментной системы. Учитывая, что при добавлении к отмытым хлоропластам $MgCl_2$ в концентрации 0,01 М активность фермента восстанавливалась, высказывается предположение, что ионы Mg являются активатором АТФазы хлоропластов.

Свойство АТФазы хлоропластов активироваться в присутствии ионов Mg является общим для хлоропластов и других видов, причем каждому из них присуща своя концентрация Mg . Для хлоропластов гороха она равна 0,01, для растений табака — 0,001, для сахарной свеклы — 0,1 М.

Выдерживание хлоропластов гороха в течение 50 мин при разных температурах показало, что активность фермента сохраняется при амплитуде от 0 до 50°. При более низкой температуре и более высокой (60°) активность его не обнаруживается. По сравнению с другими видами активность АТФазы хлоропластов гороха менее устойчива. Так, при хранении изолированных хлоропластов в течение 24 час при температуре 3—5° активность ферментов хлоропластов растений сахарной свеклы не изменялась, а у гороха снижалась на 50%.

Активность АТФазы хлоропластов гороха, как и у других растений, сильно изменяется в процессе онтогенетического развития, причем в разных фракциях по-разному. Во фракциях хлоропластов и митохондрий максимум активности АТФазы приходится на фазу бутонизации, а в гомогенате и центрифугате — на фазу цветения. В начале плодоношения в гомогенате и во всех фракциях структур клетки активность АТФазы резко снижается.

Таким образом, эти исследования показали, что действие АТФазы проявляется во всех структурах клетки и на всех этапах индивидуального развития. АТФаза не является растворимым ферментом, а прочно связана со структурными компонентами клетки. Однако активность фермента у разных структур клетки неодинакова. Наибольшей активностью обладает фракция, которая в опытах по изучению синтеза белка обладала наибольшей способностью включения в белки меченого глицина (Сисакян, Филиппович, Светайло, 1962). Исследования показали, что АТФаза хлоропластов гороха не однородна по своему отношению к магнию. В субфракциях выделенных хлоропластов обнаружены два вида АТФаз: в крупных фрагментах АТФаза активируется магнием, а в мелких фракциях — рибосома — ингибируется магнием.

Представляют интерес исследования по изучению связи фотосинтеза с процессами синтеза белка и липидов, а также запасных веществ (крахмала) в зависимости от внутренней организации фотосинтетического аппарата и физиологического состояния растения (Осипова, Николаева, 1964; Осипова, Ашур, Фалуды-Даниэль, 1966). Известно, что формирование фотосинтетического аппарата со всей его сложной гетеро-

генной структурой и комплексом ферментных систем происходит в процессе фотосинтеза. Поэтому не случайно, что хлоропласты содержат все системы, необходимые для синтеза белка.

Процесс фотосинтеза влияет прежде всего на скорость синтеза белка хлоропластов в проростках бобов. Специальные опыты с меченой $C^{14}O_2$ показали, что на свету удельная активность белка хлоропластов листьев бобов в несколько раз выше удельной активности белка цитоплазмы. Причем отдельные белки хлоропластов бобов не одинаковы по скорости включения C^{14} при фотосинтезе. Было выделено три типа белков хлоропластов, из которых наибольшей удельной активностью обладает фракция липопротеидной природы, не растворимая в воде. Интенсивность синтеза белка при фотосинтезе зависит от физиологического состояния. Так, в опытах с проростками бобов после длительного затемнения, а следовательно, имеющими более низкую фотосинтетическую способность и нарушенную структуру хлоропластов, C^{14} более активно включался в вещества, необходимые для построения структурных компонентов — в белки и липоиды — и менее активно в вещества запасного типа — в крахмал (Осипова, Ашур, Фалуды-Даниэль, 1966). Авторы указывают, что этот процесс наиболее быстро проходил на свету при высокой интенсивности света. В этих условиях в опытных вариантах включение C^{14} в белки и липоиды по сравнению с контролем увеличивалось на 36 и 33%, а включение C^{14} в крахмал уменьшалось на 20%.

Синтез белка хлоропластов, как и фотосинтетическая способность листьев, у бобов в сильной степени ингибируется антибиотиком хлорамфениколом. К действию антибиотика в первую очередь чувствительны те белковые комплексы хлоропластов, которые связаны с темновыми энзиматическими реакциями фотосинтеза (Николаева, Осипова, Крылов, 1967).

В настоящее время получили широкое распространение исследования обмена ряда органических кислот в изолированных клеточных структурах, в частности в хлоропластах.

В работе И. М. Мосоловой, Р. М. Бекиной, Е. С. Михайловой и Н. М. Сисакяна (1965) приводятся результаты исследований по изучению процесса поглощения кислорода хлоропластами гороха на свету в присутствии малоната. При освещении (15 000 лк) хлоропласты гороха в присутствии малоната способны значительно в большем количестве поглощать кислород, чем в контроле. Выключение света в первые 10 мин приводило к снижению поглощения кислорода, а в дальнейшем полностью его исключало. Авторами были проведены опыты, целью которых являлось сопоставление в одинаковых условиях освещения окислительной способности митохондрий и хлоропластов (табл. 48).

Поглощение кислорода хлоропластами гороха на свету в присутствии малоната

(по Мосоловой и др., 1965)

Варианты опыта	Активность, $\mu\text{кл O}_2$ за 1 час				Хлорофилл, $\mu\text{г}$ на сосуд-дик
	без добавок	сукцинат*	малонат	сукцинат + малонат	
Митохондрии					
Свет	21	313	34	75	0,201
Темнота . .	23	332	19	68	—
Хлоропласты					
Свет	17	21	67	61	0,367
Темнота . .	10	21	13	9	—

* Сукцинооксидаза служила показателем активности митохондрий.

В митохондриях, изолированных из зеленых проростков, независимо от освещения происходит интенсивное окисление сукцината, которое при добавлении малоната резко ингибируется. Некоторую активизацию окисления за счет одного малоната авторы объясняют наличием в суспензии митохондрий разрушенных хлоропластов.

Во фракции хлоропластов сукцинооксидазная активность очень незначительна, тогда как в присутствии малоната поглощение кислорода заметно увеличивается, причем с увеличением продолжительности инкубации эта разница становится более заметной. Разбавление суспензии хлоропластов приводило к уменьшению активности.

Опыты с включением в суспензию с малонатом каталазы показали, что последняя снижает скорость поглощения кислорода (в микролитрах на сосуд) на свету со 156 до 68, в темноте — с 21 до 13.

Эти исследования подтвердили предположение авторов о том, что одним из продуктов в ходе превращения малоната является перекись водорода.

Были проведены опыты по изучению влияния флавиномононуклеотида (ФМН) на процесс поглощения кислорода хлоропластами в присутствии малоната. Авторы получили совершенно неожиданные результаты: ФМН в концентрации 0,006 $\mu\text{л}$ приводил к почти полному подавлению окислительного процесса. Это послужило поводом считать, что восстановительная реакция, стимулируемая на свету малонатом, отличается от той, которая наблюдается при фотосинтетическом фосфорилировании хлоропластов с обязательным присутствием флавиновых соединений, выступающих в качестве коферментов оксидаз. Эта реакция протекает в присутствии аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ). Дальнейшие иссле-

дования показали, что хлоропласты гороха на свету осуществляют интенсивное окисление оксалата и других органических кислот по сходному с малонатом пути (Михайлова, Беккина, Шапошникова, Мосолова, Сисакян, 1966).

Наибольшее поглощение кислорода хлоропластами гороха на свету наблюдалось в присутствии малоната и оксалата. Значительно слабее окисление происходило при наличии глутарата и пирувата. В присутствии других органических кислот поглощение кислорода было или очень слабым или наблюдалось выделение кислорода (при наличии цитрата, fumarата, формиата, ацетата). Внесение в среду помимо органических кислот АТФ, как правило, повышало активность окислительного процесса.

Сравнительный анализ данных показывает, что малонат и оксалат вызывают наибольшее поглощение O_2 как в присутствии АТФ, так и без него.

Более детально процесс поглощения кислорода в присутствии оксалата исследовался авторами по той же схеме, что и с малонатом. Было выявлено, что изолированные хлоропласты гороха обладают интенсивной способностью поглощать кислород не только в присутствии малоната, но и оксалата. Так же, как и для малоната, показана световая природа этого процесса, обязательное участие АТФ и образование перекиси водорода. Так же, как и в опытах с малонатом, добавление флавиномононуклеотида (ФМН) в среду вызывало полное подавление процесса окисления. Сравнительное изучение процессов окисления, идущих на свету с участием малоната и оксалата, показало, что в обоих случаях при рН 6,24 скорости окисления идут одинаковыми темпами. Однако при увеличении кислотности среды до рН 5,6 скорость процесса окисления с оксалатом убывает значительно быстрее, чем с малонатом. В слабой щелочной среде (рН 7,4) наблюдается обратная картина — торможение окисления больше в среде с малонатом.

Кроме гороха процессы окисления хлоропластов на свету в присутствии оксалата и малоната обнаружены и у других растений, в частности у маревых.

Таким образом, эти работы показали, что для окислительных процессов оксалата, малоната и некоторых других органических кислот в хлоропластах необходим свет. Это указывает на наличие специфического обмена органических кислот в фотосинтезирующих системах растений.

Некоторые данные о световой, или фотохимической, стадии процесса фотосинтеза

Одним из важнейших вопросов проблемы фотосинтеза является изучение механизма усвоения световой энергии растениями и превращения ее в энергию химических связей. Осо-

бый интерес представляет изучение первой стадии фотосинтеза, проходящей при непосредственном участии световой энергии, называемой условно световой, или фотохимической. Многое остается еще неясным в этой стадии как в отношении фотофизических, так первичных фотохимических процессов, связанных с поглощением света пигментами и фотосинтетическим запасанием энергии.

В связи с указанным представляют интерес исследования Е. Н. Мухина и Е. А. Акуловой (1966) по участию ферредоксина из проростков гороха в фотовосстановлении НАДФ (никотинамидадениндинуклеотидфосфата).

Работами ряда авторов показано, что ферредоксин (ФД), представляющий собой комплекс белков, содержащих железо, с окислительно-восстановительным потенциалом, близким к потенциалу водородного электрода ($E_0 = 0,420$ в при РН 7), играет важную роль в начальных этапах процесса фотосинтеза как переносчик электрона, освобожденного в первичном фотохимическом акте, к НАДФ (Сан-Пьетро, 1962; Евстигнеев, 1967).

В настоящее время ферредоксин является пока единственным более или менее устойчивым соединением с высоким восстановительным потенциалом, которое выделено в чистом виде из хлоропластов. Восстановленный ферредоксин восстанавливает темновым путем при участии фермента НАДФредуктазы — НАДФ¹. Однако роль и значение отдельных факторов (интенсивности освещения, содержания ферредоксина в препарате, концентрации хлорофилла и др.), определяющих скорость реакции фотовосстановления НАДФ и НАД, изучены еще недостаточно.

Авторы (Мухин, Акулова, 1966) указывают, что между скоростью реакции фотовосстановления НАДФ и количеством ферредоксина в реакционной смеси существует прямая связь, но до определенного оптимума. Превышение оптимума вызывает ингибирование фотовосстановления НАДФ:

Количество ферредоксина в реакционной смеси	4,0	11,0	18,0	37,0	110,0	183,0
Изменение оптической плотности (E_{340})	0,22	0,34	0,52	0,34	0,28	0,29

Отмечается, что скорость образования восстановленной НАДФН₂ на свету хлоропластами гороха сорта Совершенство была меньше, чем хлоропластами гороха сорта Ранний зе-

¹ В настоящее время появились данные, что помимо ферредоксина акцептором электронов является еще неидентифицированное вещество с более высоким восстановительным потенциалом до минус 0,6 в, который во вторичной темновой реакции восстанавливает ферредоксин (Евстигнеев, 1967).

лений. Это указывает на различие биологических свойств отдельных форм одного и того же вида гороха.

Скорость фотовосстановления НАДФ в определенных пределах находится в прямой зависимости от количества суспензии хлоропластов, вносимой в реакционную среду:

Концентрация хлорофилла в 3 мл реакционной среды	20	40	60	80
Изменение оптической плотности (E_{340})	0,017	0,033	0,050	0,065

Анализ световых кривых фотовосстановления НАДФ в зависимости от количественного содержания хлорофилла и ферредоксина показал, что на скорость фотовосстановления НАДФ влияло главным образом количество ферредоксина, а количество хлоропластов определяло лишь характер световых кривых. При низком содержании хлорофилла световое насыщение процесса наступало при интенсивности света порядка 10 тыс. лк, при дальнейшем увеличении интенсивности освещения скорость реакции оставалась на том же уровне. В условиях высокой концентрации хлоропластов в смеси световое насыщение наблюдалось при той же интенсивности света, но скорость реакции была почти в 3 раза выше. Таким образом, авторам на примере гороха удалось показать, что количественное содержание ферредоксина в системе может служить фактором, регулирующим начальную скорость фотовосстановления НАДФ. При больших интенсивностях света и при высоком содержании хлорофилла наблюдается ингибирование процесса.

Интенсивность и продуктивность фотосинтеза зернобобовых растений

Фотосинтез является одним из основных процессов жизнедеятельности зеленого растения, возникшим в результате длительной адаптации растений к свету и другим условиям внешней среды. Фотосинтез тесно связан с другими процессами обмена, протекающими в растении, в частности с дыханием, он не является автономным и регулируется состоянием растения в целом и в свою очередь оказывает большое влияние на все физиологические процессы.

Бобовые растения характеризуются высокой интенсивностью поглощения углекислоты из воздуха, превышающей в 2—3 раза скорость ассимиляции у других растений. Так, исследования фотосинтеза эфемеров в южных Кызылкумах показали, что наибольшей величины фотосинтез достигает у видов семейства бобовых и крестоцветных (Наабер, Захарьян,

1961). То же самое отмечается в работе Ю. С. Насырова и М. А. Логинова (1963).

Высокая интенсивность фотосинтеза бобовых обуславливается, по-видимому, необходимостью обеспечивать углеводами как сами растения, так и клубеньковые бактерии, поселяющиеся на их корнях. Наиболее полные данные по интенсивности фотосинтеза имеются в работах Ю. В. Березовского (1967). Автором исследовалась потенциальная интенсивность фотосинтеза большой коллекции образцов гороха, относящихся к различным экологическим группам: монгольской, средневропейской, хивинской, индийской, западноевропейской, эфиопской, средиземноморской и египетской. Фотосинтез гороха изучался в лабораторных условиях в токе радиоактивной углекислоты [по методу Вознесенского, Заленского и Семихатовой (1965)], при повышенном содержании CO_2 (2,5%), активности C^{14}O_2 0,5 МС/л CO_2 и интенсивности освещения 35 тыс. лк, скорости тока газовой смеси 4,3 л/дм² в час, температуре 20—22° С. Результаты опытов представлены в табл. 49. Наиболее высокими показателями характеризовались растения образцов из Средней Европы и Монголии, средняя интенсивность фотосинтеза которых соответственно находилась в интервале 211—292 мг CO_2 /г в час. Растения, выращенные из семян образцов западноевропейской и египетской групп, отличались наименьшей потенциальной активностью фотосинтеза.

Эти данные позволили выявить большую внутривидовую дифференциацию вида *Pisum sativum* L. не только по морфолого-биологическим признакам, но и по физиологическим, в частности по интенсивности фотосинтеза, которая наряду с другими признаками, по-видимому, может служить одним из критериев агроэкологической классификации большого разнообразия форм не только гороха, но и других зернобобовых культур.

Результаты, полученные автором по гороху, согласуются с выводами, сделанными О. В. Заленским (1954), о том, что у всех растений потенциальная интенсивность фотосинтеза увеличивается по мере усиления континентальности климата.

Следует указать, что в литературе мнения о наличии видовой и сортовой дифференциации растений по фотосинтезу расходятся. Некоторые исследователи (Людденгорд, 1937; Беликов, 1961, и др.) указывают на постоянство величины интенсивности фотосинтеза у разных видов и считают, что процесс эволюции не оказал существенного влияния на фотосинтетический процесс, а затронул лишь вторичные пути использования и распределения продуктов ассимиляции. К отрицанию сортовой специфики фотосинтеза пришли также Ю. С. Насыров и А. Т. Касьяненко (1965), изучавшие сорта гороха, отличающиеся по происхождению, темпам развития, роста и урожайности.

**Потенциальная интенсивность фотосинтеза гороха
различного экологического происхождения**

(по Березовскому, 1967)

Название или происхождение образца	Каталог ВИРа	Начало цветения	Интенсивность фотосинтеза, $\frac{\text{мг CO}_2}{\text{г в час}}$		
			12/VI	23/VI	3/VII
Средневропейская группа					
Капитал	1692	4/VII	157	292±4	—
Ранний зеленый	1760	28/VI	192	272±4	—
Рамонский 77	4720	4/VII	144±1	212±3	193±3
Спартанец	4888	16/VII	—	216±4	—
Ардатовский	5232	15/VII	153±1	277±4	—
Монгольская группа					
Монголия	1010	12/VII	156±2	284±2	172±5
»	5496	13/VII	176±1	211±7	—
Западноевропейская группа					
Роман	5532	9/VII	134±2	134±1	—
Победитель	4464	13/VII	147	158±3	—
Средиземноморская группа					
Виктория Мандорфская	2583	6/VII	—	172±3	—
То же	2593	7/VII	188±1	183±3	—
Хивинская группа					
Местный	1632	19/VII	184±1	154±3	—
»	4729	16/VII	195	153±2	—
Египетская группа					
Местный	2008	7/VII	—	176±3	89±2
»	3439	11/VII	129	148±2	87±3
Эфиопская группа					
Местный	1854	3/VII	154	205±2	192±6
»	1853	11/VII	—	172±3	—
Индийская группа					
Местный	5322	2/VII	175	118±2	—
»	1826	4/VII	191±2	173±5	—
»	1866	11/VII	206±3	216±4	—

Однако многие исследователи, изучавшие жизнедеятельность растений, в том числе и фотосинтез, в оптимальных условиях света и обеспеченности углекислотой, отмечают наличие специфических видовых и сортовых величин фотосинтеза и особенности других физиологических процессов (Любименко, Кузьменко, 1928; Заленский, 1954, и др.). Установлено, что

интенсивность фотосинтеза коррелирует с темпами развития растения. Скороспелые формы, как правило, имеют более высокую интенсивность фотосинтеза, чем позднеспелые.

Интенсивность фотосинтеза бобовых, как и других растений, зависит от условий выращивания, относительной влажности воздуха, водного режима почвы и других факторов. В исследованиях Ю. В. Березовского четко выявилась коррелятивная зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза растений гороха с минимальной относительной влажностью воздуха, предшествующей опыту. В условиях жаркой погоды растения, потеряв значительное количество воды в течение дня, не были способны за ночь, к моменту взятия проб, восстановить нормальное содержание воды в клетках листа, и поэтому интенсивность ассимиляции углекислоты заметно снижалась.

Исследований по влиянию влажности почвы на интенсивность фотосинтеза очень мало. Опыты Ю. В. Березовского показали, что при выращивании растений гороха в условиях разной влажности почвы потенциальная интенсивность фотосинтеза изменяется незначительно. Аналогичные данные можно найти в литературе и по другим культурам. Они говорят о том, что растениям вообще присуща высокая способность приспосабливаться к условиям ограниченного водоснабжения для поддержания фотосинтеза на максимальном для данных условий уровне. Это достигается различными путями: мощным развитием корневой системы, образованием ксероморфных структур, изменением физико-химических свойств протоплазмы и т. д.

Однако совершенно иные результаты были получены в опытах того же автора, когда условия влажности для гороха

Таблица 50

Потенциальная интенсивность фотосинтеза и количество хлорофилла в листьях растений различных форм гороха

(по Березовскому, 1967)

№ каталога ВИРА	Название или происхождение образца	При расчете на 1 г сухого веса		При расчете на единицу поверхности	
		интенсивность фотосинтеза, $\frac{\text{мг CO}_2}{\text{г час}}$	хлорофилл, $\frac{\text{мг}}{\text{г}}$	интенсивность фотосинтеза, $\frac{\text{мг CO}_2}{\text{дм}^2 \text{ час}}$	хлорофилл, $\frac{\text{мг}}{\text{дм}^2}$
1010	Монголия	210±2	15,6±0,5	70,6±0,7	5,2±0,2
5110	Усадый	157±10	23,4±0,4	50,0±3,0	6,5±0,1
1760	Ранний зеленый	196±3	18,8±0,6	46,2±0,4	4,4±0,1
2008	Египет	182±3	16,1±0,3	42,2±0,4	3,7±0,1
6322	Индия	203±3	18,0±1,4	41,6±0,6	3,7±0,3

изменялись в течение вегетационного периода (при переносе растений с 60% влажности на 45%). В этом случае снижение влажности почвы привело к резкому падению энергии поглощения углекислоты. К таким же результатам привели опыты с искусственным подсушиванием листьев гороха.

В таблице 50 приведены данные по изменению фотосинтеза в зависимости от содержания хлорофилла в листьях растений гороха разных сортов и форм. У форм, содержащих больше хлорофилла на единицу листовой поверхности, потенциальная интенсивность фотосинтеза была несколько выше.

Представляют интерес некоторые данные по фотосинтезу люпина узколистного в связи с изучением адаптации разных форм вида к температурному режиму. Известно, что одним из приспособлений растений к неблагоприятным температурным условиям может быть антоциановая окраска их листьев и стеблей. Это положение нашло подтверждение в опытах А. Н. Майсурына и А. И. Тютюникова (1959), изучавших интенсивность фотосинтеза у двух сортов узколистного люпина, имеющих одинаковое происхождение, но разную окраску (зеленая и антоциановая). Интенсивность фотосинтеза у растений с антоциановой окраской при неблагоприятных температурных условиях была более высокой, у них была выше температура листьев и более интенсивное поглощение солнечной радиации. Интенсивность фотосинтеза у зеленолистной формы была равна 27 мг С на 1 дм² поверхности листьев, температура листьев на 1,7° ниже температуры окружающего воздуха, а поглощенная радиация равнялась 500 кал/см²/мин. У антоциановой формы в тех же условиях интенсивность фотосинтеза составляла 31 мг С, температура листьев была всего на 0,6° ниже температуры окружающего воздуха, а поглощенная радиация — 642 кал/см²/мин.

Последнее время в литературе появились данные по изучению влияния на фотосинтез бобовых растений калия и хлора. Сопряженность изучения этих двух элементов обуславливается тем, что основная масса калийных удобрений представлена хлорсодержащими туками (Удовенко, 1965). Калий и хлор оказывают противоположное влияние на фотосинтез бобовых растений: калий — положительное, а хлор — отрицательное (табл. 51).

Из таблицы видно, что калий стимулирует рост листовой поверхности, а хлор тормозит. Аналогичное влияние калий и хлор оказывают и на содержание хлорофилла в листьях и на интенсивность фотосинтеза (табл. 52).

Опыты с использованием радиоактивного углерода показали, что при отсутствии калия интенсивность и еще в большей мере продуктивность фотосинтеза заметно понижаются. Избыточное (выше нормы) содержание калия в питательной среде большого стимулирующего действия на интенсивность

фотосинтеза не оказывает. Но благодаря большой листовой поверхности продуктивность фотосинтеза в этом варианте значительно выше контроля. При наличии избыточного содержания хлора в питательной среде, особенно в варианте сильвинит + хлор, интенсивность фотосинтеза резко снижается.

Таблица 51

Влияние калия и хлора на рост листовой поверхности растений и содержание хлорофилла в листьях фасоли

(по Удовенко, 1965)

Варианты опыта	Листовая поверхность одного растения, % к контролю		Содержание хлорофилла, мг/г сухого вещества листа
	по сухому весу листьев	по площади свежих листьев	
Смесь Гельригеля без калия	69	65	8,8
Смесь Гельригеля полная	100	100	8,4
Смесь Гельригеля + калий	126	114	6,0
Сильвинит	85	55	7,0
Сильвинит + хлор	79	43	3,6

Таблица 52

Влияние калия и хлора на интенсивность фотосинтеза растений фасоли

(по Удовенко, 1965)

Варианты опыта	Активность, <i>имп/мин</i> на 1 см ² листовой поверхности		Интенсивность фотосинтеза, % к контролю
	опыт 4-й	опыт 5-й	
Смесь Гельригеля без калия	120	130	86
Смесь Гельригеля полная	150	210	100
Смесь Гельригеля + калий	161	419	100
Сильвинит	120	127	80
Сильвинит + хлор	89	97	58

Причины специфического влияния калия и хлора на развитие растений в литературе освещены недостаточно, особенно по хлору. Ряд авторов одной из причин положительного влияния калия и отрицательного влияния хлора считают то, что калий усиливает отток продуктов фотосинтеза из листьев (Анисимов, 1959; Леонтьева, 1963), в то время как хлор задерживает отток ассимилятов (Лемпецкая, 1967).

Однако опыты Удовенко с определением интенсивности фотосинтеза вырезанных дисков листа фасоли в атмосфере с меченой углекислотой, где отток веществ исключался, показали, что стимулирующее действие на фотосинтез калия, свя-

зано, по-видимому, не только с более быстрым оттоком ассимилянтов. В связи с различными условиями питания калием и хлором изменяется интенсивность ассимиляции C^{14} радиоактивной углекислоты в расчете на единицу веса (1 мг) хлорофилла (ассимиляционное число). Расчеты показали, что фотосинтезирующая способность хлорофилла заметно снижается в отсутствие иона калия в среде и возрастает по мере его увеличения. Хлор же отрицательно влияет на фотосинтезирующую способность хлорофилла. Таким образом, специфическое влияние калия и хлора носит глубоко метаболический характер и связано, по-видимому, с изменениями в ряде звеньев фотосинтетического процесса.

Заслуживают внимания новые данные о положительном влиянии бора, марганца, цинка, меди и молибдена на интенсивность фотосинтеза и на снижение дневной депрессии этого процесса, полученные М. Я. Школьниковым и В. С. Сааковым в 1964 г. в условиях полевого опыта с фасолью. Аналогичное влияние оказывают кобальт и алюминий. Авторы обнаружили, что в условиях засухи, сопровождающейся высокими температурами, все элементы, а особенно кобальт, цинк и марганец, способны удерживать интенсивность фотосинтеза на довольно высоком уровне. Результаты полевых исследований подтвердились в вегетационных опытах, проводимых также с фасолью в условиях водной культуры с внесением строго определенных доз микроэлементов. Особенно большое влияние на снижение дневной депрессии фотосинтеза оказывало внесение в среду бора и смеси бора с марганцем. В условиях искусственно созданной борной недостаточности в водной культуре интенсивность фотосинтеза фасоли резко снижалась.

Известно, что фотосинтез наряду со световыми реакциями, осуществляемыми при непосредственном участии хлорофилла, включает в себя чисто химические процессы, для хода которых наличие света не является обязательным. Это так называемые темновые реакции. На эту сторону вопроса фотосинтеза в свое время обратил внимание К. А. Тимирязев, который подметил, что увеличение интенсивности фотосинтеза не всегда идет прямопропорционально возрастанию интенсивности света. В работах В. Н. Любименко и Р. Вильштеттера (цит. по Бриллиант, 1949) было показано, что прямая связь отсутствует также между интенсивностью фотосинтеза и содержанием хлорофилла в листе. Оказалось, что количество ассимилированной листом CO_2 в 1 час в перерасчете на единицу содержащегося в нем хлорофилла тем выше, чем меньше содержание его в листе. Эта величина была названа В. Н. Любименко показателем продуктивности, а Р. Вильштеттером — ассимиляционным числом. Следует отметить, что одним из первых объектов по изучению этих вопросов была фасоль.

При исследовании динамики изменения ассимиляционного числа в процессе зеленения этиолированных листьев фасоли Р. Вильштеттер наблюдал, что содержание хлорофилла увеличивается значительно быстрее, чем интенсивность фотосинтеза (табл. 53).

Таблица 53

Изменения содержания хлорофилла и активности фотосинтеза при зеленении листьев фасоли (по Вильштеттеру)

Экспозиция этиолированных листьев на свету, час	Цвет листьев	Содержание хлорофилла, мг/10 г	Фотосинтез, мг CO ₂ /10 г в 1 час	Ассимиляционное число
6	желто-зеленый	0,7	91	133,0
28	светло-зеленый	8,0	192	24,0
96	зеленый	15,6	208	13,3

Из данных таблицы видно, что после 4-дневного пребывания листа на свету количество хлорофилла увеличилось в 22 раза, а фотосинтез усилился лишь в 2,2 раза. Ассимиляционное число в процессе зеленения этиолированных листьев фасоли на свету уменьшилось в 10 раз. Аналогичные результаты были получены в опытах Бриггса (цит. по Рубину, 1963): несмотря на то что содержание хлорофилла в листьях фасоли вьющейся было постоянным, при одинаковых других условиях опыта (температура, концентрация CO₂, освещение) интенсивность фотосинтеза листьев возрастала. Факты, полученные на бобовых растениях, послужили основой для дальнейшего изучения фотосинтеза как процесса, сочетающего в себе световые и темновые реакции.

В опытах Иорданова и Попова (1964) растения фасоли выращивались в водной культуре при освещении 5 тыс. лк. В листьях 5—6-дневного возраста проводили определение интенсивности фотосинтеза и соотношения фракций пигментов, извлекаемых петролейным эфиром, смесью ацетона с петролейным эфиром и смесью с ацетонэтаном. Оказалось, что интенсивность фотосинтеза ювенильных листьев достигает максимума через неделю после их появления, а затем снижается. Содержание хлорофилла в ювенильных листьях достигает максимума на 10—15-й день, после чего быстро снижается. При этом, указывают авторы, до 10-дневного возраста листьев повышение количества хлорофилла сопровождается снижением его продуктивности, т. е. уменьшением ассимиляционного числа. В последующий период в изменениях интенсивности фотосинтеза и хлорофилла наблюдается четкая корреляция. Однако такая закономерность наблюдалась лишь

только в том случае, когда с фотосинтезом сопоставлялся хлорофилл, извлекаемый смесью ацетона с петролейным эфиром. Исходя из этого, авторы считают, что эта фракция хлорофилла играет самую существенную роль в определении интенсивности фотосинтеза. Максимум интенсивности фотосинтеза листьев фасоли в онтогенезе приходится на период генеративного развития растений.

Практическое значение изучения интенсивности фотосинтеза растений связано с необходимостью повышения его продуктивности и увеличения урожая сельскохозяйственных растений. Поэтому одной из важнейших задач растениеводства является разработка научных основ такой системы возделывания растений в культуре, которая позволяла бы рационально использовать все потенциальные возможности фотосинтетического аппарата зеленых растений.

Исследования показали, что зависимость между фотосинтезом и урожаем сельскохозяйственных растений более сложная, чем просто прямая связь. В настоящее время при исследовании этой связи принимаются во внимание такие важные факторы и условия фотосинтетической деятельности растений, как размеры ассимиляционной поверхности (площадь листьев), интенсивность и продолжительность работы фотосинтетического аппарата, отток пластических веществ из листьев в репродуктивные органы или органы запаса, отношение между процессами новообразования и расходом органических веществ и т. д. Значение этих факторов наиболее полно показано в работах А. А. Ничипоровича (1955); А. А. Ничипоровича, Л. Е. Строгановой, С. Н. Чморы, М. П. Власовой (1961) и др. Хозяйственный урожай, в получении которого заинтересован человек, является лишь частью биологического урожая (веса общей сухой биомассы), создаваемого в процессе фотосинтетической деятельности растений.

Особенно важное значение имеет изучение продуктивности фотосинтеза на единицу посевной площади той или иной сельскохозяйственной культуры. По бобовым культурам такого рода данные имеются главным образом по люпину. По исследованиям В. З. Шарапо (1964), продуктивность фотосинтеза у разных видов и сортов люпина неодинакова. Она наиболее высокая у люпина желтого. Так, в среднем за 3 года продуктивность фотосинтеза у него составляла 5,5—9,3, у люпина узколистного — 5,1—7,3, а у люпина белого — 6,4 г/м²/сутки. Наиболее высокая продуктивность фотосинтеза была у таких сортов желтого люпина, как Боровлянский, Гарденяй и Популярный, и у сортов узколистного люпина Белорусский 155, Мужин и Борре. Наблюдались также большие колебания в пределах одного сорта в зависимости от метеорологических условий года.

Продуктивность фотосинтеза у белого люпина, по данным Г. Г. Гатаулиной и Л. Г. Бережной (1966), колебалась в зависимости от сорта от 4,14 до 5,41 (Тамбовская область). Чистая продуктивность фотосинтеза в процессе онтогенеза изменялась неодинаково: в период цветения она снижалась, а в фазу блестящих бобов (на главном стебле) повышалась, затем у ранних сортов наблюдалось снижение чистой продуктивности фотосинтеза в связи со старением растений, а у позднеспелых сортов, особенно во влажные годы, этот показатель не уменьшался до сентября. Позднеспелые сорта по величине чистой продуктивности фотосинтеза в среднем за период накопления биомассы превосходили раннеспелые.

О размерах и времени работы ассимиляционного аппарата можно судить по величине фотосинтетического потенциала (табл. 54): у позднеспелых сортов он значительно выше, чем

Таблица 54

Основные показатели фотосинтетической деятельности разных сортов белого люпина (в среднем за 2 года, с 2/VI по 21/VII)

(по Гатаулиной и Бережной, 1966)

Сорт	Максимальная площадь листьев, тыс. м ² /га	Фотосинтетич. потенциал, тыс. м ² /га	Продуктивность фотосинтеза, кг/га	Суточный прирост сухого вещества, кг/га	Максимальный урожай зеленой массы за вегетацию, ц/га
Белый 6	45,8	2204	5,41	113	582
2244	49,5	2466	5,08	96	496
Носовский 3	60,8	2788	4,94	106	641
2242	46,5	2199	5,25	117	545
Киевский скороспелый	43,8	2042	4,28	79	477
2243	43,6	2050	4,87	128	645
Белый 7	38,4	1921	4,14	89	413
2241	42,0	1902	4,52	70	356

у раннеспелых. Так, фотосинтетический потенциал у позднеспелого сорта Носовский 3 составил 2788 тыс. м² на 1 га, а у скороспелого сорта Белый 7 — 1921 тыс. м² на 1 га. Поэтому поздние сорта имеют более высокие среднесуточные приросты сухого вещества и урожай зеленой массы. Высокий фотосинтетический потенциал у растений позднеспелых сортов свидетельствует о их возможности создавать высокий урожай зеленой массы и зерна.

Из исследований Г. Г. Гатаулиной и Л. Г. Бережной вытекает, что у белого люпина ранние сорта лучше используют созданное в процессе фотосинтеза органическое вещество на формирование хозяйственной части урожая — зерна.

Фотосинтетический потенциал изменяется в связи с метеорологическими условиями. Так, недостаток влаги (62% от

средней многолетней) во второй половине вегетации 1964 г. понизил фотосинтетический потенциал у позднеспелых сортов.

Одним из важных вопросов фотосинтетической продуктивности растений является изучение темпов нарастания листовой поверхности в онтогенезе в связи с различными условиями выращивания растений. Экспериментально установлено, что к числу посевов, обладающих оптимальной структурой, относятся посевы с быстронарастающей листовой поверхностью, достигающей примерно 40 тыс. м² на 1 га, и с более или менее длительным периодом активного ее состояния (Ничипорович, 1963). Другим существенным показателем структуры посевов в производственных условиях является довольно быстрая отдача пластических веществ листьями и отток их к репродуктивным органам или органам запаса, важным в хозяйственном отношении. По бобовым растениям такие данные имеются в работах ряда авторов (Гатаулина и Бережная, 1966; Майсурян, 1962; Журавлев, 1966; Фишер и Лацис, 1965; Корнилов и Костина, 1965; Беликов, 1955).

Г. Г. Гатаулина и Л. Г. Бережная приводят данные, характеризующие сортовые различия по величине и темпам нарастания площади листьев у люпина белого. В опытах авторов листовая поверхность побегов первого порядка у раннеспелых сортов достигала максимальной величины (35—45 тыс. м² на 1 га) к моменту цветения и сохранялась на таком уровне в течение 20—25 дней, а затем быстро уменьшалась в связи с пожелтением и опадением нижних листьев. У позднеспелых сортов, благодаря продолжительному ветвлению растений, площадь ассимиляционной поверхности была более развитой (40—50 тыс. м² на 1 га) и оставалась на таком уровне до сентября.

По данным Н. А. Майсуряна (1962), наибольшая ассимиляционная поверхность у узколистного люпина наблюдалась при гнездовом посеве (с 5 растениями в гнезде), затем в широкорядном, а наименьшая — при сплошном посеве. Эти данные показали, что имеется зависимость между ассимиляционной поверхностью и продуктивностью растений.

Б. А. Журавлев (1966) отмечает неодинаковое развитие ассимиляционной поверхности у люпина желтого в годы, разные по метеорологическим условиям. Так, в 1962 г. площадь листьев была гораздо больше, чем в 1963 г., вследствие повышенной влажности почвы в период от цветения до фазы блестящих бобов. Положительное влияние на формирование листовой поверхности оказывало внесение фосфорно-калийных удобрений, а также азота и молибдена.

Для образования и роста листьев имеет значение интенсивность освещения. У желтого кормового люпина, по данным А. В. Мироненко (1965), наибольшая площадь листа среднего яруса в фазу стеблевания была при 75%, а количе-

ство листьев — при полном солнечном освещении. По данным Н. А. Шарапова (1949), люпин отличается от других культурных растений самым высоким техническим коэффициентом использования солнечной энергии. Для люпина он равен 4,79, для овса — 2,74, пшеницы — 2,68, ржи — 2,42, картофеля — 2,38, клевера — 2,18, вики — 1,98.

Данные по изменению чистой продуктивности фотосинтеза кормовых бобов в зависимости от интенсивности освещения при разной густоте растений приводятся в работе Д. А. Фишер и И. А. Лацис (1965). Авторы указывают, что в загущенных посевах бобов (50 растений на 1 м²) чистая продуктивность фотосинтеза в фазу цветения была равна 4,94 г/м² в сутки, в то время как в разреженном посеве она составляла 6,69 г/м². Аналогичные результаты получены в опытах Г. Д. Губаря, О. Э. Крейцберг и С. Х. Кристалле (1965) по изучению продуктивности фотосинтеза бобов при разной густоте посева и при внесении разных доз минеральных удобрений (NPK и 2NPK). Установлено, что между фотосинтезом бобовых растений и минеральным питанием существует определенная зависимость. Эффективность использования минеральных веществ в значительной степени зависит от условий светового режима, роста и развития растений, а следовательно, от условий деятельности фотосинтетического аппарата. Растения, выращенные на более высоком уровне минерального питания, характеризуются большей листовой площадью и высокими показателями чистой продуктивности фотосинтеза.

Интересные данные по изучению оптимальных площадей листьев у гороха имеются в статье А. А. Корнилова и В. С. Костиной (1965). Исследования привели к заключению, что районированные сорта гороха (Уладовский 303 и Рамонский 77) способны в фазу цветения образовывать максимальную поверхность листьев до 70—100 тыс. м²/га, обеспечивающую в благоприятных условиях погоды урожай зерна до 40—44 ц/га, тогда как при площади листьев в 30—40 тыс. м²/га, которую принято считать оптимальной для зерновых хлебных злаков, средний урожай зерна не превышает 18—25 ц/га. Авторы обращают внимание на большое значение внесения фосфорно-калийных удобрений, применение которых может способствовать достижению высоких урожаев и при несколько меньшей поверхности листьев — 60—75 тыс. м²/га.

Однако возможный высокий урожай зерна, подготовленный сформированной листовой поверхностью, при неблагоприятных условиях погоды может полностью не реализоваться. Чаще всего это обуславливается недостаточным числом зерен в плодах и пониженным весом 1000 семян.

И. Ф. Беликов (1955), изучая с помощью изотопного мето-

да направленность ассимилятов в растениях сои, пришел к выводу, что в загущенных посевах (15×15 см) сои уже в ранний период вегетации происходит смыкание верхних листьев в междурядьях, в результате чего нижние побеги и листья в силу затенения быстро отмирают, и образуются одностебельные растения с плодами только в верхних узлах побегов. В нормальных условиях освещения у сои (сорт Приморская 529) основная масса листьев у продуктивных побегов размещается в нижней части главного стебля. В узлах нижней части стебля бывает сосредоточено и до 85% всех плодов. Так, в условиях разреженного посева (60×15 см) полное смыкание листьев в междурядьях происходит значительно позднее, в тот период, когда развитие главного и боковых побегов достигнет максимального значения. Поэтому растения длительное время, кроме прямого света, получают боковое освещение, и листья нижних ярусов сохраняются до конца вегетации. Растения в этих условиях имеют по 7—10 боковых побегов, на которых образуется до 75% бобов.

Таким образом, изучение продуктивности фотосинтеза растений помимо чисто теоретического интереса имеет большое практическое значение для разработки и научного обоснования основных агроприемов возделывания растений и в первую очередь способов регулирования светового режима в производственных условиях.

Передвижение и распределение продуктов фотосинтеза зернобобовых растений

Вопрос о передвижении в растениях органических веществ, возникающих в процессе фотосинтеза, а также и о распределении и перераспределении их в органах и тканях в онтогенезе бобовых растений до недавнего времени был очень мало изучен. Такого рода исследования стали возможными лишь после широкого внедрения в физиологию растений метода меченых атомов.

В этом отношении представляют интерес исследования И. Ф. Беликова (1954—1964), проведенные на растениях сои. Автор установил, что направление движения продуктов ассимиляции CO_2 и их распределение между отдельными органами растения не остается постоянным и зависит от фазы развития. Стало известно, что ассимиляты передвигаются от листа к стеблю как вниз, так и вверх. Причем у сои вниз их направляется обычно больше, чем вверх. В органы, закончившие рост к моменту введения меченой углекислоты, передвижения меченых продуктов ассимиляции не происходит. То же самое относится к листьям, закончившим свое формирование и рост: перемещение C^{14} из одного вполне развитого листа в другой такой же лист не наблюдается. Опыты автора

по изучению перераспределения меченых ассимилятов в пределах пластинки листа сои показали, что они не перераспределяются даже при продолжительном голодании (при затенении) соседних участков листа: отток ассимилятов из освещенных частей листа проходил обычным образом — по проводящим путям листа к черешку, а далее по проводящей системе стебля.

С началом формирования плодов и семян направление оттока пластических веществ из листьев носит иной характер. К этому времени поступление веществ из листа к конусам нарастания побегов и в молодые листья почти полностью прекращается и ассимиляты локализуются главным образом в плодах, образующихся в его пазухе. Таким образом, с появлением плодов в пазухах листьев использование ассимилятов начинает носить локальный характер. В то же время от листьев более верхних узлов растений, в пазухах которых бобы еще не успели образоваться, часть продуктов фотосинтеза направляется так же, как и в период вегетативного роста, к конусам нарастания побегов и в молодые листья. Другая же часть ассимилятов этих листьев может использоваться плодами, образовавшимися в нижних ярусах растения.

Специальные опыты с удалением бобов из пазухи листа тотчас после введения в него $C^{14}O_2$ показали, что при отсутствии бобов продукты фотосинтеза направляются вниз и вверх по стеблю и поглощаются бобами других ярусов заложения. При этом основной поток пластических веществ направляется в нижнюю часть растения.

Полученные автором данные по движению и распределению ассимилятов в онтогенезе бобового растения, в частности локальное использование веществ листьев в период плодоношения, позволяют объяснить часто встречающееся у бобовых растений опадение листьев и особенно плодов. И. Ф. Беликов указывает, что преждевременное опадение листьев, а в связи с этим и бобов сои происходит в сильно загущенных посевах при отсутствии бокового освещения. Голодающие из-за недостатка света листья не получают пластических веществ из других листьев и быстро отмирают. Образовавшиеся бобы в узлах, где листья опали, вскоре также опадают, так как снабжения ассимилятами прекращается. Эти закономерности, по-видимому, присущи и другим бобовым растениям, хотя у каждого вида в распределении пластических веществ имеются специфические особенности.

Имеются некоторые данные по скорости передвижения ассимилятов в растениях сои и их химическому составу (Claus, Mortimer, Gorham, 1964). С помощью метода меченых атомов установлено, что за сутки оттекает лишь 30% от общей суммы ассимилятов, большая же часть их остается еще в листе. В течение первых шести часов отток идет со ско-

ростью 4—5% (от суммы ассимилятов в час), после чего резко падает, особенно в ночные часы. Авторы указывают, что вначале большая часть веществ представлена спирторастворимой фракцией, а через 2 час в них начинает преобладать нерастворимая в спирте фракция. Градиент содержания C^{14} в стебле уменьшается от узла подкормленного листа к основанию, что, по мнению авторов, объясняется использованием ассимилятов тканями стебля во время нисходящего тока. В стебле первыми обнаруживались серин и глицин, затем в течение 2 час довольно много появлялось сахарозы; после этого обнаруживались аспарагин, яблочная, аспарагиновая и глутаминовая кислоты, аланин и гексозы.

И. Ф. Беликов и Н. И. Четверикова (1964) изучали включение радиоактивного углерода (C^{14}) в различные группы веществ листьев разных ярусов в онтогенезе сои. Опыты проводились в течение часа в фазу вегетации (9—10 листьев), в фазу цветения и налива зерна. Определение радиоактивности бензиновой фракции показало, что в фазу вегетации C^{14} наиболее активно включается в листья верхнего яруса, в фазу цветения — в листья среднего яруса, в фазу налива зерна — в листья всех ярусов при некотором преимуществе верхних листьев.

Вещества фракции простых сахаров (глюкоза, фруктоза, сахароза) в период формирования и роста вегетативных органов более активно образуются в листьях нижнего яруса, в фазе цветения — в листьях всех ярусов. В период налива зерна образование меченых сахаров понижалось, преобладало их расходование. На всех этапах онтогенеза радиоактивный углерод активно включался во фракции сложных сахаров.

Интенсивность образования меченых аминокислот в листьях по ярусам в период вегетативного роста увеличивалась снизу вверх, а в фазу цветения наоборот. В период налива зерна максимум меченых аминокислот приходился на верхние листья. Аналогичный характер включения C^{14} был во фракции органических кислот.

Включение C^{14} в белки носило следующий характер: в период формирования и роста вегетативных органов оно больше в нижних листьях, в фазе цветения включение меченого углерода равномерно, а в фазу налива зерна максимум приходился на средние и верхние листья. Образование меченых молекул клетчатки наиболее интенсивно проходило у молодых листьев в период формирования и роста вегетативных органов.

Отток и распределение ассимилятов по органам растения описаны также для гороха (Pate, 1966). Ассимиляты более старых листьев направляются преимущественно в корни, в то время как из листьев средней и верхней частей стебля они

передвигаются к верхушечной меристеме побега. Около 90% всех ассимилированных веществ, притекающих из молодых листьев в апикальную часть побега, составляют сахара. Из более старых листьев в апикальную часть побега поступают меченые аминокислоты, синтез которых связан с метаболизмом корня (аспарагиновая кислота, аспарагин, глутаминовая кислота, пролин, лизин). Из молодых листьев поступают изолейцин, лейцин, тирозин и гистидин.

Суточная динамика накопления и передвижения сахаров, органических кислот и аминокислот изучалась у фасоли сорта Сакса (Fabian-Galan, 1965). Автор отмечает, что в ночные часы, так же как и у сои, передвижение веществ идет значительно слабее, но равномернее, чем в дневные, когда его характер находится в тесной зависимости от хода фотосинтеза. В утренние часы наиболее быстро идет отток органических кислот и значительно меньше сахаров, в полдень, наоборот, преобладает отток сахаров. Во второй половине дня передвижение веществ значительно усиливается, причем аминокислоты, сахара и органические кислоты передвигаются в разных соотношениях.

На передвижение ассимилятов в растениях большое влияние оказывает температура. В опытах Thromer, Stella (1965) меченый углерод, ассимилированный при низкой температуре (2—3°), сосредотачивался в месте его поглощения листом, если температура в дальнейшем не повышалась. В тех же вариантах, когда после охлаждения листа температура повышалась до 20°, через 5—20 мин устанавливался нормальный отток веществ.

ДЫХАНИЕ

Интенсивность дыхания зернобобовых растений

Совокупность сопряженных окислительно-восстановительных процессов, в ходе которых преобразуется химическая природа органических соединений и используется содержащаяся в них энергия, называется дыханием (Рубин, Ладыгина, 1966). Значение дыхания не только в том, что оно является источником энергии для синтетических процессов, но и в создании промежуточных соединений, которые активно включаются в общий обмен веществ растительной клетки.

Установлено, что окислительно-восстановительные превращения, лежащие в основе процессов дыхания растений и освобождения энергии, сосредоточены главным образом в митохондриях клетки. Кроме того, они связаны с ядрами клетки, хлоропластами и другими органоидами. В последнее время выяснено, что окислительные ферменты находятся на поверхности митохондрий, а ферменты, контролирующие про-

цессы сопряжения окисления с фосфорилированием, связаны с внутренней структурой их. Следовательно, сложное строение митохондрий в растительной клетке находится в тесной связи с их биохимическими функциями.

В настоящее время подчеркивается тесная связь процессов дыхания и фотосинтеза в растительной клетке (Рубин, 1967). Об этом свидетельствует тождественность многих промежуточных соединений и ферментных систем дыхания и фотосинтеза, взаимное включение соединений в дыхательной и фотосинтетический циклы и др. Установлено, что в структуре митохондрий много общих черт со строением хлоропластов.

Процесс дыхания у растений, как и у животных, сопряжен, с одной стороны, с поглощением кислорода, а с другой — с выделением углекислого газа, поэтому о скорости дыхания судят по количеству поглощенного O_2 и выделенного CO_2 . Для характеристики процесса дыхания используют также отношение объема выделившегося углекислого газа к объему поглощенного за то же время кислорода, называемое дыхательным коэффициентом (ДК). Величина дыхательного коэффициента зависит от целого ряда причин и, в частности, от степени восстановленности или окисленности дыхательных субстратов. Пониженные величины дыхательного коэффициента, как правило, свидетельствуют о дыхании за счет более восстановленных субстратов (жиры, белки), а высокие значения — за счет менее восстановленных соединений (углеводы, органические кислоты и др.).

Однако перечисленные показатели не отражают всей сложности процесса дыхания, поэтому они характеризуют дыхание лишь относительно, показывая скорость процессов обмена веществ.

Литературные данные по дыханию зернобобовых растений сравнительно невелики и разноречивы. Отмечается, что интенсивность дыхания у бобовых растений ниже, чем у злаков. Так, у люпина белого интенсивность дыхания при $12^\circ C$ по поглощению O_2 (*мл на 1 кг сырого веса в 1 час*) равна 73,7, у бобов Русских — 96,6, а у пшеницы — 291 (Рубин, 1963).

Интенсивность поглощения кислорода и выделения углекислого газа неодинакова как у разных видов зернобобовых растений, так и у отдельных форм и сортов одного и того же вида. Сравнительные исследования интенсивности дыхания разных видов зернобобовых культур (горох, бобы, нут, соя) показали, что горох характеризуется наибольшей, а соя наименьшей интенсивностью поглощения кислорода. Определение интенсивности дыхания манометрическим методом в аппарате Варбурга при температуре 25° показало, что поглощение O_2 органами растений в зависимости от разных свето-

**Изменения дыхательного газообмена в органах бобовых растений
(в *мкл* на 1 г сырого веса за 1 час) при выращивании растений
на различном режиме освещения**

(по Ржановой, Ахундовой, Хилькевичу, 1967)

Органы растения	24-часовое освещение				12-часовое освещение			
	синий свет		красный свет		синий свет		красный свет	
	погло- щение O ₂	выде- ление CO ₂	погло- щение O ₂	выде- ление CO ₂	погло- щение O ₂	выде- ление CO ₂	погло- щение O ₂	выде- ление CO ₂
Горох Уладовский 303								
Листья	576,6	556,7	310,4	351,5	454,9	450,2	287,9	293,3
Корни	231,6	235,9	198,7	194,4	276,2	266,9	262,9	228,8
Семядоли	304,4	252,3	186,3	196,3	330,8	276,9	192,6	179,3
Горох Белладонна								
Листья	1462,9	—	933,6	—	973,2	—	626,9	—
Корни	335,5	—	190,9	—	259,9	—	212,3	—
Семядоли	275,3	—	156,7	—	245,6	—	182,6	—
Горох Спартанец								
Листья	529,2	493,9	407,5	394,4	409,2	361,9	248,3	218,9
Бобы Белорусские								
Листья	219,3	—	214,9	—	208,4	—	149,6	—
Корни	260,1	—	146,5	—	163,8	—	140,5	—
Семядоли	194,2	—	160,4	—	96,6	—	112,4	—
Нут Азербайджанский								
Листья	1222,5	1057,0	1088,2	918,4	1087,2	881,8	965,7	856,5
Корни	398,6	383,2	602,5	—	516,6	498,6	540,6	488,5
Семядоли	418,2	295,2	289,2	235,8	415,9	350,5	372,1	261,5
Соя Северная 2								
Листья	159,1	—	98,9	—	112,6	—	92,0	—
Семядоли	131,5	—	191,2	—	101,7	—	112,4	—

вых условий выращивания растений колеблется в пределах: у гороха 156,7—1462,9; у нута — 289,2—1222,5; у бобов — 96,6—260,1; у сои 92,0 — 191,2 *мкл* O₂ на 1 г сырого веса за 1 час (Ржанова, Ахундова, Хилькевич, 1967).

Весьма значительно колебание интенсивности дыхания и у представителей различных сортов в пределах вида. Среди исследованных сортов гороха, по нашим данным, наибольшим поглощением кислорода характеризовался сорт Белладонна, относящийся к овощной группе, особенно листья.

Об интенсивности дыхания отдельных органов зернобобовых растений, выращенных в разных условиях светового ре-

жима, можно судить по данным табл. 55. Как правило, листья по сравнению с корнями и с семядолями отличаются большей интенсивностью дыхания. При этом интенсивность газообмена в различных органах растений изменяется в зависимости от условий выращивания растений — фотопериода и спектрального состава света.

Дыхание листьев у всех исследованных видов и сортов зернобобовых культур независимо от спектрального состава света (красный, синий свет) наиболее интенсивно проходит в условиях длинного дня. Что же касается семядолей, то реакция их на длину дня по интенсивности дыхания различна: у видов с ассимилирующими семядолями (соя) она сходна с листьями, а у видов с наличием подземных семядолей реакция у разных видов и сортов неодинакова. Поглощение кислорода семядолями бобов происходит более интенсивно в условиях длинного дня, а у гороха и нута такая четкая картина отсутствует.

Интенсивность дыхания корней бобов, как при выращивании на синем, так и на красном свете, больше на длинном дне, а у гороха и нута фотопериодическая реакция растений по дыханию зависит от особенностей сорта и спектрального состава света. У сорта гороха Уладовский 303 интенсивность дыхания корней больше в условиях короткого дня, а у Беладонна она изменяется в зависимости от спектрального состава света: на синем свете больше на длинном фотопериоде, а на красном — на коротком.

При разном спектральном составе света интенсивность дыхания органов растений почти у всех видов одинакова: независимо от продолжительности освещения интенсивность дыхания больше при выращивании растений на синем свете, что соответствует данным, полученным в опытах с другими культурами. Из литературных источников известно, что на дыхании наиболее эффективное действие оказывает коротковолновая часть спектра, в особенности ультрафиолетовые лучи (Воскресенская, Гришина, 1960, 1961; Рубин, Арциховская, Озерцовская, 1967).

Имеются данные И. И. Гунара и А. Е. Петрова-Спиридонова (1962) по изучению изменений интенсивности дыхания в онтогенезе сои в связи с превращением органических кислот. Авторами показано, что интенсивность дыхания растений сои, выращенной в условиях короткого оптимального для этой культуры фотопериода, изменяется в зависимости от фазы развития растений. В начале прорастания семян сои интенсивность дыхания (выраженная поглощением O_2 на 1 г свежих листьев за 1 час) постепенно увеличивается; на 9-й день, к моменту появления первого настоящего листа, она падает и снова повышается к периоду, предшествующему бутонизации. Однако перед самым началом бутонизации наблюдается рез-

кое снижение как интенсивности дыхания, так и дыхательного коэффициента. Таким образом, в динамике дыхания сои наблюдается два минимума: в фазу появления первого настоящего листа и перед началом появления бутонов. Снижение интенсивности дыхания в первый период авторы объясняют переходом проростков сои к автотрофному питанию, в связи с чем изменяется общее направление обмена веществ. Именно в этот период отмечается усиление активности дегидраз в зеленом листе и почти полное их исчезновение в семядолях (Oota, Yakito, 1953).

Изменение интенсивности дыхания верхушечных почек побегов растений гороха, бобов и нута в связи с дифференциацией конусов нарастания показано в табл. 56.

Поглощение кислорода, рассчитанное в *мкл* на 1 г сырого веса и на 1 конус нарастания, значительно снижается по мере дифференциации конуса нарастания и формирования органов цветка — от II—IV к V этапу органогенеза. Такая закономерность была свойственна всем исследованным культурам. Аналогичные данные получены и по интенсивности дыхания корневых меристем.

Результаты этих опытов вполне согласуются с данными И. И. Гунара и А. Е. Петрова-Спиридонова. Авторы также наблюдали снижение интенсивности дыхания в период перед началом бутонизации сои, когда происходит дифференциация органов цветка.

В литературе имеются данные по интенсивности дыхания в процессе прорастания и созревания семян зернобобовых культур. Наименьшей интенсивностью дыхания отличаются воздушно-сухие семена. Например, семена гороха имеют очень слабую интенсивность дыхания, равную $0,00012 \text{ мм}^3 \text{ CO}_2$ в 1 час на 1 мг сухого веса (Джеймс, 1956). Установлено, что интенсивность дыхания зрелых семян бобовых растений находится в тесной связи с их крупностью и местом репродукции, а именно, мелкие семена дышат более интенсивно. Семена северных мест репродукции, по сравнению с южными, также отличаются повышенной интенсивностью дыхания (Феофанова, 1962; Адамова, 1964).

С началом прорастания семян интенсивность дыхания их по сравнению с сухими семенами увеличивается. Так, поглощение O_2 семенами гороха в течение первых 10—12 час начала прорастания значительно возрастает, достигает определенного уровня, который сохраняется на протяжении последующих 24 час, после чего снова наступает подъем дыхания. Близкие результаты были получены в опытах Хилькевича (1967) с тремя сортами гороха. Им было показано, что отдельные части зародыша дышат неодинаково: на первом месте по интенсивности дыхания находится почечка семени, на втором — корешок и на третьем — семядоли.

Изменение интенсивности дыхания меристем побега
(по Ржановой, Ахундовой, 1967)

Фаза развития	Этап органогенеза	Верхушечная меристема		Корневая меристема	
		поглощение O ₂ , мкл/час		поглощение O ₂ , мкл/час	
		на 1 г сырого веса	на 1 конус нарастания	на 1 г сырого веса	на 1 кончик корня 0,5 мм длины
Горох Ранний 301					
3 листа	н*.IV	4666,0	2,283	712,5	1,938
4 листа	к**.IV	1123,6	0,325	300,2	0,411
5—7 листьев	V ₂	—	—	56,6	0,050
Бобы Белорусские					
1—2 листа	IV	4595,9	2,010	500,5	3,769
3 листа	V ₁	995,1	1,184	437,0	1,230
Нут Азербайджанский					
2—3 листа	н.П.	4088,8	1,897	514,5	1,354
То же	к.П.	1775,5	0,700	—	—
3—5 листьев	V ₂	1577,9	0,622	32,3	0,950

* н. — начало.

** к. — конец.

По данным А. Н. Пантелеева (1955), интенсивность дыхания у прорастающих семян люпина белого при температуре 23—25°С за 1-е сутки была равна 143,2—153,3 мг СО₂ за сутки. В дальнейшем происходило быстрое нарастание интенсивности, достигшее максимума на 4—5-е сутки. За это время интенсивность дыхания по сравнению с началом прорастания увеличивается в 3—3,5 раза.

У сои наибольшая интенсивность дыхания прорастающих семян отмечается на 6-й день после начала прорастания, после чего, к 9—10-му дню, она, как и у других культур, снижается (Гунар, Петров-Спиридонов, 1962).

Сведения по интенсивности дыхания семян бобовых в процессе их созревания можно найти в работах А. Л. Курсанова (1934), Х. С. Маскес и Р. Н. Робертсона (1951), Г. Гжесюк, С. Межвинской и Э. Суйка (1962), Н.*П. Козьминой и А. Т. Наумовой (1963), Г. А. Дмитриевой (1968) и др. Установлено, что интенсивность дыхания семян в процессе их созревания в начальный период быстро возрастает и достигает максимальной величины, например у бобов, к 30-му дню после цветения. В дальнейшем она закономерно снижается, особенно к концу созревания плодов и семян.

В таблице 57 представлены данные по динамике интенсивности дыхания у гороха в связи с прохождением отдельных этапов органогенеза.

Сравнивая интенсивность дыхания отдельных органов растения, можно видеть, что ткани завязи цветка в период бутонизации (VIII этап органогенеза) дышат значительно интенсивнее листа. По мнению автора, это связано с тем, что лист на VIII этапе органогенеза у этого сорта гороха еще полностью не развит и находится в сложном состоянии. После

Таблица 57

Интенсивность дыхания листа, околоплодника, семени и его частей на различных этапах органогенеза у гороха сорта Крупноплодный 20 (в мг O₂ на 1 г сырого веса за 1 час)

(по Дмитриевой, 1967)

Органы растения	Этапы органогенеза							
	VIII	н.Х	Х	н.ХI	ХI	к.ХI	ХII	к. ХII
	число дней от фазы бутонизации							
	—	1	2	5	12	16	23	32
Лист	0,516	2,310	1,446	0,940	0,850	0,759	—	—
Завязь	1,586	—	—	—	—	—	—	—
Околоплодник	—	1,437	1,177	0,519	0,412	0,414	0,337	—
Семя	—	—	—	1,160	0,602	0,363	0,186	0,069
Семенная кожура	—	—	—	—	0,979	0,551	0,476	0,000
Зародыш	—	—	—	—	0,597	0,690	0,642	0,043

оплодотворения цветка ткани створок бобов по сравнению с листом дышат менее интенсивно. Интенсивность дыхания створок плодов на протяжении их формирования, выраженная в процентах к интенсивности дыхания листа, колеблется в пределах 48—80%.

Интенсивность дыхания околоплодника гороха, так же как и у других бобовых растений, по мере созревания заметно снижается. То же самое относится и к семенам. Обращает внимание большая интенсивность дыхания семенной кожуры, которая значительно больше интенсивности дыхания целого семени (от 152 до 255%). Высокие абсолютные и относительные величины интенсивности дыхания семенной кожуры, по мнению автора, могут быть объяснены реакцией кожуры на ранение при отделении ее от семядолей, особенно на ранних этапах формирования семян, когда ткани семядолей и кожуры бывают тесно сращены между собой. Кроме того, при отделении кожуры семени значительно возрастает площадь соприкосновения с кислородом. Известно, что механическое повреждение тканей растений в результате раневой реакции и изменений в окислительной системе, связанных с необычным

для тканей усилением притока O_2 , приводит к значительному повышению интенсивности дыхания (Сабинин, 1955; Рубин, Арциховская и Озерецковская, 1967).

Интенсивность дыхания зародыша наиболее высокая в период налива семян (на XI этапе органогенеза). К этому времени зародыш бывает полностью сформирован и достигает максимальной величины. К моменту созревания семян бобов интенсивность дыхания у них резко снижается (Козьмина, Наумова, Серебрякова, 1963).

Как уже указывалось выше, процесс дыхания характеризуется также дыхательным коэффициентом. По данным Джеймса (1956), горох и бобы имеют ДК, близкий к 1. Например, ДК этиолированных междоузлий стебля гороха равен 0,98—1,07. Т. Ф. Корецкая и В. Н. Жолкевич (1964) приводят данные по величине ДК листьев *Vicia faba* L., который колеблется при разных условиях завядания в пределах от 0,62 до 1,05.

Дыхательный коэффициент — очень подвижный показатель, он зависит от целого ряда эндогенных и экзогенных факторов. Установлено, что на самых ранних стадиях прорастания семян ДК гороха зависит от условий проращивания, в частности от времени намачивания семян. Годлевский нашел, что после 48-часового намачивания семян ДК в первые 24 час пребывания на воздухе был равен 1,981, а на вторые сутки — 1,296. При более коротких сроках намачивания значение ДК доходило даже до 7,5 (цит. по Джеймсу). Зависимость ДК от времени намачивания семян гороха приводит Смит (1935): при намачивании семян гороха 4, 8 и 24 час дыхательный коэффициент соответственно был равен 6, 1,8 и 1,0.

Данные по величине ДК прорастающих семян гороха приводятся в работе Н. С. Турковой (1963), они свидетельствуют о сравнительно высоком значении ДК, равном 2,2—3,2.

У люпина белого при прорастании семян в первые двое суток дыхательный коэффициент выше 1. Начиная с трех суток и до конца опыта он находится на уровне 0,7—0,86 (Пантелеев, 1955). Есть указания, что в процессе дыхания проростков, наряду с углеводами и жирами, по-видимому, принимают участие и другие энергетические вещества. Судя по составу семян, у люпина таким источником могут быть белки.

Сведения о величине дыхательного коэффициента созревающих семян имеются по кормовым бобам, у которых при влажности семян от 58 до 18% он приближается к единице. Это дает возможность судить о том, что в процессе дыхания созревающих семян бобов расходуются главным образом углеводы (Козьмина, Наумова, Серебрякова, 1963). В табл. 58 приводятся данные по потере сухого вещества в процесс дыхания семян бобов.

Из таблицы видно, что у семян бобов с высокой влажностью величина потерь сухого вещества в процессе дыхания достигает сравнительно большой величины (до 3%). Высокими затратами сухого вещества на дыхание характеризуются и семена к моменту уборки.

Таблица 58

Дыхание и потери сухого вещества семенами кормовых бобов разной спелости
(по Козьминой, Наумовой, Серебряковой, 1963)

Дни от начала цветения	Влажность семян, %	Энергия дыхания, мг CO ₂ на 100 г сухого вещества за сутки	Потери сухого вещества за сутки, %
53	68,00	4116,8	2,810
60	59,96	3871,2	2,642
66	57,88	2044,8	1,395
80	54,42	-1263,2	0,862
95	40,00	285,4	0,195
102	32,00	198,4	0,135

Интенсивность дыхания и дыхательный коэффициент бобовых растений изменяются в зависимости от условий выращивания растений. Известно, что дыхание растений не остается постоянным при разной температуре. Характер зависимости дыхания от температуры принято выражать коэффициентом Q_{10} , который характеризует увеличение интенсивности при возрастании температуры на каждые 10°. Об изменении температурного коэффициента (Q_{10}) дыхания семян гороха можно судить по данным табл. 59.

Таблица 59

Температурные коэффициенты дыхания от 0 до 55°
(по Джеймсу, 1951)

Объект	Температурный интервал, °C										Автор
	0-10	5-15	10-20	15-20	20-30	25-35	30-40	35-40	40-50	45-55	
Горох . . .	3,0	2,8	2,4	2,3	1,8	1,6	1,4	1,1	1,0	0,5	Кьюпер, 1910 Фернандер, 1923 он же
» . . .	3,3	—	2,5	—	1,7	1,3	1,2	1,2	0,6	—	
Пшеница . .	2,6	2,4	2,3	1,9	1,8	1,3	1,1	1,0	0,8	—	

Как видно из таблицы, значения температурных коэффициентов у семян гороха очень близки к таковым у пшеницы. В пределах от 0 до 10° Q_{10} у гороха равно в среднем 3, а у пшеницы 2,6. При температурах выше 20° заметно выявляется депрессия дыхания и значение Q_{10} снижается.

В таблице 60 представлены данные по изменению энергии активации (E)¹, которая является также критерием выражения температурной зависимости процесса дыхания растений. Эти данные показывают, что у гороха значения Q_{10} и E в пределах от 0 до 25—30° изменяются, как и у других растений, по типу экспоненциальной кривой.

Таблица 60
Дыхание гороха при 0—30°
(по Джеймсу, 1951)

Температурный интервал, °С	Данные Кьюпера		Данные Фернандера	
	Q_{10}	E	Q_{10}	E
0—10	3,0	16800	3,3	18500
5—15	2,8	16350	—	—
10—20	2,4	14600	2,5	14100
15—25	2,3	14300	—	—
20—30	—	—	1,7	9400

При температуре 40° и выше у гороха наблюдается быстрое и непрерывное уменьшение выделения CO_2 и одновременно значительное увеличение значения Q_{10} (табл. 61).

Аналогичные данные имеются по люпину. Таким образом, для гороха и люпина верхняя граница температуры, при которой возможно дыхание, лежит в пределах 40—50°. Н. П. Козьмина и А. Т. Наумова (1963) также приходят к выводу, что интенсивность дыхания семян бобов повышается в интервале температур от 3 до 50°. Критической температурой, при которой интенсивность дыхания семян бобов резко возрастает, является 20°, а при температуре ниже 10° семена обнаруживают довольно слабое дыхание.

Дыхательный коэффициент изменяется в зависимости от степени снабжения кислородом. Так, при кислородном дефиците дыхательный коэффициент в клетках зон растяжения и деления корней люпина возрастает с 3,5 до 5,5 (Обручева, 1958).

¹ Энергия активации E — наименьшая энергия, которой должны обладать частицы химически реагирующих веществ для того, чтобы реакция могла произойти.

Большое влияние на дыхание оказывают условия минерального питания. При этом минеральные элементы влияют на дыхание различными путями, закономерности этой взаимосвязи сложны и полностью еще не ясны. В этом отношении представляют интерес исследования группы болгарских ученых по изучению влияния различных источников азота на интенсивность дыхания и некоторые окислительные ферменты растений гороха (Ваклинова, Томова, Сеченска, Глухова, 1966). Авторы изучали влияние нитратов, нитритов и гидроксилламина на активность каталазы, пероксидазы и полифенолоксидазы, а также на содержание растворимых углеводов в корнях 10—15-дневных растений гороха. Питание растений за счет нитритного азота приводило к снижению интенсивности дыхания корней и уменьшению количества растворимых сахаров. Одновременно этот источник азота повышал активность ферментов. Аммиачный азот значительно повышал интенсивность дыхания. Растения в этом варианте содержали меньше сахаров, чем в контроле, но больше по сравнению с другими вариантами. Активность каталазы и полифенолоксидазы уступала активности тех же ферментов корней растений, выращиваемых на нитратном источнике азота, а активность пероксидазы значительно превосходила ее. Питание растений гороха за счет азота гидроксилламина приводило к сильному снижению интенсивности дыхания корней и содержания в них сахаров. В этом варианте полностью затормаживалась активность каталазы, понижалась активность полифенолоксидазы и, наоборот, значительно повышалась активность пероксидазы.

Большое значение для процесса дыхания бобовых растений имеет калий. В отношении влияния калия на дыхание растений единого мнения в литературе нет. Одни исследователи указывают на увеличение интенсивности дыхания в условиях недостатка калия, другие — на снижение ее. Г. В. Удовенко и Г. А. Урбанович (1964) проводили исследования по влиянию калия и хлора на интенсивность дыхания зернобобовых растений. Было установлено, что в отсутствие калия в питательной смеси интенсивность дыхания прорастающих семян, листьев и корней растений фасоли, бобов и гороха резко снижается. Наличие как калия, так и хлора в среде заметно усиливало интенсивность дыхания. Однако эффективность дыхания в этих случаях различна. Калий стимулирует синтетические процессы, требующие затрат энергии, поэтому факт усиления интенсивности дыхания является положительным для растения. Усиление интенсивности дыхания под влиянием ионов хлора, сопровождающееся окислением и расходом органических веществ, не является благоприятным для синтеза, а поэтому дыхание является мало эффективным.

Г. Ж. Валиханова, О. А. Гречухина и А. И. Лебедева (1966) изучали влияние ионов Mg на интенсивность дыхания листьев фасоли в связи с содержанием ди- и трикарбоновых кислот. Недостаток Mg вызывал увеличение интенсивности дыхания как в старых, так и в молодых листьях фасоли и мало изменял общее содержание ди- и трикарбоновых кислот. Более существенные изменения наблюдались в содержании отдельных органических кислот, в частности увеличивалось количество яблочной и уменьшалось количество лимонной кислоты.

Таблица 62

Интенсивность дыхания прорастающих семян гороха, обогащенных солями микроэлементов
(по Дарменко и Кошлак, 1965)

Варианты опыта	Количество CO ₂ , выделенной 100 г сухих семян, см ³ /час	Количество O ₂ , поглощенного 100 г семян, см ³ /час	$\frac{CO_2}{O_2}$
Контроль	31,1	37,8	0,823
Семена, опудренные MnSO ₄	38,4	42,6	0,899
Семена, опудренные ZnSO ₄	41,4	43,9	0,942
Семена, опудренные (NH ₄) ₂ MoO ₄	31,1	42,4	0,934

М. С. Дарменко и Л. Я. Кошлак (1965) исследовали влияние микроэлементов на процесс дыхания растений гороха (табл. 62). Интенсивность дыхания у семян гороха, обработанных солями микроэлементов, была выше, чем в контроле.

В таблице 63 приведены данные В. В. Вершининой (1963) по интенсивности дыхания листьев кормовых бобов в зависимости от обработки растений регуляторами роста и микроэлементами. Под влиянием физиологически активных веществ интенсивность дыхания бобов повышается. Кроме интенсивности дыхания, автором определялась активность апиразы — фермента, который вызывает гидролитическое отщепление макроэргических фосфатных связей от АТФ и тем самым снижает использование энергии дыхания для синтетических процессов. Эти исследования показали, что повышение интенсивности дыхания у растений, обработанных регуляторами роста и особенно гиббереллином, сопровождается снижением активности апиразы и, следовательно, приводит к увеличению использования энергии дыхания на синтетические процессы.

Усиление интенсивности дыхания и одновременная стимуляция синтеза белка в листьях бобов наблюдаются в связи с действием на растения слабых доз 2,4-Д, особенно в смеси с минеральными солями (Брянцева, Киселев, Помазова, 1966).

Однако сильные дозы этих веществ вызывают нарушение окислительно-восстановительных процессов, распад белка и бесполезную трату энергии дыхания.

Интенсивность дыхания растений гороха изучалась также в связи со стимулирующим действием липидов на ростовые процессы (Penry, Stowe, 1966). Для этой цели 10-миллиметровые отрезки междоузлий карликового и высокорослого сортов гороха обрабатывали в буферном растворе с сахарозой ме-

Таблица 63

**Влияние регуляторов роста и микроэлементов на интенсивность дыхания кормовых бобов (в мг CO₂ на 1 г сырого веса за 1 час)
(по Вершининой, 1963)**

Варианты опыта	Листья	Верхушки стеблей
Контроль	0,81±0,01	0,95±0,02
Гиббереллин, 25 мг/л	0,91±0,01	1,07±0,01
Ауксин, 15 мг/л	0,85±0,02	1,02±0,01
Гиббереллин, 25 мг/л + +ауксин, 15 мг/л	0,83±0,03	1,03±0,01
Борная к-та, 25 мг/л	0,76±0,01	1,02±0,04
Молибденовокислый аммоний, 25 мг/л	0,85±0,02	0,99±0,01

ченными соединениями олеиновой кислоты, триолеина и метилолеата. Липиды заметно ускоряли рост междоузлий как по сравнению с контрольными отрезками, так и с соответствующими участками междоузлий целых растений. Одновременно с ростом усиливалась интенсивность дыхания. Авторы указывают, что мечёные липиды очень быстро поглощались и включались в состав липидов тканей и клеток, в частности в субклеточные структуры, имеющие мембраны. Обработка липидами изолированных митохондрий такого эффекта не оказывала. Индуцированное липидами усиленное дыхание отрезков междоузлий стебля гороха подавлялось 2,4-ДНФ, карбонилциан-хлорфенилгидразоном и цианидом, что рассматривается как свидетельство участия в нем цитохромоксидазы. Авторы высказывают предположение, что стимулирующее действие липидов на рост междоузлий гороха связано с усилением процесса дыхания.

Ферменты и ферментные системы дыхания у бобовых растений

Ферменты — это специфические биологические катализаторы, которые контролируют различные окислительно-восстановительные реакции в растительном организме. Среди них

различают активаторы водорода (дегидрогеназы), активаторы кислорода (оксидазы), ферменты, выполняющие роль промежуточных переносчиков водорода и электронов, и вспомогательные ферменты.

Из представителей ферментов первой группы у бобовых растений обнаружены дегидрогеназы глутаминовой, молочной, яблочной, изолимонной, фумаровой, янтарной и других кислот, дегидрогеназы этилового спирта, фосфорных эфиров, гексоз, пентоз, глюконовой кислоты и др.

Основными ферментами второй группы являются цитохромоксидаза, пероксидаза, каталаза, полифенолоксидаза и аскорбиноксидаза.

В качестве промежуточных переносчиков водорода и электронов роль ферментов могут выполнять органические кислоты трикарбонового цикла, аскорбиновая кислота и др. Аскорбиновая кислота, являясь переносчиком водорода, тесно связана со всей системой ферментов, участвующих в дыхательном газообмене растений, поэтому по содержанию отдельных форм аскорбиновой кислоты можно судить о скорости процессов окисления и восстановления в общем обмене веществ.

Ферментные системы отдельных видов зернобобовых растений имеют свою специфику. Так, среди различных систем ферментов в окислительных процессах бобов главная роль принадлежит пероксидазной системе (Благовещенский, 1950; Врублевская, 1964). Особенно богаты пероксидазой листья бобов, в онтогенезе которых до периода цветения идет непрерывное увеличение активности фермента. Во время цветения концентрация пероксидазы в листьях падает, что связано с оттоком ее в генеративные органы, где наблюдается высокая активность и концентрация этого фермента. В стеблях пероксидазы значительно меньше, и к моменту цветения она не обнаруживается. В корнях активность фермента возрастает к фазе цветения.

Полифенолоксидаза в растении бобов гораздо менее активна, чем пероксидаза, но ее динамика в онтогенезе имеет те же закономерности — увеличение активности до фазы цветения и резкое снижение у цветущих растений, особенно в стеблях и корнях (Врублевская, 1964).

Аскорбиноксидаза, в противоположность двум первым ферментам, имеет высокую активность в начале онтогенеза (в проростках бобов). Позже ее активность снижается, несколько повышаясь в фазу цветения. Довольно значительной активностью аскорбиноксидазы обладают корни бобов. В корнях и листьях бобов отмечается также высокая активность цитохромоксидазы и каталазы.

Резкое увеличение активности окислительных ферментов, особенно пероксидазы, наблюдается в семядолях в процессе

прорастания семян, полифенолоксидаза в это время значительно менее активна (табл. 64).

Таблица 64

Активность окислительных ферментов в семенах и семядолях развивающегося растения бобов (в *мл* 0,01 н. мода)
(по Врублевской, 1964)

Фаза развития	Часть растения	Абсол. сухой вес 1 семени или семядолей 1 растения	Пероксидаза		Полифенолоксидаза	
			в 1 г абс. сухого веса	в 1 семени или семядолях 1 растения,	в 1 г абс. сухого веса	в 1 семени или семядолях 1 растения
Сухие семена	целые семена	696	8,54	5,94	0,38	0,26
Набухшие семена	то же	608	8,40	5,11	0,33	0,20
Проростки 5-дневные	семядоли	539	21,30	11,48	0,00	0,00
Первый лист	»	279	24,05	6,71	6,24	1,74
Четыре листа	»	43	25,51	1,10	0,00	0,00

Одновременно в семядолях при прорастании семян бобов увеличивается содержание аскорбиновой кислоты, причем особенно сильно возрастают связанная и окисленная формы. Такое увеличение аскорбиновой кислоты в семядолях прорастающего семени бобов, по мнению автора, свидетельствует о высоком уровне окислительных процессов в этих органах, а также об участии аскорбиноксидазной системы в дыхании, особенно на начальных этапах онтогенеза.

Аналогичные данные по гороху приводятся в работе Чжуде Суй (1965). Автор указывает, что в процессе анаэробного дыхания в начале прорастания семян гороха большую роль играет система НАДФ-глутатион-аскорбиновая кислота. Участие этой системы ферментов отмечено и в дыхании проростков люпина. Н. Г. Потапов и Г. С. Саламатова (1964, 1965) обнаружили, что активность аскорбиноксидазы в расчете на клетку у проростков возрастает от двухдневного к восьмидневному возрасту.

Г. Гжесюк и Э. Суйка (1962) исследовали динамику содержания отдельных форм аскорбиновой кислоты и их участие в дыхании при созревании семян бобов. Установили, что по мере созревания количество аскорбиновой и дегидроаскорбиновой кислот в семенах бобов уменьшается. Особенно резкое снижение этих кислот наблюдается в момент максимального накопления запасных питательных веществ.

В. Г. Врублевская (1964) изучала распределение аскорбиновой кислоты по отдельным органам растения бобов в процессе роста и развития растений. В фазу первого листа почти вся восстановленная форма аскорбиновой кислоты сосредото-

точена в стебле и листьях, из которых по мере роста растения она перемещается в корни. В фазу цветения она вновь сосредоточивается в листьях. Это указывает на напряженность восстановительных процессов в этих органах. Окисленная форма в начале роста растения сосредоточена в корнях, а затем перемещается в другие органы. Перед цветением она целиком сосредоточивается в листьях, а в корнях и стеблях совсем отсутствует, во время цветения снова обнаруживается в этих органах. Таким образом, в этих органах процессы окисления преобладают над процессами восстановления. Связанная форма в начале онтогенеза находится в корнях, а позже в стебле. Перед цветением она не обнаруживается, а во время цветения появляется во всех органах.

Анализ содержания аскорбиновой кислоты и окислительного режима в листьях и цветках, расположенных в разных ярусах генеративной сферы, показал, что нижние листья и цветки характеризуются более высоким содержанием аскорбиновой кислоты и высокой редуцирующей активностью (Мартьянова, Казанович, Мордасов, 1966). Это свойство цветков нижних ярусов, по мнению авторов, имеет большое значение для увеличения плодообразования в этих ярусах.

Заслуживают внимания исследования ферментов и ферментных систем в различных зонах роста корней люпина (Обручева, 1958; Потапов и Саламатова, 1964, и др.). Установлено, что интенсивность дыхания (в расчете на белковый и общий азот) повышается при переходе развития клеток корня к фазе растяжения. Различия зон по интенсивности дыхания сопровождаются изменениями в дыхательных системах. Активность дыхательных ферментов в разных слоях меристемы корня неодинакова. Корневой чехлик содержит гораздо менее активные ферменты, чем меристема, и не имеет SH-групп. Активными ферментами отличаются дерматоген, периблема и особенно плерома. Во всех тканях зоны растяжения активность дегидраз более слабая, чем в зоне меристемы. Наибольшая активность ферментов в этой зоне наблюдается в эндодерме и перицикле. В зоне корневых волосков активна лишь пероксидаза, а в перицикле и эндодерме еще и полифенолоксидаза.

Н. Г. Потапов и Г. С. Саламатова (1964, 1965) показали, что изменение окислительных свойств зон роста корней люпина определяется изменениями окислительных процессов в субклеточных компонентах, главным образом в митохондриях. Оказалось, что количество митохондрий возрастает при переходе от меристематической зоны к зоне растяжения и корневых волосков. Митохондрии меристематических клеток характеризуются низкой интенсивностью поглощения кислорода (дыхания), а также слабой активностью цитохромоксидазы и сукцинатдегидрогеназы. Авторы отмечают, что сукцинатде-

гидрогеназа проявляется лишь в корешках 9-дневных растений люпина, а у более молодых (2—5-дневных) отсутствует.

Таким образом, слабая окислительная активность клеток меристематической зоны корня, по мнению авторов, определяется малым количеством митохондрий в этих клетках и низкой окислительной активностью единицы белка митохондрий. При переходе от меристематической зоны к зоне растяжения количество митохондрий в клетках увеличивается и повышается активность единицы белка митохондрий, в связи с чем интенсивность дыхания увеличивается. Авторы изучали также интенсивность дыхания и изменения окислительных систем митохондрий клеток зон корня люпина при разных условиях снабжения кислородом. Интенсивность дыхания как при слабой, так и при сильной аэрации увеличивается от меристемы к зоне корневых волосков (в расчете на клетку и на 1 мг белка митохондрий). Однако более длительное воздействие недостаточной аэрации (до 6 дней) приводит к снижению интенсивности дыхания во всех зонах.

Недостаток кислорода оказывает влияние на активность ферментов. Активность цитохромоксидазы и сукциндегидрогеназы в зонах роста (в расчете на клетку и на 1 мг белка митохондрий) увеличивается при слабой аэрации. При этом независимо от условий аэрации зона корневых волосков обладает максимальной активностью цитохромоксидазы. Сукциндегидрогеназная активность при недостатке кислорода повышается от зоны корневых волосков к меристеме, а при аэрации наоборот.

Таким образом, имеющиеся литературные данные по изучению отдельных ферментов и их систем в дыхании зернобобовых растений показывают, что активность и доля их участия в отдельных звеньях в этом процессе тесно связаны с физиологическим состоянием в целом растения, отдельных органов и их тканей. Б. А. Рубин указывает, что ферментные комплексы окислительно-восстановительных процессов представляют собой сложные гетерогенные системы, обуславливающие лабильность всего дыхательного аппарата растения, благодаря которой увеличивается разнообразие путей переноса электронов в дыхательной цепи. Это способствует адаптации растений к изменяющимся условиям внешней среды.

Изучение путей окисления в процессе дыхания на объектах зернобобовых растений

Одним из распространенных субстратов дыхания является глюкоза. Молекула глюкозы может окисляться в живой клетке различными путями. Наиболее изученными из них являются: 1) прямое окисление свободной глюкозы с помощью фермента флавиновой глюкозооксидазы; 2) окисление однократно

фосфорилированной гексозы в процессе гексозо-монофосфатного пути (пентозный или апотомический путь окисления); 3) окисление двукратно фосфорилированной гексозы в процессе гликолитического пути (гликолиз).

У бобовых растений окислительные процессы осуществляются как через гликолиз, так и через гексозомонофосфатный (пентозофосфатный) путь.

Н. С. Петинюв и А. А. Абраров (1964, 1966) на основании исследований дыхания бобов пришли к выводу, что в оптимальных условиях дыхание листьев бобов более чем на 60% осуществляется за счет пентозофосфатного пути и лишь 40% — за счет гликолиза. Условия водного дефицита вызывают увеличение доли пентозофосфатного пути как в листьях, так и в корнях, причем максимум активности его отмечается при дефиците влаги в пределах от 5,3 до 17%.

В табл. 65 представлена интенсивность дыхания листьев бобов Русские черные при дефиците влаги и ингибировании гликолитического окисления на стадии эналазы фтористым натрием.

Таблица 65

Интенсивность дыхания (в мл O_2 на 1 г навески за 1 час) листьев бобов Русские черные при засухе и ингибировании гликолиза фтористым натрием (по Петинюву и Абрарову, 1964)

Интенсивность дыхания				Процент остаточного дыхания	
контроль	засуха	контроль +NaF	засуха +NaF	контроль	засуха
471,5	439,0	298,0	462,5	63	105

Увеличение доли пентозофосфатного пути окисления происходит за счет уменьшения доли гликолитического. Это подтверждалось также увеличением активности у опытных растений основного фермента, катализирующего пентозофосфатный цикл, — дегидрогеназы глюкозо-6-фосфата. Активность этого фермента в листьях бобов в вариантах с «засухой» была в 1,5—2 раза выше, чем в контроле. Аналогичный характер изменения дыхания наблюдался и в корнях бобов, что говорит об одинаковой направленности изменения дыхания во всех органах растения при засухе.

Возрастание активности пентозофосфатного окисления в растении при засухе авторы рассматривают как приспособительную реакцию. Однако при сильном увеличении дефицита влаги в растении адаптивный характер этой реакции сни-

мается. Это положение авторов вполне согласуется с современными взглядами на пентозофосфатный (апотомический) цикл окисления глюкозы как чрезвычайно экономичный путь траты химических средств при неблагоприятных условиях развития растений (Рубин, Ладыгина, 1966).

У сои, как показали исследования Н. П. Аксеновой (1961), пентозофосфатное окисление листьев в зависимости от продолжительности фотопериода составляет около 36—40, а на долю гликолиза падает 64—60% (табл. 66).

Таблица 66

Влияние длины дня на ингибирование дыхания сои фтористым натрием
(по Аксеновой, 1961)

Длина дня	Поглощение O ₂ , мкл за 1 час на 100 мг сухих листьев			Поглощение O ₂ , % к общему количеству	
	общее дыхание	устойчивое дыхание	угнетаемое дыхание	устойчивое дыхание	угнетаемое дыхание
Короткий	453	179	274	40	60
Длинный	478	170	308	36	64

Чувствительность дыхания к отравлению NaF на коротком дне несколько увеличена по сравнению с дыханием на длинном дне. Следовательно, на длинном дне появляется некоторая тенденция к сдвигу соотношения в пользу негликолитического пути.

В дыхании листьев фасоли преобладает пентозофосфатное окисление, а на долю гликолиза в зависимости от фазы развития приходится лишь от 11,4 до 27,4% (табл. 67).

Следует отметить, что соотношение пентозофосфатного и гликолитического путей окисления в листьях фасоли в онтогенезе не остается постоянным. Доля пентозофосфатного окисления увеличивается в фазу цветения.

Сравнивая данные по разным культурам, можно видеть, что наиболее значительной долей гликолиза в общем дыхании листьев характеризуется соя (60—70%), затем конские бобы (37—40%), у фасоли этот путь дыхания выражен незначительно (11,4—27,4%).

Потапов и Саламатова (1964) изучали соотношение разных путей окисления в отдельных зонах роста корня люпина. Опыты по изучению влияния различных ингибиторов на дыхание отдельных зон корня проростков люпина позволили авторам показать, что в меристематической зоне корня около половины дыхания осуществляется через гликолиз и цикл

Кребса. При переходе к зоне растяжения окислительная активность клеток корня люпина возрастает, причем дыхание в этой зоне происходит в основном за счет гликолиза. То же самое относится к зоне корневых волосков, где наряду с гликолизом авторы предполагают участие и пентозофосфатного пути.

Таблица 67

Дыхание листьев фасоли, инфильтрованных H_2O и $0,05M$ раствором NaF (в $мкл O_2$ на $1 г$ сырого веса за $1 час$) (по Вайнштейну и Солдатенкову, 1965)

Объект	Контроль, инфильтрованы водой	Опыт, инфильтрованы $0,05M NaF$	Степень подавления дыхания, % к контролю
Семядольные листья, до появления настоящих листьев (всходы)	231	191	16,7
Настоящие листья, фаза бутонизации	313	227	27,4
Семядольные листья, фаза бутонизации	241	194	19,5
Настоящие листья, фаза цветения	314	278	11,4
Настоящие листья, фаза плодоношения	303	221	27,0

Имеются некоторые сведения по изучению дыхания, в частности процесса обмена внутриклеточно образуемых $НАДН_2$ и $НАДФН_2$ (Ragland, Hackett, 1965). Инкубируя отрезки междоузлий стебля гороха в течение $2 час$ в различных средах (этанол- $1-C^{14}H^3$, глюкоза- $1-C^{14}H^3$, глюкоза- $6-C^{14}H^3$, при радиоактивности C^{14} $2 мккюри$, H^3 — $10 мккюри$), авторы показали, что основным путем дыхания в стеблях гороха является гликолитический.

Окислительное фосфорилирование у зернобобовых растений

Одной из важнейших проблем современной физиологии является изучение энергетики дыхания, в частности связи окислительных реакций с фосфорилированием. Изучение эффективности окислительного фосфорилирования митохондрий гороха показало высокую сопряженность фосфорилирования с окислительными процессами и низкой активностью фосфатаз (Калачева, Сисакян, 1964). Об уровне сопряженности фосфорилирования митохондрий проростков гороха с окислительными процессами в зависимости от субстрата можно судить по данным табл. 68.

Из таблицы видно, что при окислении сукцината максимальные различия P/O сравнительно невелики и находятся в пределах 1,71—1,90, а при окислении α -кетоглутарата — 2,63—2,88. Величина фосфорилирования в опытах при использовании в качестве субстрата сукцината составляла 99,08 мк АР на 1 мг N в час, что, указывает Сисакян, соответствует самым высоким значениям, приводимым в литературе для митохондрий растений.

Таблица 68

Окислительное фосфорилирование митохондрий проростков гороха с различными субстратами
(по Калачевой, Сисакяну, 1964)

Дата опыта	Субстрат	ΔO	ΔP^*	$\Delta P/O$
15/II	сукцинат	23,59	44,95	1,90
5/III**	»	28,89	49,54	1,71
3/IV**	»	26,15	47,85	1,83
19/IV	»	13,65	25,75	1,88
4/V**	»	23,15	43,68	1,88
21/V	»	19,96	35,81	1,79
7/VI	»	18,95	33,46	1,76
4/VII	»	15,89	29,73	1,87
6/VII	»	17,54	33,42	1,90
16/VII	»	14,93	25,98	1,74
14/VI	α -кетоглутарат	7,02	18,50	2,63
21/VI	то же	5,47	14,91	2,72
4/VII***	то же***	13,90	45,94	2,88

* Определено в микроатомах на 1 мг N и исправлено с учетом окисления и фосфорилирования азота в отсутствии субстрата.

** Опыт проведен без NaF.

*** Опыт с добавкой 0,75 мкмоля ДПН.

Окислительное фосфорилирование митохондрий проростков гороха может проходить как при наличии экзогенной гексокиназы, так и без добавления этого фермента, что указывает на присутствие его в самих растениях.

По данным авторов, добавка оптимального количества гексокиназы (0,5 мг) приводит к усилению окисления и фосфорилирования и повышает P/O на 25%. Дыхание и фосфорилирование митохондрий проростков гороха ингибируются фтористым натрием.

Окислительная и фосфорилирующая активность митохондрий, извлеченных из корней гороха, изучалась американскими учеными (Childress Charls, 1965). Определялась окислительная и фосфорилирующая способность корней в присутствии различных субстратов — сукцината, α -кетоглутарата,

l-глутамата, пирувата и *l*-аланина. Наибольшая интенсивность дыхания наблюдалась в присутствии сукцината, α -кетоглутарата, а наименьшая — в присутствии пирувата и *l*-аланина. Отношение Р/О было наибольшим (1,61) при использовании в качестве субстрата *l*-глутамата и меньшим (0,81) при использовании сукцината. При добавлении в инкубационную среду аденозинтрифосфата (АТФ) интенсивность дыхания повышалась почти вдвое, однако степень сопряженности окисления и фосфорилирования при этом заметно снижалась.

Представляют интерес исследования О. А. Семихатовой и Т. М. Бушуевой (1963) по изучению влияния температуры на окислительное фосфорилирование препаратов митохондрий гороха. В опытах, несмотря на колебания Р/О и небольшую активность препарата, при повышении температуры отношение фосфора к кислороду уменьшалось. При 35° С фосфорилирование отсутствовало и Р/О было равно 0; при 30° оно резко снижалось, а в отдельных случаях полностью исключалось. В области значительно низких температур (2—5°) температурный коэффициент фосфорилирования во всех случаях превышал единицу. Одновременно с понижением эффективности фосфорилирования при повышении температуры возрастала интенсивность дыхания, особенно эндогенного. Оно составляло при 2—5° 10—15% от общего и возрастало при 20° до 25%. Таким образом, повышение температуры приводит к уменьшению значения Р/О за счет одновременного уменьшения фосфорилирования и повышения интенсивности дыхания.

К разобщению дыхания от сопряженного с ним фосфорилирования приводит отсутствие кальция в среде. В этом отношении представляют интерес данные Т. М. Бушуевой, О. А. Семихатовой и Э. П. Бере (1963), которые показали, что при недлительном голодании по кальцию (от 4 до 7 дней) существенных изменений в дыхании митохондрий не наблюдается, в то время как фосфорилирование сильно ингибируется. Авторы считают, что это разобщение дыхания и фосфорилирования, вероятно, обусловлено изменением физических свойств мембран митохондрий или митохондрий в целом. Учитывая, что отсутствие кальция вызывает повышение гидрофильности протоплазмы клеток растений, авторы предполагают, что при кальциевом голодании происходит также ненормальное разбухание митохондрий, в результате которого затрудняется поступление неорганического фосфата во внутренние части мембраны, являющееся необходимым условием для фосфорилирования.

Однако при более длительном голодании наступает усиление фосфорилирования с одновременным повышением дыхания, которое, по мнению авторов, связано с нарушением целостности митохондрий, сопровождающимся расслоением

мембран, в связи с чем фосфор становится более доступным. Голодание в течение 12 дней приводит к отмиранию верхушечных меристем, к еще большему разрушению митохондрий клетки, а в связи с этим — к снижению количества этерифицированного фосфора. Эффективность дыхания при этом резко снижается.

В литературе имеются данные по изучению влияния отдельных микроэлементов, в частности бора, на процессы окислительного фосфорилирования (Маевская, Алексеева, 1966).

Установлено, что при исключении из питательной среды бора окислительное фосфорилирование нарушается в меньшей мере, чем при исключении кальция. Оказалось, что митохондрии, выделенные из бордефицитных растений, энергичнее окисляют сукцинат, чем митохондрии контрольных растений (табл. 69).

В начале борного голодания более интенсивное окисление сукцината идет одновременно с повышением этерификации фосфора, в связи с чем отношение Р/О остается почти неизменным. При сильном голодании этерификация фосфора усиливается меньше, чем окисление, а поэтому коэффициент Р/О снижается.

Таблица 69

Дыхание и фосфорилирование в препаратах митохондрий из гороха, выращенного на питательном растворе с бором и без бора (в $\mu\text{K A O}_2$ и Р на 1 $\mu\text{г}$ белкового азота за 40 мин) (по Маевской и Алексеевой, 1966)

Возраст растений, дни	Этерифицировано Р		Общее дыхание		Эндогенное дыхание		Дыхание за счет сукцината		Р/О	
	-В	+В	-В	+В	-В	+В	-В	+В	-В	+В
6	10,3	7,8	10,9	8,8	0,9	1,0	10,0	7,8	$1,0 \pm 0,030$	$1,0 \pm 0,06$
12	6,0	5,5	7,2	5,5	1,3	0,6	5,9	4,9	$1,0 \pm 0,030$	$1,1 \pm 0,07$
15	8,7	6,8	11,4	7,0	1,9	0,7	9,5	6,3	$0,9 \pm 0,003$	$1,1 \pm 0,03$
19	7,5	5,8	8,5	4,6	1,2	0,6	7,3	4,0	$1,0 \pm 0,020$	$1,4 \pm 0,05$

МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ

Корневая система зернобобовых растений

Как известно, основными функциями корневой системы являются прикрепление растений к субстрату и обеспечение всех органов растений водой и минеральными солями. Однако исследования последних 30—35 лет показали, что помимо этих эволюционно древних функций ей присуща синтетичес-

кая функция. В корневой системе имеется ряд органических веществ, которые синтезируются только в корнях и являются необходимыми для процессов обмена надземных органов, в частности листьев (Сабинин, 1930; Быков, 1930; Шмук, 1946; Курсанов, 1950, и др.). Поэтому корни и надземные органы и в первую очередь листья, функционально взаимосвязаны и представляют целостную систему органов питания. Это положение стало особенно убедительным после того, когда исследованиями ряда авторов было установлено, что источником углерода для процесса фотосинтеза может служить не только углекислота воздуха, но и свободная углекислота, содержащаяся в почвенном растворе, и углекислота бикарбонатов. В опытах А. Л. Курсанова (1954) с поглощением корнями фасоли радиоактивного углерода $C^{14}O_2$ из почвы было наглядно показано, что углекислота проникала через корни во все другие органы растения. В дальнейшем было установлено, что поглощаемая корнями углекислота под действием специального фермента присоединяется в виде карбоксильной группы к пировиноградной кислоте, постоянно образующейся в корнях из притекающих к ним из листьев сахаров. Из пировиноградной кислоты образуется яблочная, а из последней лимонная и кетоглутаровая кислоты. Эти органические кислоты, имеющие в своем составе в виде карбоксильных групп поглощенную из почвы углекислоту, попадают в надземные ассимилирующие органы растения и принимают участие в фотосинтезе.

Синтетическая функция корневых систем у бобовых растений особенно сильно выражена в связи с их симбиозом с клубеньковыми бактериями и способностью фиксировать азот из воздуха, о чем более подробно говорилось выше. Кроме того, бобовые растения, по сравнению с другими, отличаются высокой способностью синтеза в корнях порфириновых соединений (см. ниже).

Несмотря на ряд специфических особенностей функций корневой системы зернобобовых культур, закономерности роста, развития и физиологические процессы, проходящие в корнях этих растений, изучены пока недостаточно.

Корневая система зерновых бобовых культур относится к стержневому типу с хорошо развитыми боковыми корнями. Кроме этого, корни могут образовываться на стебле (придаточные или вторичные корни, развивающиеся на эпикотиле). Количественное соотношение первичных (зародышевых) и вторичных корней, особенно в ранние периоды жизни растений, находится в тесной связи с глубиной заделки семян в почву при посеве (Апрелева, 1961).

Данные по темпу роста корней бобовых растений приводятся в работах В. Г. Ротмистрова (1909). Изучение роста гороха и бобов показало различие в темпах роста корней этих двух культур. Корень гороха через 7 дней после появления

всходов проникает в почву на глубине 15 см, через 14 дней — на 32 см, а к началу цветения он достигает 92 см. Среднесуточный прирост корней гороха составляет 2,2 см. Корень конских бобов при появлении всходов в тех же условиях достигает 18 см, через 7 дней — 40 см, а к началу созревания — 110 см. Скорость роста корней бобов составляла в среднем 1,9 см за сутки.

Наиболее полные данные по сравнительному изучению корневых систем зернобобовых имеются в работах Л. Н. Филимоновой (1965) по выращиванию растений в условиях подзолисто-суглинистых почв. Исследования показали, что в условиях засухи почти у всех видов в начале вегетационного периода рост главного корня в глубину происходит более интенсивно, чем в последующие фазы развития. Исключение составляет вика, которая в начальный период характеризовалась более медленным ростом корня. Автор указывает, что в фазу цветения, когда количество влаги в почве приближалось к мертвому запасу, корни всех видов достигали иллювиального горизонта (40—52 см). К моменту созревания плодов сплошного посева (горох и бобы) рост стержневого корня в длину полностью прекращался, а в широкорядном посеве (вика и бобы) еще продолжался. Наиболее интенсивный рост главного корня во вторую половину вегетации наблюдался у люпина узколистного — корень имел длину до 74 см, а у отдельных экземпляров до 94 см. Рост стержневого корня в толщину у всех исследованных культур продолжался до фазы цветения. Диаметр корня (у основания) у разных видов зернобобовых культур был равен: у гороха и вики — 2—2,5, у люпина — 3,7, у сои — 4,2, у бобов — 10—11 мм.

Ветвление стержневого корня обычно начинается с фазы появления всходов. Максимальное число боковых корней и наибольшая их длина наблюдаются в начальный период образования бобов. В фазе созревания большая часть боковых корней, находящихся в пахотном горизонте, отмирает.

Сравнительный анализ развития боковых корней у зернобобовых растений показал, что растениям с перистыми листьями (горох, бобы, вика) свойственна более мощно развитая система боковых корней. Люпин узколистный характеризуется глубоко идущим стержневым корнем и слабым развитием боковых корней. Наиболее разветвленную корневую систему, особенно в слое до 10 см, имеют бобы. Вика характеризуется более равномерным распределением боковых корней по отдельным слоям почвы. Корни ее по сравнению с корнями других культур более тонкие, но способны преодолевать сопротивление очень плотной почвы. Стержневой корень сои непосредственно в зоне корневой шейки сильно ветвится, образуя большое число боковых корней, длина которых в начальный период роста превышает длину главного корня.

Основная масса корней (70—80%) в условиях выращивания на дерново-подзолистых суглинистых почвах располагается в пахотном горизонте. Вика и люпин характеризуются более глубоким размещением корней, их вес на глубине 30—50 см составляет 12%, а у гороха и бобов на той же глубине не более 1,6—2,2%. Такой характер распределения корней наблюдался как в сухие, так и во влажные годы.

Для изучения функциональной связи корневой системы с надземными органами представляют интерес некоторые данные по соотношению этих органов у отдельных зернобобовых культур, а также определение коэффициента продуктивности корневой системы (табл. 70).

В начале онтогенеза, со всходов до дифференциации соцветий и цветков (IV—V этапы органогенеза), происходит усиленный рост и формирование органов питания — корней и

Таблица 70

Изменение абсолютно сухого веса надземных и подземных органов и коэффициент продуктивности в связи с этапами органогенеза (в мг на 1 растение) (по Ржановой, Трофименкову)

Дата определения	Этап органогенеза	Общий биологический урожай		Вес корней		Вес надземных органов		Коэффициент продуктивности
		мг	%	мг	%	мг	%	
Фасоль Хрупкая восковая								
26/VI	V	465	100	148	31,0	317	69,0	2,20
4/VII	V	828	100	224	27,0	604	73,0	2,60
11/VII	IX	941	100	253	27,0	688	73,0	2,70
25/VII	X—XI	4577	100	743	16,0	3834	84,0	5,30
10/VIII	XII	6324	100	465	7,5	5859	92,5	12,50
Бобы Русские черные								
24/VI	V	407	100	193	48,0	214	52,0	1,10
2/VII	VI	777	100	276	35,5	501	64,5	1,80
9/VII	VII	950	100	308	32,5	642	67,5	2,00
16/VII	IX—X	2395	100	519	21,5	1876	78,5	3,10
1/VIII	XI	4067	100	1207	29,5	2860	70,5	2,40
22/VIII	XII	4951	100	912	18,0	4039	82,0	4,60
Горох Укосный								
24/VI	II	109	100	37	34,0	72	66,0	1,98
2/VII	II	256	100	103	44,0	153	56,0	1,45
9/VII	IV	499	100	191	31,5	308	61,5	4,60
23/VII	IX—X	822	100	145	16,5	677	83,5	4,40
8/VIII	XI	2498	100	322	12,8	2176	87,2	6,90

листьев. В этот период процентное отношение веса корней к весу всего растения, например у бобов, колеблется в пределах 32—56, а процентное отношение листьев — от 33 до 41. Суммарный вес корней и листьев в зависимости от сорта и этапа развития изменяется в пределах 76—90%.

Между видами и сортами бобовых растений имеются существенные различия по коэффициенту продуктивности корней. Наибольший коэффициент продуктивности корневой системы (12,5) наблюдается у фасоли, особенно в период созревания плодов. В этом отношении она может сравниться лишь с кукурузой, у которой, по данным Н. З. Станкова (1964), коэффициент продуктивности корневой системы равен 13,7. Сравнительно небольшой коэффициент продуктивности корневой системы имеют бобы, у них, так же как и у хлебных злаков, на первых этапах развития корневой системы он колеблется около 1, а в последующие фазы увеличивается до 2—4. У гороха по сравнению с бобами коэффициент продуктивности корневой системы несколько выше.

К концу онтогенеза вещества, находящиеся в вегетативных органах — листьях, корнях, стеблях, направляются в органы плодоношения, чем и обуславливается снижение их веса. Как правило, быстрее всего идет отток из корней, затем из стеблей и в последнюю очередь из листьев генеративной сферы растения.

Поглощение минеральных веществ корнями зернобобовых растений

Поглощение минеральных веществ осуществляется молодой растущей частью корня, которая подразделяется на три зоны — зона меристемы, растяжения и дифференциации (или зона корневых волосков). Установлено, что поглощение веществ клетками может происходить во всех зонах корня, однако темпы неодинаковы и зависят от возрастного и физиологического состояния клеток (Потапов, 1967). Исследованиями поглощения минеральных веществ у узколистного люпина, проведенными на клеточном уровне, показано, что максимум ионов поглощается клетками зоны корневых волосков. То же самое относится и к темпам передвижения их в надземные органы (Аль Алюси Хазим, 1966; Потапов и Гопалачари, 1966).

Имеются некоторые данные по роли отдельных структурных элементов клеток корня люпина узколистного. В опытах по изучению поступления меченых фосфора (P^{32}), серы (S^{35}) и иода (I^{131}) в двухдневные проростки люпина с последующим центрифугированием гомогената и выделением фракций было обнаружено, что 80% фосфора содержится в надоса-

дочной жидкости, включающей жидкую фазу плазмы, рибосомы и частично митохондрии; 13% фосфора содержится в клеточных стенках. В ядерной фракции фосфора было в два-три раза меньше и совсем мало в митохондриальной фракции. С возрастом растений увеличивалось количество связанного фосфора фракции клеточных стенок и уменьшалось в надосадочной жидкости. Аналогичное распределение по фракциям клеток корня имелось и в отношении серы. Иначе распределялся по фракциям иод (J^{131}). В зависимости от экспозиции половина или больше иода сосредоточивалось во фракции клеточных стенок, что, по-видимому, связано с более слабым участием его в обмене веществ.

Поглощение и превращение нитратов клетками разных зон корня люпина узколистного изучалось с помощью N^{15} (Суманова, 1966). Оказалось, что эти процессы подчиняются тем же закономерностям, которые были установлены для поступления фосфора (Потапов, Гопалачари, 1966). По мере роста клеток способность их поглощать нитраты возрастает. Так, клетки зоны растяжения поглощают в два раза больше азота, чем меристематические. Поглощение нитратов клетками зоны корневых волосков в 5 раз больше клеток зоны растяжения и в 12 раз больше клеток меристемы.

С возрастом в клетке изменяется не только интенсивность поглощения, но и характер использования нитратов. В меристематических клетках, несмотря на сравнительно малое поглощение нитратов, более 50—80% азота включается в белок новообразующейся протоплазмы. В клетках зоны растяжения в белке протоплазмы обнаруживается около 50% азота. В зоне корневых волосков до 70% азота поглощаемых нитратов остается в виде небелковых низкомолекулярных соединений, за счет которых происходит снабжение азотом надземных органов.

Работами В. Е. Сумановой и Н. Г. Потапова (1967) установлено, что в соответствии с разной интенсивностью поглощения и превращения нитратов клетками разного возраста изменяется и активность ферментов нитратредуктазы и гидроксилламинредуктазы, участвующих в восстановлении нитратов. Активность нитратредуктазы у 5-дневных растений люпина максимальна в клетках зоны корневых волосков (при расчете на клетку и единицу корня). Такая же картина наблюдалась и у 2-дневных растений, питание которых осуществляется только за счет запасных питательных веществ семяндолей. В присутствии нитратов в питательной среде происходит повышение активности обоих ферментов в клетках всех зон роста корня. Авторы считают, что возрастание способности восстанавливать нитраты в присутствии их раствора может служить указанием на то, что за время экспозиции на питательном растворе с NO_3 увеличивается количество ферментных

белков, т. е. идет синтез новых белковых молекул, способных участвовать в превращении нитратов.

Тесная связь между поглощением ионов клетками и обменом веществ в них ясно выступает как при изучении состава свободных аминокислот, так и аминокислот белков разных зон корня. Клетки разного возраста имеют одинаковый набор аминокислот. Максимум содержания аминокислот, кроме тирозина, приходится на зону корневых волосков. В зоне меристемы третья часть от всех аминокислот приходится на долю тирозина; содержание аланина, аспарагиновой и глутаминовой кислот составляет 11—14%; аспарагина и глутамина 5—7%, остальных кислот мало. В клетках зоны растяжения, а еще больше в клетках зоны корневых волосков по сравнению с меристемой, резко возрастает содержание аспарагина, который составляет 40—45% от суммы аминокислот; содержание глутаминовой кислоты и ее амида тоже увеличивается, но в меньшей степени.

На поступление минеральных веществ в растение оказывают влияние многие факторы, как-то: содержание солей в почвенном растворе и их соотношение, рН почвы, влажность почвы и воздуха, температура, аэрация и др.

В этом отношении представляют интерес исследования А. Ради и А. Е. Петрова-Спиридонова (1964), изучавших влияние высокой влажности воздуха на поглощение зольных элементов растениями фасоли и распределение их по органам. При высокой относительной влажности воздуха поглощение фосфора по сравнению с контролем снижалось на 30%; поступление калия, особенно в корнях и стеблях, наоборот, увеличивалось. Снижалось содержание магния. Количество кальция существенно не изменялось. В условиях повышенной влажности наблюдалось снижение сухого веса растений, что, по мнению авторов, может рассматриваться как результат нарушения фосфорного обмена у растений фасоли.

В результате было установлено, что соотношения между анионами сложны и многообразны. Основные метаболиты NO_3 , PO_4 , SO_4 при поступлении в корневую систему не конкурируют друг с другом. Анионы с близкими химическими свойствами выступают как антагонисты. Например, анион селена (SeO_4), близкий по химическим свойствам к SO_4 , тормозит поступление последнего. Сложные отношения обнаружены между галоидами, поступающими в корневую систему: анионы Cl, Br и F не только не мешают, но иногда даже стимулируют поглощение корневой системой иода, в то время как иод тормозит поступление хлора.

Для понимания поступления веществ в растение через корневую систему имеют значение исследования поглощения катионов. Сравнительное изучение емкости катионного обмена у корней различных культур показало, что у бобовых она зна-

чительно выше, чем у других растений, например у злаков. Так, по данным Мак Дрейка и др. (цит. по Петербургскому и Нелюбовой, 1964), емкость катионного обмена корней сои, выраженная в мг-экв на 100 г сухого веса, равняется 58,9 и является самой высокой из всех исследованных видов; у гороха она равна 49,6, а у злаков колеблется в пределах от 9 до 22—26. Помимо высокого катионного обмена корням бобовых растений свойственна сравнительно высокая анионная емкость поглощения.

В тесной связи с указанными выше работами находятся исследования И. Ф. Корнилова и Н. Н. Кузнецовой (1964) по изучению способности растений поглощать катионы в зависимости от отношения их к реакции среды. В качестве объектов, противоположно относящихся к величине рН среды, были взяты горох, положительно реагирующий на известкование почв, и люпин, на который известкование, как правило, оказывает более слабое влияние (табл. 71).

Таблица 71

Содержание Са в корнях люпина и гороха
(по Корниловой и Кузнецовой, 1964)

Варианты опыта	Люпин			Горох		
	23/VII	12/VIII	26/VIII	23/VII	12/VIII	26/VIII
рН 4,5	2,16	1,83	1,73	1,80	1,65	1,31
рН 6,5	1,97	1,43	1,26	2,40	2,43	2,65

Несмотря на то что количество кальция в среде было одинаково, в условиях кислой среды (рН 4,5) корни гороха поглощали кальций в меньшем количестве, чем в нейтральной среде (рН 6,5). Корни люпина оказались менее чувствительны к рН среды, особенно в ранний период роста. В период цветения (26/VIII) содержание кальция в варианте с кислой реакцией было даже больше. Обобщая свои и литературные данные по этому вопросу, авторы делают вывод, что неодинаковая способность гороха и люпина поглощать катионы при одной и той же реакции среды является следствием физико-химических свойств белков, входящих в состав клеток и тканей корней.

Различие этих двух видов по физико-химическим свойствам белка, в частности по величине изоэлектрической точки, авторы рассматривают как одну из причин различного отношения их к реакции среды.

По мнению ряда исследователей, обменное поглощение анионов и катионов является основным процессом, обеспечивающим поступление минеральных веществ в растение через корень.

Физиологические особенности бобовых растений в связи с синтезом в корнях порфириновых соединений и их производных

Бобовые растения являются хорошим объектом для изучения сложных синтетических процессов, протекающих в корнях, в частности синтеза железо- и магний-порфиринов. В этом отношении представляют интерес многолетние исследования, проводимые на кафедре физиологии растений МГУ под руководством профессора Б. А. Рубина.

Сравнительное изучение метаболизма корневых систем разных видов показало, что корни бобовых растений способны к быстрому образованию зеленых пигментов на свету, что коррелирует с высокой интенсивностью синтеза в них порфириновых соединений — Fe- и Mg-порфиринов. Корни бобовых растений отличаются значительным содержанием протогематина и высокой активностью железопорфириновых ферментов — каталазы и цитохромоксидазы (Рубин, Гавриленко, Гужова, 1961).

В опытах с культурами изолированных корней бобовых растений (люпина, гороха и кукурузы) было установлено, что количество зеленых пигментов, образовавшихся в течение опыта, достигало в корнях люпина 1,306, в корнях гороха — 1,379 мг на 100 г сырого вещества. Соответственно изменялась и концентрация их: в корнях люпина она увеличилась в 16,5 раз, а у гороха — в 8,6 раза. Образование и накопление хлорофилла в корнях происходило с большей скоростью, чем увеличение веса корней.

Еще более наглядные результаты были получены при расчете количества пигментов на 1 корень. За 37 дней опыта абсолютное количество зеленых пигментов в корнях люпина возросло в 70 раз, а у гороха — в 30,5 раза. У кукурузы тоже шел синтез пигментов, но значительно меньше. Авторы указывают, что эти данные свидетельствуют о высокой способности тканей корней бобовых растений, по сравнению с другими растениями, к синтезу Mg-порфиринов.

Результаты по синтезу пигментов в изолированных корнях бобовых растений близки к данным, полученным в опытах с корнями, не отделенными от растения.

В этих же опытах определялось содержание в корнях протогематина, который является основной формой Fe-порфириновых соединений. В изолированных корнях люпина и гороха наблюдалось значительное увеличение протогематина. Так, за

7 дней опыта у люпина оно возросло в 2,7 раза, у гороха — в 3,1 раза, а у кукурузы почти не изменилось. Эти данные особенно убедительны при расчете на 1 корень: количество протогематина в одном корне люпина возросло в 10,3 раза, в корне гороха в 13 раз, в корне кукурузы лишь в 4 раза.

Таблица 72

Содержание цитохромов группы *a* и *b* в корнях гороха и кукурузы (норма Fe) (по Фаталиевой, 1966)

Культура	Возраст, в днях	мМК-моль/мг белка митохондрий		мМК-моль/г сырого веса корней	
		<i>a</i> ₂ + <i>a</i>	<i>a</i>	<i>a</i> + <i>a</i> ₂	<i>b</i>
Горох	10	0,156	0,450	0,081	0,234
	20	0,318	0,990	0,129	0,396
	30	0,264	0,702	0,102	0,273
Кукуруза	10	0,318	0,477	0,132	0,198
	20	0,165	0,438	0,061	0,171
	30	0,213	0,705	0,057	0,186

Ниже приводятся сравнительные данные по активности порфириновых ферментов в изолированных корнях бобовых растений и кукурузы (в условных единицах) (по Рубину и др., 1961):

	Цитохромоксидаза	Пероксидаза
Люпин	22,8	23,0
Горох	29,0	89,8
Кукуруза	3,9	161,8

Наиболее высокая активность цитохромоксидазы наблюдается в корнях люпина и гороха, низкая — у кукурузы. Обратная закономерность имелась в отношении пероксидазы. Данные по содержанию цитохромов в митохондриях, выделенных из корней гороха и кукурузы, приводятся в табл. 72.

Концентрация цитохромов *a* и *b* после восстановления $N_2S_2O_4$ в расчете на 1 мг митохондриального белка у 20- и 30-дневных растений была выше в корнях гороха. В них обнаружено и более высокое содержание митохондриального белка на единицу сырого веса. В связи с этим общее количество цитохромов в ткани (при расчете на сырой вес) в корнях гороха в 1,5—2 раза превышало содержание их у кукурузы. Аналогичные данные получены при присоединении каталазы.

Автор ссылается на сходные результаты по содержанию цитохромоксидазы у бобовых, полученные в исследованиях

Люндегарда (Lundegard, 1931, 1953, 1954), Смита и Чанса (Smith, Chance, 1958) и Боннера (Bonner, 1961).

В другой серии опытов изучалось влияние пасоки растений, отличающихся по интенсивности синтеза в корнях магний-порфиринов, на процесс зеленения этиолированных листьев овса (Гавриленко, Рубин, 1963). В качестве растений с интенсивным синтезом в корнях магний-порфиринов были взяты фасоль и бобы, корни которых легко зеленеют на свету; в качестве растения со слабой способностью к синтезу магний-порфиринов — растения кукурузы. Результаты показали, что во всех опытах, независимо от времени воздействия пасоки и длительности освещения, более высокое содержание хлорофилла всегда обнаруживалось в листьях овса, выдержанных на пасоке фасоли и люпина, и меньше на пасоке кукурузы. Эти данные подтвердили предположение авторов, что из корней в надземные органы с пасокой поступают вещества, которые способны влиять на процессы образования зеленых пигментов в листьях. Такого рода веществами являются, прежде всего, предшественники или различные производные Fe- и Mg-порфиринов, а также вещества, катализирующие их синтез. Под влиянием пасоки корней фасоли и бобов в этиолированных листьях овса активировалась деятельность ряда Fe-порфириновых ферментов.

Эти исследования показали тесную взаимосвязь процессов синтеза и накопления зеленых пигментов в листьях растений с особенностями метаболической деятельности корней бобовых и других растений.

В. Ф. Гавриленко и С. М. Фаталиева (1966) исследовали особенности окислительного обмена в корнях гороха и кукурузы, а также влияние на них дефицита железа в питательной среде. В условиях с низким содержанием железа в питательной среде у растений кукурузы по сравнению с горохом раньше обнаруживались признаки хлороза и задержка в росте и развитии. Некоторое угнетение роста корней у гороха отмечалось лишь на 30-й день, причем переход растений к цветению не задерживался. Растения гороха и кукурузы отличались также по содержанию в них железа. В корнях кукурузы железа содержалось значительно меньше, чем у гороха, что говорит о разной способности корней этих растений поглощать железо из растворов низкой концентрации.

Исследователями было установлено, что изменениям в росте растений кукурузы и гороха в связи с дефицитом железа в среде предшествуют изменения в дыхании: сначала происходит повышение интенсивности дыхания, а затем одновременно с угнетением роста наступает снижение его. Авторы указывают, что специфичность обмена железа в корнях гороха, проявляющаяся в способности поглощать железо из растворов низкой концентрации, в активном транспорте его в надземные

органы, в сравнительно высокой устойчивости к хлорозу, находится в тесной связи с характером окислительного обмена и прежде всего с высоким уровнем восстановительной активности тканей корня.

Сравнительные исследования, проводимые с горохом и кукурузой (Фаталиева, 1966; Рубин, Гавриленко, Фаталиева, 1967), показали, что корни бобовых характеризуются рядом особенностей энергетического обмена (табл. 73).

Таблица 73

Содержание АТФ в корнях опытных растений (в γ на 1 г сухого веса) (по Фаталиевой, 1966)

Возраст, дни	Горох		Кукуруза	
	норма	дефицит	норма	дефицит
10	2,92	3,23	9,15	10,09
20	2,98	3,23	8,31	12,55
30	2,61	3,75	7,70	14,65

При нормальном снабжении железом в корнях гороха концентрация АТФ ниже, чем в корнях кукурузы. Однако в корнях гороха активность АТФазы в 2 раза больше, чем у кукурузы. Авторы указывают, что, по-видимому, образующаяся в корнях гороха АТФ не накапливается, а сравнительно быстро используется в различных реакциях, обуславливающих высокий уровень синтетических процессов (образование аминокислот, порфиринов и других соединений).

При дефиците железа в среде концентрация АТФ в корнях гороха изменялась сравнительно мало, возрастая лишь к 30-му дню. В корнях кукурузы при дефиците железа содержание АТФ значительно возрастает. Изменение содержания АТФ связывают с ростовыми процессами. Рост корней гороха в условиях недостаточного содержания железа в среде был менее нарушен, чем у кукурузы, в связи с чем энергия более или менее нормально использовалась в синтетических процессах.

Учитывая, что главным источником АТФ является окислительное фосфорилирование, авторы определяют соотношение свободного и фосфорилирующего окисления в митохондриях. Данные по стимуляции дыхания аденозиндифосфатом в препаратах митохондрий показали, что степень стимуляции дыхания митохондрий из корней гороха при норме железа выше, чем митохондрий, выделенных из корней кукурузы.

Таким образом, эти исследования бобовых растений показали, что их корни характеризуются высоким уровнем сопря-

женности процессов дыхания и фосфорилирования, высокой активностью АТФазы и активным использованием образующегося АТФ в различных биосинтетических процессах.

Потребление минеральных элементов зернобобовыми в связи с различными условиями почвенного питания

Минеральное питание растений является важнейшим фактором, влияющим на рост и развитие растений. Изучение этого вопроса необходимо для разработки научных основ агротехнических мероприятий и системы удобрений, направленных на повышение продуктивности растений. Несмотря на большое количество работ по минеральному питанию бобовых растений, физиологическая роль отдельных макро- и микроэлементов изучена еще недостаточно.

Таблица 74

Среднее содержание элементов в урожае зернобобовых культур
(в % к общему весу)
(по Каталимовой, 1965)

Культура	Магний	Азот	Фосфор	Калий	Кальций
Пшеница яровая					
зерно	2,40	0,85	0,63	0,05	0,22
солома	0,56	0,20	0,75	0,26	0,09
Горох					
зерно	0,13	4,50	1,00	1,25	0,09
солома	0,27	1,40	0,35	0,50	1,82
Бобы кормовые					
зерно	0,22	4,08	1,21	1,29	0,15
солома	0,26	1,25	0,29	1,44	1,20
Соя					
зерно	0,25	5,80	1,04	1,26	0,17
солома	0,50	1,20	0,31	0,50	1,46
Вика					
зерно	0,24	4,55	0,99	0,80	0,22
солома	0,37	1,40	0,27	0,63	1,56

Чтобы судить о потребностях различных видов зернобобовых растений в минеральных элементах, важно знать количественное содержание в растениях и вынос их из почвы с урожаем. Содержание минеральных веществ в растениях и размеры выноса этих веществ из почвы с урожаями зависят не только от видовых особенностей культивируемых растений, но и от условий агротехники, количества и качества применяемых удобрений, а также от урожая.

Сравнительные данные по содержанию фосфора, калия, кальция и магния в урожае зернобобовых культур приводятся в табл. 74.

Таблица 75
Влияние удобрений на вынос питательных веществ с урожаем гороха (в пересчете на сухое вещество) в 1963—1965 гг.
(по Ненайденко, 1967)

Варианты опыта	Урожай, ц/га		Азот, кг/га			Фосфор, кг/га			Калий, кг/га		
	зерно	солома	всего	зерно	солома	всего	зерно	солома	всего	зерно	солома
Без удобрений	11,26	22,52	98,88	56,07	42,81	19,92	10,92	8,10	66,25	13,85	52,40
P ₉₀	12,41	24,62	113,93	62,72	51,20	—	—	—	79,04	15,27	63,77
P ₉₀ K ₆₀	13,71	25,91	120,96	69,65	51,31	26,12	14,12	12,00	90,05	18,06	70,99
N ₃₀ P ₉₀ K ₆₀	,15	29,39	149,42	69,30	86,12	28,96	13,89	15,07	111,42	17,97	93,47

Представленные в таблице цифры показывают, что зернобобовые культуры с большим количеством азота в семенах характеризуются сравнительно высоким содержанием азота и кальция в соломе, в несколько раз большим, чем в соломе злаков.

По данным В. С. Федотова (1960), при урожае 16 ц зерна и 20 ц соломы с 1 га горох потребляет из почвы 85—90 кг азота, 25—30 кг фосфорной кислоты (P₂O₅), 50—60 кг окиси калия (K₂O) и 50—60 кг извести (CaO). При более высоких урожаях потребность этих веществ соответственно увеличивается.

О выносе веществ с урожаем гороха в зависимости от внесения удобрений можно судить по данным табл. 75.

У зернобобовых растений поступление минеральных веществ из почвы происходит в течение всего вегетационного периода, однако темпы в разные периоды онтогенеза неодинаковы.

Так, по данным Г. Н. Ненайденко (1967), к началу цветения растения гороха используют (в % от выноса): азота 35,69—36,29, фосфора—61,75—64,47, калия 37,31—52,96. В период формирования и налива семян растения гороха почти полностью используют фосфор и калий (фосфор на 85,35—94,8%, калий на 79,45—91,13%). Поступление азота продолжается вплоть до созревания.

По люпину наиболее полные данные, характеризующие усвоение азота, фосфора, ка-

лия и кальция по периодам развития, для трех видов (люпина узколистного, люпина желтого и люпина белого) имеются в монографии С. Барбацкого (табл. 76). Из таблицы видно, что больше всего растениями люпина используется азот, затем калий, кальций и фосфор. Такие же закономерности установлены Ю. А. Штугаровым (1966).

В ходе поглощения веществ наблюдаются видовые и сортовые различия, связанные с особенностями роста и развития. У люпина желтого поглощение элементов идет относительно равномерно, усиливаясь в период цветения. У люпина белого и узколистного поглощение увеличивается в период завязывания бобов, что, по-видимому, связано с сильным ветвлением растений после цветения. Азот всеми видами люпина усваивается наиболее интенсивно в фазе завязывания бобов и образования семян. В этот период содержание азота в листьях уменьшается, а в бобах — увеличивается. Причем у белого люпина усвоение азота, по мере роста и развития растений, непрерывно усиливается, а у желтого и узколистного люпина замедляется в фазу цветения и вновь увеличивается после цветения.

Таблица 76

Динамика усвоения питательных веществ люпином в разные периоды
(в г на абсолютно сухое вещество)
(по Барбацкому, 1958)

Вид	До цветения		Цветение		После цветения		За вегета- ционный период
	в день	всего	в день	всего	в день	всего	

Азот

Люпин узколистный розовый	0,133	6,293	0,098	1,863	0,250	9,750	17,906
Люпин узколистный синий	0,128	7,068	0,067	1,346	10,308	10,164	18,578
Люпин желтый	0,176	10,232	0,105	3,807	0,322	6,702	20,741
Люпин белый	0,134	6,068	0,363	8,724	0,733	41,828	56,620

Фосфор P_2O_5

Люпин узколистный розовый	0,027	1,284	0,041	0,788	0,069	2,700	4,772
Люпин узколистный синий	0,030	1,653	0,025	0,498	0,060	1,971	4,122
Люпин желтый	0,039	2,267	0,028	0,999	0,030	0,641	3,907
Люпин белый	0,031	1,420	0,057	1,389	0,136	7,784	10,593

Калий K_2O

Люпин узколистный розовый	0,061	2,878	0,130	2,477	0,154	6,006	11,361
Люпин узколистный синий	0,078	4,333	0,082	1,651	0,150	4,950	10,934
Люпин желтый	0,080	4,657	0,057	2,082	0,129	2,723	9,462
Люпин белый	0,075	3,323	0,265	6,366	0,236	13,470	23,159

Максимум поглощения калия приходится на период после цветения (Барбацкий, 1958). Что касается фосфора, то белый люпин особенно сильно поглощает его в период формирования плодов, а желтый — равномерно на всем протяжении вегетационного периода. Наиболее интенсивное поглощение кальция у всех видов люпина наблюдается в период цветения, после чего оно резко падает. Особенно много кальция поглощает люпин белый.

Усвоение минеральных веществ из почвы изменяется так же, как и другие физиологические процессы — в зависимости от условий выращивания. В связи с этим данные разных авторов по содержанию отдельных элементов в растениях могут быть различными.

Наряду с другими элементами для роста и развития зернобобовых важное значение имеет фосфор. Сравнительные физиологические исследования разных видов растений показали, что бобовые растения отличаются от других видов интенсивностью поглощения фосфора и характером распределения его между надземными и подземными органами. Так, в опытах И. В. Гулякина, М. М. Гуковой и И. Н. Арбузовой (1965) изучалось поглощение фосфора различными видами растений из внешней среды (по поступлению P^{32}), при разных условиях обеспеченности растений азотом. В качестве объектов были взяты горох, бобы, соя, ячмень и подсолнечник. Результаты исследований показали, что растения всех видов в начальный период вегетации энергично поглощают фосфор из питательного раствора, однако распределение его между органами у разных видов происходит по-разному (табл. 77).

У бобовых растений на единицу сухого вещества корней приходилось значительно больше фосфора, чем в листьях и стеблях. У небобовых, наоборот, фосфора содержалось больше в надземных органах. Существенные различия выявились

Таблица 77

Влияние условий питания азотом на содержание P^{32} в корнях и надземных органах бобовых и небобовых культур (в тыс. *и.м.п./м.и.п.* на 1 г сухого вещества)
(по Гулякину, Гуковой, Арбузовой, 1965)

Культура	НРК		РК	
	листья и стебли	корни	листья и стебли	корни
Горох	35,3	53,7	34,7	143,3
Кормовые бобы	26,5	74,2	20,4	106,5
Соя	57,5	74,5	50,1	82,4
Ячмень	127,7	86,1	85,2	46,6
Подсолнечник	95,7	37,7	93,9	30,4

при изменении условий азотного питания: при отсутствии азота в среде поглощение фосфора у бобовых растений резко увеличивалось, а у небобовых снижалось. Эти различия были еще более заметны при пересчете поступившего P^{32} на одно растение: при всех условиях питания доля фосфора в корнях бобовых растений составляла около 50—80%, а у небобовых — лишь 18—20% от общего количества фосфора в растении.

Содержание общего фосфора в корнях бобовых растений во всех вариантах было также выше, чем в надземных органах. При дефиците азота в питательной среде эти различия у бобовых растений усиливались — количество фосфора увеличивалось, а в связи с этим изменилось и отношение фосфора корней к фосфору в надземных органах (с 1,5—1,4 оно увеличилось до 2,2—2,3). По данным авторов, в корнях бобовых растений по сравнению с небобовыми содержится относительно большее количество неорганических фосфатов.

Таким образом, бобовые культуры отличаются от ряда других видов растений характером поглощения и распределения фосфора между органами растения. При недостатке азота в среде в корнях бобовых растений значительно повышается содержание фосфора, главным образом за счет неорганического фосфора и фосфатов.

На поглощение фосфора и распределение его по органам бобовых растений оказывает влияние калий (Гукова, 1962). Опыты с радиоактивным P^{32} показали, что фосфор более энергично поступает в растение люпина в том случае, если он дается вместе с калием. При плохом обеспечении растения калием фосфор сосредоточивается главным образом в верхних листьях, а при хорошем — более равномерно распределяется по всем ярусам (табл. 78).

На связь между уровнем калийного питания и поступлением фосфора в растение люпина указывает также Н. П. Утепышев (1963).

Такая же зависимость поступления и распределения фосфора обнаружена у кормовых бобов. В первые фазы развития, до бутонизации, кормовые бобы усваивают около четверти всего накопленного ими в урожае фосфора. Причем независимо от концентрации фосфора в растворе повышенный уровень калийного питания способствовал более быстрому использованию фосфора растениями. Растения, выращенные на высокой дозе фосфора, усваивают его значительно больше, чем на низкой, и в течение более длительного периода вегетации. При этом его больше накапливается в стеблях и корнях и меньше в листьях. При малых дозах фосфора в среде большая часть усвоенного фосфора поступает в растение к началу фазы цветения, и фосфор распределяется почти одинаково между листьями, корнями и стеблями. В период на-

лива зерна наблюдается убыль фосфора из листьев, стеблей и корней и сосредоточение его в бобах. При этом, если растения были хорошо обеспечены калием, урожай зерна, надземной массы и накопление азота в растениях не снижались. Таким образом, калий оказывает большое влияние на фосфорный обмен бобов — при достаточном обеспечении его в почве малые дозы фосфора могут использоваться весьма продуктивно.

Таблица 78

Поступление и распределение P^{32} в растениях при различной обеспеченности их калием (в тыс. *и.м.п./мин* на 100 мг)
(по Гуковой, 1962)

Доза, мг на сосуд		Листья			Стебли	Все растение
P_2O_5	K_2O	верхние	средние	нижние		
250	—	29,16	17,41	14,80	12,80	74,17
250	50	31,44	18,68	15,91	15,06	81,09
250	250	35,97	30,97	23,49	21,12	111,55

В литературе имеются данные, указывающие на различие видов бобовых растений в отношении их способности усваивать фосфор из труднорастворимых фосфатов (Дмитриенко, Витриховский, 1963, 1966; Витриховский, 1966). Опыты, проводимые с люпином белым (Киевский скороспелый), люпином желтым (кормовой 190), горохом (Уладовский 208), кормовыми бобами (Уладовские фиолетовые), соей (Кировоградская 2), фасолью (Харьковская 4), показали, что при исключении из питательного раствора легкорастворимого фосфора (фосфата калия) и замене его труднорастворимой формой (фосфоритная мука) продуктивность всех культур, за исключением люпинов, заметно снижалась (на 69—76%). Люпины реагировали на обе формы фосфатов почти одинаково (разница 12—17%) и легко выносили полное исключение фосфора из среды.

В растениях гороха, бобов, сои и фасоли при удобрении фосфоритной мукой резко снижалось содержание фосфора в надземных органах, что было основной причиной снижения биосинтеза азота и продуктивности растений.

По степени усвоения фосфора из труднорастворимых фосфатов все исследованные культуры зернобобовых можно расположить в ряд: люпин белый, люпин желтый, горох, кормовые бобы, соя, фасоль.

На способность люпина усваивать фосфор из трудноусвояемых почвенных фосфатов указывал еще акад. Д. Н. Прянишников, который писал, что люпину чуть ли не принадлежит пальма первенства по этой способности корней воздей-

ствовать растворяющим образом на минералы. Причины разной способности бобовых и небобовых растений поглощать фосфор из труднорастворимых фосфатов до сих пор недостаточно ясны. Ф. В. Чириков (1958) объясняет это большим потреблением бобовыми растениями почвенного кальция и возращением подвижности малодоступных фосфатов почвы. Е. П. Трепачев (1967) пишет, что корни зернобобовых, по сравнению с другими растениями, например злаками, больше выделяют в почву веществ, которые оказывают не только прямое растворяющее действие на труднодоступные фосфатные почвы, но и привлекают определенные группы микроорганизмов, также способствующих мобилизации фосфора почвы. Неравномерное растворение фосфора из труднорастворимых фосфатов разными видами бобовых, по-видимому, находится также в тесной связи с различной способностью клубеньковых бактерий, поселяющихся в корнях этих растений, поглощать и накапливать фосфор из среды.

Различная способность бобовых культур поглощать труднорастворимый фосфор обуславливает более эффективную их отзывчивость на удобрения (Дмитриенко, Витриховский, 1966). Те культуры, которые обладают меньшей способностью усваивать фосфор из труднорастворимых соединений фосфора (горох, кормовые бобы и др.), лучше реагируют на внесение удобрений в полевых условиях. И, наоборот, культуры, обладающие высокой способностью усваивать труднорастворимый фосфор, как правило, меньше отзываются на внесение удобрений (люпин).

Зернобобовые растения, особенно при выращивании на легких почвах, часто испытывают недостаток калия. Так как в практике основным удобрением являются фосфорно-калийные удобрения, изучение влияния калия на рост и развитие зернобобовых растений проводилось в связи с фосфорным обменом. Динамика поглощения фосфора в значительной степени зависит от содержания калия в питательной среде, в то время как фосфор не оказывает существенного влияния на поглощение и распределение калия в растениях бобовых.

Поступление калия в различные органы, в частности в бобы, идет в основном прямо пропорционально содержанию его в среде (Гукова, Моругина, 1965; Пантелеев, 1962, и др.). При низких дозах калия в среде к началу цветения он почти целиком используется растениями и содержание его в растениях больше не увеличивается; при высоких дозах усвоение калия идет более интенсивно и продолжается до конца вегетации. В более поздний период, в фазу налива зерна, наблюдается отток калия почти из всех органов в формирующиеся семена. Содержание калия в корнях и листьях падает в 2—3 раза.

Растениями люпина калий энергично усваивается при любом содержании фосфора. При высоком содержании обоих

элементов в питательной среде калия накапливается в листьях растений в 2—2,5 раза больше, чем фосфора. Оптимальным для люпина отношением К : Р является 2,5 и выше.

М. М. Гукова (1962) указывает, что снижение содержания калия в среде сравнительно мало сказывается на его концентрации в листьях, однако дефицит калия оказывает угнетающее влияние на формообразовательные процессы, особенно у бобов, и задерживает усвоение азота. Интересно, что снижение концентрации фосфора в среде в 5 раз вызывало уменьшение его в листьях в 2 раза, но жизнедеятельность растения от этого не ухудшалась.

Для выяснения причин биохимических нарушений в обмене веществ, связанных с неблагоприятным соотношением фосфора и калия в среде, были проведены наблюдения за динамикой растворимых сахаров в листьях желтого люпина (табл. 79).

Таблица 79

Содержание суммы сахаров в листьях люпина при различном соотношении фосфора и калия в среде (по Гуковой, 1962)

Содержание в среде, мг		Вес сухой зеленой массы, г на сосуд	Содержание сахаров в листьях люпина	
P ₂ O ₅	K ₂ O		%	мг на сосуд
600	600	24,3	12,5	3037
150	600	26,2	13,5	3533
75	600	20,0	19,4	3872
600	150	18,2	11,1	2026
600	75	15,6	11,0	1872

Анализ данных таблицы позволяет утверждать, что в период начала образования бобов при низком обеспечении растений калием в их листьях резко снижается содержание суммы сахаров. Такая задержка в образовании сахаров может быть причиной затрудненного оттока азотистых веществ из листьев к репродуктивным органам.

Зависимость передвижения сахаров от условий калийного питания подтвердилась вегетационными опытами с меченой глюкозой. Оказалось, что при повышенном содержании калия значительная часть поступившей меченой глюкозы быстро передвигается в цветочную кисть и в формирующиеся бобы.

В некоторых работах обнаружена большая роль калия в поступлении в растения не только фосфора, но и серы и магния. В опытах со злаками и горохом выяснилось, что калий способствует значительной активации процесса поглощения серы (S³⁵) и локализации ее в листьях, обладающих физио-

логической активностью (Рогалев, 1964). Поступление же магния под влиянием калия ослабляется. При выращивании люпина на разных почвах замечено, что люпин выносит из почвы значительно больше калия, чем содержится его в почве в доступном состоянии. Это подтвердилось в опытах Н. М. Андреевой (1964) с песчаными и водными культурами, в которых было показано, что люпин способен использовать труднодоступные формы калия. При выращивании люпина в течение 90 дней на питательной среде, в которой половина дозы K_2O была заменена биотитом, люпин в фазе созревания содержал 357 мг K_2O , что значительно превосходило количество растворимого K_2O на сосуд. Опыт с выращиванием люпина в водной культуре с полной заменой калия в питательной среде на биотит показал, что люпин способен усваивать калий из биотита и обогащать питательный раствор доступными формами калия.

Необходимым элементом питания зернобобовых растений является магний. Его физиологическая роль прежде всего определяется тем, что он входит в молекулу хлорофилла. Известно положительное влияние магния и на жизнедеятельность клубеньковых бактерий. Кроме того, магний участвует во многих реакциях обмена веществ, окислительно-восстановительных процессах и регулировании ферментативной деятельности растений.

При недостатке магния в среде у зернобобовых наблюдается сильное угнетение: листья преждевременно стареют и опадают, репродуктивные органы слабо снабжаются азотом, резко подавляется фотосинтез и снижается урожай зерна (Трепачев, 1967).

Среди зернобобовых культур наибольшей чувствительностью к дефициту магния отличается люпин. Значение магния для роста и развития люпина изучалось в связи с выяснением роли кальция и условий его положительного действия (табл. 80).

Таблица 80

**Влияние магния и кальция на накопление азота в семенах, соломе и корнях люпина
(по Трепачеву, Атрашковой, 1965)**

Варианты опыта	Содержание азота, %			Отношение азота зерна к азоту соломы
	зерно	солома	корни	
Контроль	5,34	1,32	1,65	0,6
PK (фон)	4,66	1,22	1,82	0,5
Ca	5,18	1,29	1,32	0,5
Mg	5,96	0,39	1,22	1,8
CaMg	5,82	1,02	1,36	1,2

Как видно из таблицы, внесение кальция без магния не давало положительных результатов. При внесении магния вместе с кальцием в отношении 1 : 1 растения уже в фазе розетки были лучше развиты и содержали большее количество азота, чем растения контрольных вариантов.

Поступление магния в растение зависит от многих условий, в том числе от сложного взаимодействия катионов в питательном растворе. Этот процесс ослабляется при увеличении содержания в среде одновалентных катионов — калия и аммония. Особенно сильное влияние оказывает калий: в опытах наблюдалось уменьшение поступления магния при внесении калийных удобрений (Магницкий, 1955, 1957; Атрашкова, 1964). Поэтому с повышением применения калийных удобрений возрастает потребность в магнии, в первую очередь на бедных подзолистых почвах. Без внесения магниевых удобрений малоэффективны фосфорные и калийные удобрения, микроэлементы и нитрагинизация (Трепачев, 1967).

Бобовые отличаются сравнительно высоким содержанием кальция, в 3—4 раза большим, чем злаки, особенно в вегетативной массе. Так, у гороха в урожае зерна кальция было 0,09%, а в соломе 1,82% на сухое вещество. Корни беднее кальцием, чем надземная масса, например, у люпина желтого в урожае надземной массы было 3,24, а в корнях 1,25 кальция (в % на сухое вещество).

В ряде работ указывается на малую подвижность кальция и низкую способность его к реутилизации у бобовых растений. А. А. Петербургский (1960) на основе длительных опытов (32 дня) по совместному выращиванию гороха с овсом, а также при использовании метода изолированных культур пришел к выводу, что передвижение кальция из одной части корневой системы в другую очень слабо выражено, если не исключено полностью. П. А. Власюк и А. М. Гродзинский (1958) в опытах с люпином мохнатым, используя методы реципрокных пересадок и меченых атомов, выяснили, что кальций очень рано поступает в растение, перемещается из одних органов в другие и повторно используется.

В опытах Бушуевой с сотрудниками (1961, 1963, 1964) выявилось влияние кальция на изменение сухого веса растений гороха. Отсутствие кальция в среде приводит к резкому снижению веса растений. В варианте с внекорневой подкормкой растений 1%-ным раствором хлористого кальция вес растений не только не увеличился, но у подземной части даже уменьшился. Следовательно, при нанесении кальция на листья передвижение его в корневую систему не происходит. Реутилизация кальция была очень незначительной и на росте растений не сказалась.

Сравнительное изучение подвижности кальция в процессе прорастания семян гороха, люпина и пшеницы показало, что

из семян гороха кальций передвигается в проросток значительно слабее, чем из эндосперма в проросток пшеницы (Бушуева и др., 1961). То же самое относится к реутилизации кальция: кальций семядолей гороха, и особенно люпина, в меньшей мере используется проростком. Неодинаковая реутилизация кальция у зерен пшеницы и семян бобовых, по мнению авторов, обуславливается различной степенью разрушения клеток эндосперма и семядолей в процессе прорастания. Структура клеток эндосперма пшеницы довольно быстро разрушается, и кальций свободно передвигается в проросток. Семядоли же бобовых, особенно видов, у которых они выносятся на поверхность и способны к зеленению (люпин), длительное время продолжают функционировать, поэтому отток кальция из живых клеток бывает крайне незначителен. По данным авторов, отток кальция из семядолей гороха за 10 дней прорастания составил примерно 30%, а у люпина около 10%. Эти опыты еще раз подтвердили мнение о незначительной подвижности кальция в специализированных тканях, служащих для передвижения веществ в растении (паренхима корня и листа).

Помимо передвижения кальция авторами изучалось распределение его в клетке, а также соотношение форм кальция, отличающихся растворимостью в воде и в солевом растворе. Оказалось, что у молодых растений гороха, как и у других растений, в вакуолярном соке клеток кальция содержится сравнительно мало. Значительно больше его вне вакуолей, вероятно, в плазме, клеточных стенках и других частях клетки. С возрастом растений доля плазменного кальция уменьшается и основная масса его накапливается в клеточном соке вакуолей.

В листьях и корнях гороха значительная часть кальция содержится в водо- и солерастворимой форме (адсорбированный кальций) и лишь некоторое количество находится в нерастворимой форме (остаточный кальций). При выращивании растений в условиях дефицита кальция наиболее резко уменьшается водорастворимый и остаточный кальций. Устойчивой оказывается адсорбированная форма, извлекаемая растворами нейтральных солей. В условиях кальциевого голодания она, по-видимому, не обменивается на другие катионы и не может передвигаться из клетки.

В работе Т. М. Бушуевой, Э. П. Бере, Л. Ф. Соловьевой (1964) приводятся интересные данные по влиянию кальциевого голодания на митохондрии и пластиды проростков гороха. Отсутствие кальция в питательной среде приводит не только к задержке роста корней, но и тормозит накопление митохондрий в клетках корня. В табл. 81 показано изменение химического состава митохондрий корней гороха в зависимости от наличия кальция в среде.

Химический состав митохондрий корней гороха, выращенного в среде с наличием и отсутствием кальция в питательном растворе (в % к сухому весу митохондрий, среднее из 3 опытов) (по Бушуевой, Бере, Соловьевой, 1964)

Условия питания	Водорастворимые вещества	Липиды	Остаток сухого вещества	Белок
Полный питательный раствор . . .	39,1	23,0	37,9	33,8
Питательный раствор без Са . . .	46,4	21,3	32,5	25,4

В варианте без кальция повышается растворимость веществ, входящих в состав митохондрий, и уменьшается содержание белка. Такая же закономерность наблюдалась в изменении химического состава пластид.

Сопоставляя полученные данные по гороху с данными по кальциевому обмену по другим культурам (ячмень, пшеница), авторы приходят к выводу, что отсутствие кальция в питательной среде нарушает образование мембран или вызывает разрыв уже образовавшихся мембран. Вероятно, в мембранах митохондрий кальциевые мостики необходимы или для связи отдельных частей липидного слоя мембран, так как известно, что он входит в состав фосфатидов, или для связи липидной и белковой частей мембран, ибо двухвалентные металлы могут образовывать мостики между фосфатными группами фосфатидов и карбоксильными группами белка.

Учитывая, что кальций является важным регулятором проницаемости клеток растений, авторы определяли содержание в клеточных фракциях других катионов — калия и магния. При дефиците кальция в среде содержание катионов калия и кальция как в корнях, так и в стеблях резко понижается. И, наоборот, возрастает содержание магния. В пластидах и митохондриях в условиях кальциевого голодания количество кальция также уменьшается, однако содержание калия и магния почти не изменяется. В клеточных стенках, многократно промытых водой, прочно связанного калия обнаружено не было, но в них имелся значительный процент магния, причем при недостатке кальция в среде количество его резко увеличивалось, т. е. происходило замещение кальция магнием. Содержание калия в препаратах клеточных стенок при отсутствии кальция в среде изменялось незначительно, хотя также несколько увеличивалось.

При недостатке кальция в среде изменяются не только количество и химический состав митохондрий, но и их биохимические функции, связанные с окислительным фосфорилированием (Бушуева, Семихатова и Бере, 1963).

Особое место среди зернобобовых по отношению к кальцию занимают люпины. Известно, что по выносу кальция с

урожаем люпин превосходит другие бобовые растения (горох, вику, фасоль), но на повышенное содержание кальция в почве он реагирует отрицательно. В связи с этим люпины принято считать кальцефобными растениями. Отрицательное влияние известкования на произрастание и урожай люпина наблюдается на разных почвах, но особенно сильно на почвах со слабокислой или нейтральной реакцией. Угнетающее действие извести проявляется в понижении урожая вегетативной массы и семян, а иногда в форме явно выраженного хлороза и гибели растений. Большинство авторов (Корицкая, 1935; Алексеев, 1948; Миневиц, Куновский, 1968, и др.) указывает, что вредное действие извести проявляется у растений в молодом возрасте, до фазы бутонизации. Причины вредного действия кальция на люпин до сих пор остаются не выясненными.

Анализируя многочисленные литературные данные по этому вопросу, можно выделить следующие основные факторы, определяющие отрицательное влияние кальция на растения люпина. Одной из причин является вредное действие избыточного количества кальция на физиологические процессы самого растения или на жизнедеятельность клубеньковых бактерий (Алексеев, 1948; Вильдфлуш и Горбылева, 1960; Юхимчук, 1957, и др.). Вторая причина — повышение рН почвенного раствора за пределы оптимального уровня, в результате чего снижается поступление некоторых макро- и микроэлементов — фосфора, железа, марганца, кобальта, цинка, так как они переходят в менее доступные для растений соединения, особенно, при известковании дерново-подзолистых почв (Кедров-Зихман, 1955; Барбацкий, 1959; Асаров, Екименко, 1963; Асаров, 1965; и др.). Снижение кислотности влияет на симбиоз растения и с клубеньковыми бактериями [оптимальный интервал рН для развития клубеньковых бактерий колеблется от 4,0 до 6,5 (Миневиц, 1959)]. Третьей причиной страдания люпина при известковании, по мнению ряда авторов, является нарушение соотношения Са и Mg в почвенном растворе, что приводит к затруднению поступления магния (Миневиц, 1959; Кедров-Зихман, 1960). С. М. Миневиц и В. И. Куновский (1968) изучали характер отрицательного действия иона Са на люпин в полевых условиях с помощью изотопного метода (Ca^{45}) и различных по растворимости соединений ($CaCO_3$ и $CaSO_4$). Авторы пришли к выводу, что отрицательное действие извести на люпин проявляется не за счет иона Са, и, в частности, воднорастворимых его форм, а вследствие изменения рН почвенного раствора выше оптимального для люпина.

Известно, что избыток кальция вызывает хлороз растений, в частности, в связи с возрастанием поглощения калия. При внесении калия в слабокарбонатную среду он положительно влияет на растения, а в среду с высоким содержанием карбоната кальция — отрицательно, т. е. хлороз усиливается. По-

видимому, этим объясняются часто наблюдающиеся противоречия в действии калия на хлороз. Из изложенного видно, что реакция люпина на кальций очень сложна, а влияние его на растения многообразно. Изучение этого вопроса имеет большое практическое значение.

Представляют интерес данные по сравнительному изучению продуктивности и окислительно-восстановительных процессов гороха, положительно реагирующего на известкование, и люпина — растения с противоположной реакцией в отношении кальция (Кузнецова, 1964). Результаты опытов по продуктивности растений подтвердили различное отношение названных растений к среде: чем выше рН и больше кальция в почве, тем выше вес зеленой массы, корней и бобов у гороха и ниже у люпина.

Неодинаковая продуктивность растений гороха и люпина, выраженных в разных условиях питания кальцием, находится в соответствии с различием их физиологических процессов, в частности дыхания (табл. 82).

Таблица 82

Интенсивность дыхания у гороха и люпина при различных дозах извести (в мг CO_2 за час на 100 г сырого веса) (по Кузнецовой, 1964)

Варианты опыта	Люпин			Горох		
	15/VI	31/VI	14/VII	16/VI	30/VI	13/VII
Контроль	18,8	23,4	31,0	45,5	58,5	106,0
CaCO_3 , 1,0 г. к.*	23,0	28,5	41,2	33,0	41,4	88,9
CaCO_3 , 2,5 г. к.	33,0	21,0	—	35,0	44,2	116,0

* г. к.—гидролитическая кислотность.

По абсолютному значению количество углекислоты, выделенной в единицу времени, у гороха по всем вариантам опыта оказывалось значительно выше, чем у люпина.

Еще более четкие различия между горохом и люпином были получены автором по определению содержания углеводов (табл. 83). У люпина содержание углеводов по мере возрастания кальция в среде уменьшается, а у гороха — увеличивается. Одновременно с этим повышается и отношение моносахаров к сахарозе.

Параллельно с определением интенсивности дыхания автором изучалась активность каталазы и иодовосстанавливающая способность тканей гороха как показатель уровня окислительно-восстановительных процессов. Активность каталазы и иодовосстанавливающая способность тканей у растений гороха значительно выше, чем у люпина. При увеличении дозы

кальция эти показатели, особенно иодовосстанавливающая способность тканей, резко повышаются. У люпина это увеличение намного меньше. Повышение активности каталазы и иодовосстанавливающей способности наряду с увеличением

Таблица 83

**Влияние Са на синтез углеводов в фазу цветения (в % к сухому весу)
(по Кузнецовой, 1964)**

Варианты опыта	Люпин			Горох		
	моносахара	сахара	отношение моносахаров к сахарозе	моносахара	сахара	отношение моносахаров к сахарозе
Контроль	0,80	2,83	0,37	3,66	2,43	1,50
СаСО ₃ , 1,0 г. к.	0,74	1,83	0,40	4,05	2,54	0,90
СаСО ₃ , 2,5 г. к.	0,66	1,62	0,40	6,80	6,27	1,09

интенсивности дыхания и синтеза углеводов свидетельствует о высокой интенсивности окислительно-восстановительных процессов у гороха. Неодинаковая активность окислительно-восстановительных процессов у взятых растений обуславливает их конечный результат по продуктивности, получаемой от внесения кальция в среду.

Проведено значительное число работ с целью определения условий, снижающих вредное действие извести на люпин. Исследованиями О. К. Кедрова-Зихмана с сотрудниками было установлено, что отрицательное действие извести на люпин снижается применением доломитизированных (магнийсодержащих) известняков и под влиянием бора. Однако Х. К. Асаров (1965) приходит к выводу, что отрицательное действие извести под влиянием бора и магния устраняется только при применении суперфосфата как источника фосфора.

Значение микроэлементов в питании зернобобовых растений

Известно, что микроэлементы играют большую физиологическую роль в растениях — они входят в состав ферментов, витаминов, активизируют важнейшие процессы обмена веществ. Значение микроэлементов для бобовых растений, по сравнению с другими культурами, усиливается в связи с их симбиотическими отношениями с клубеньковыми бактериями и биологической фиксацией азота.

О содержании микроэлементов у отдельных бобовых культур, по сравнению со злаками, можно судить по данным Я. В. Пейве (1963), представленным в табл. 84.

Из таблицы видно, что бобовые отличаются от злаков более высоким содержанием бора, меди, молибдена. У люпина по сравнению с фасолью много марганца. Следует указать, что содержание микроэлементов в растениях зернобобовых культур значительно изменяется в зависимости от почвенных условий выращивания.

Некоторые работы посвящены поглощению микроэлементов и локализации их в органах и клеточных структурах бобовых растений. Установлено, что молибден у бобовых растений накапливается главным образом в клубеньках и меньше в листьях. Так, люпин в фазу бутонизации содержит в листьях всего лишь 7—12% водорастворимой фракции от общего содержания молибдена, а в корнях 37% (Чернавина, 1952). Аналогичные данные приводятся В. И. Ивченко (1966) для бобов. Установлено, что кормовые бобы наиболее интенсивно

Таблица 84
Содержание микроэлементов (в мг на 1 кг сухого вещества)
(по Пейве, 1963)

Культуры	Бор	Медь	Марганец	Молибден	Цинк	Кобальт
Зерно пшеницы, ячменя, кукурузы	1—3	3,6	20—50	0,1—0,2	30—60	0,2—0,3
Солома злаков	1—4	2—6	60—150	0,3—0,7	15—30	0,3—0,4
Люпин						
семена	8—10	8—12	70—80	1,0—1,3	40—60	0,3
стебли и листья	4—7	4—6	130—140	0,4—0,8	15—70	—
Фасоль						
семена	3,0	8,5	30	—	33	—
солома	8,0	5,4	80	—	20	—

поглощают молибден в начальный период онтогенеза. Он накапливается в клубеньках, корнях, стеблях и репродуктивных органах и, следовательно, необходим для физиологических процессов, протекающих прежде всего в этих органах. Автором изучалась локализация молибдена в клеточных структурах и органоидах клетки листьев бобов сорта Херц Фрея. Обнаружено, что наибольшее количество Мо (в расчете на сырое вещество) сосредоточено в надосадочной жидкости, хлоропластах, крупных фрагментах клеток и ядер. В процессе вегетации количество Мо в фракциях крупных фрагментов клеток и ядер увеличивается, а в надосадочной жидкости уменьшается. Максимальное количество молибдена в корнях бобов обнаружено в лейкопластах, а затем в ядрах и митохондриях.

Сходные данные получены при изучении распределения молибдена в клеточных структурах корней гороха. Оказалось, что наибольшее количество его содержится в крупных

фрагментах клеток, ядер и лейкопластах, меньше — в митохондриях и цитоплазме.

Л. Д. Ленденская и О. Т. Онокрийчук (1965) исследовали состояние молибдена в семенах гороха. Оказалось, что при диализе около половины содержания общего молибдена в семенах находится в лабильном водорастворимом состоянии: более четверти его извлекается винной кислотой (29,4%), до 79,6% — раствором глицерина. Благодаря незначительной закрепленности молибден легче других элементов передвигается из корней в надземные органы. Одновременно с этим он может в значительной мере задерживаться в корнях, которые служат как бы барьером, связывающим и адсорбирующим избыток последнего, чем предотвращают наступление токсической концентрации.

Имеются некоторые сведения о поглощении ионов цинка корневыми системами бобовых растений и распределении его в отдельных органоидах клеток. В опытах Э. В. Рудаковой и П. Л. Рыжиковой (1966) установлено, что изолированные корни проростков бобов способны как к пассивному, так и к активному поглощению значительного количества цинка. В поглощении ионов цинка принимают участие несколько дыхательных систем, из которых главная роль, по мнению авторов, принадлежит цитохромной системе. Эти данные подтверждают предположение ряда исследователей о роли митохондрий как активных центров, связанных с поглощением элементов питания. Что касается локализации цинка, то исследования П. А. Власюка (1963) показали, что наибольшее количество цинка, а также марганца сосредоточено в хлоропластах, в крупных фрагментах клеток и в ядрах.

Поглощение корневыми системами растений микроэлементов, как и макроэлементов, зависит от ряда условий, в том числе от соотношения разных элементов в питательной среде. Так, по данным А. В. Петербургского и А. К. Сидоровой (1958), поступление молибдена в корни и передвижение его в растениях гороха и люпина связано с наличием в среде кальция.

Е. В. Юдинцев и Э. М. Левина (1963) изучали поглощение из почвы стронция растениями гороха не только в зависимости от содержания кальция, но от других элементов, в частности, от калия и натрия. В опытах с меченым стронцием было показано, что в условиях кислых почв (рН 4,7—4,8) внесение солей кальция (карбоната, сульфата, фосфата и гидроокиси) снижает поглощение стронция растениями гороха. На слабоокисленных почвах (рН 6,2) эти соединения значительного влияния на поглощение стронция не оказывают.

Значительно больше по сравнению с кальцием снижают поглощение меченого стронция (Sr^{90}) растениями гороха соли калия и натрия (гидроокиси, карбонаты, фосфаты), причем

как на кислой, так и на слабокислой почвах. Предварительное выдерживание растений гороха в среде с избытком фосфатных или силикатных солей (Na_2HPO_4 или Na_2SiO_3) уменьшает поглощение Sr^{89} и тормозит передвижение его в надземные органы. Особенно сильное влияние оказывает предварительная обработка растений гороха в растворе Na_2SO_3 . В этом варианте передвижение Sr^{89} из корней в надземные органы полностью прекращалось (Sakgucki, Tokashi, 1965). Иная картина наблюдалась в опытах с предварительной обработкой растений гороха раствором, содержащим NaNO_3 . Избыток в среде NaNO_3 не влиял ни на поглощение Sr^{89} , ни на его передвижение в надземные органы. Автор связывает разное действие изученных ионов с возможностью образования, с одной стороны, нерастворимых фосфатных или силикатных солей, а с другой — $\text{Sr}(\text{NO}_3)_2$, который является соединением легко растворимым.

Представляют интерес данные по изучению влияния отношения содержания стронция и кальция в питательной среде на распределение их в клеточных структурах надземных и подземных органов растений гороха (Myttenaere, 1964). Опыты автора с выращиванием растений на полной питательной смеси с различным отношением Sr/Ca и с добавлением Sr^{85} и Ca^{45} показали, что при низкой величине отношения Sr/Ca в среде активность Sr^{85} в клеточных стенках больше, чем в клеточном соке (в 25 раз в надземных органах и в 200 раз в корнях). Содержание Ca^{45} при всех значениях отношения Sr/Ca было больше в клеточных стенках, чем в клеточном соке. Это относилось как к корням, так и к надземным органам.

В работе Н. М. Шкварук и С. Е. Сопатого (1965) приводятся данные по влиянию микроэлементов на обмен веществ растений гороха, в частности, на изменение активности ферментов. В начале развития растений гороха наиболее высокая активность каталазы в листьях наблюдалась в вариантах с кобальтом и молибденом — соответственно по вариантам 17,6 и 17,55 мл 0,1 н. KMnO_4 против 13,75 в контроле. В середине вегетации помимо этих вариантов высокая активность наблюдалась по меди. В конце вегетации самая высокая активность каталазы была по кобальту и меди и несколько меньше по молибдену. В корнях растений гороха в начале и в середине вегетации самая высокая активность пероксидазы была в вариантах с цинком и марганцем, в конце вегетации — по марганцу и молибдену. Таким образом, эффективность действия микроэлементов на ферментативную активность зависит от фазы развития растения.

Согласно исследованиям К. Г. Врублевской (1964), в корнях растений бобов под влиянием молибдена увеличивается активность пероксидазы и полифенолоксидазы на всех фазах развития, кроме цветения.

Повышение активности окислительных ферментов под действием ряда микроэлементов свидетельствует о влиянии последних на интенсивность дыхания (Дарменко, Кошлак, 1965). Кроме этого микроэлементы оказывают положительное влияние на содержание хлорофилла и каротина в листьях бобовых (Петербургский, Тормасова, 1965; Данисьевский, Навроцкая, 1965).

Под влиянием микроэлементов изменяются углеводный и белковый обмен растений, в том числе и зернобобовых. Внесение молибдена в среду приводит к усилению гидролиза запасных углеводов в семядолях прорастающих семян, ускоряется передвижение их в молодые растущие органы растения. Кроме того, молибден способствует более быстрому использованию сахаров в процессе синтеза аминокислот, в результате чего интенсифицируется образование белка в листьях и корнях растений, в частности у бобов (Врублевская, 1964).

Как известно, в практике сельского хозяйства нашел широкое применение метод предпосевной обработки семян бобовых и других культур солями микроэлементов. Однако механизм действия микроэлементов на прорастающие семена остается пока мало изученным. В опытах В. В. Вершининой (1963) при опрыскивании растений бобов растворами микроэлементов и некоторых физиологически активных веществ наблюдалось увеличение содержания сахаров в листьях и уменьшение крахмала. В опытах А. Г. Чуйкова и Л. В. Петраковой (1967) намачивание перед посевом семян бобов в растворе микроэлементов бора, цинка и марганца содействовало увеличению белкового азота в урожае соответственно на 21, 19 и 10%.

Данные по влиянию микроэлементов на рост и развитие растений гороха имеются в работе Н. М. Шкварук и С. Е. Сопатого (1965). Применение микроэлементов под горох (сорт Рамонский 77), выращиваемый на деградированном черноземе, оказывало заметное влияние на всхожесть семян и ростовые процессы. Особенно заметное увеличение вегетативной массы гороха было при обработке семян цинком и кобальтом, меньшее влияние оказывали медь, молибден и марганец. В вариантах с внесением марганца, кобальта и цинка у растений гороха увеличивалась высота, особенно в период массового плодообразования. Молибден, марганец и цинк стимулировали образование цветков — количество их на 1 м² соответственно составляло 593, 586 и 549 при 543 в контроле.

Близкие результаты были получены в опытах В. С. Данисьевского и В. Ф. Навроцкой (1965), проводимых на слабовыщелоченных черноземах. Авторы указывают, что в начальный период развития растений гороха микроудобрения не оказывают заметного влияния. Положительное действие их, как

правило, начинается с фазы цветения. Наибольший эффект по зеленой массе дает молибден (без нитрагина и с нитрагином), а также бор и цинк при совместном внесении их с нитрагином. Влияние других микроэлементов оказалось менее эффективным. Микроэлементы, особенно молибден и бор, оказывают положительное влияние на листообразование у растений гороха. Увеличение сухой массы листьев происходит не только за счет их величины, но и количества. Молибден действует положительно на рост растений люпина, однако его действие в большинстве случаев уступает действию бора (Резникова, 1950; Гарбузова, 1955; Майсурян, 1962; Чернышенко, 1963; Мироненко, 1965, и др.).

В опытах А. В. Мироненко (1965) (полевые и вегетационные) при внесении борной кислоты в почву у люпина желтого к началу цветения длина корневой системы увеличивалась по сравнению с контролем на 41,6 и 37,7%, количество боковых корней — на 27—30%. Общий вес корневой системы растений по отношению к контролю составлял 120—145%. Кроме того, бор вызывал увеличение активной поверхности корня. Аналогичные, но менее сильно выраженные, изменения в росте корневой системы имели место и у люпина узколистного. У люпина желтого наблюдалось увеличение и общего веса листьев. Причину такой необходимости бора для роста корневой системы М. Я. Школьник видит в сильном влиянии его на передвижение сахарозы, специфическое значение которой для роста корней доказано рядом авторов (Школьник, Макарова, 1957).

В опытах В. А. Чернышенко (1963) на кислой дерново-подзолистой почве при внесении разных форм борных удобрений развитие растений кормового люпина ускорялось на 10—12 дней. Ускорение в развитии и созревании семян узколистного люпина на 6—10—12 дней (в годы, разные по метеорологическим условиям) отмечалось также при внекорневой подкормке растений 0,7%-ным раствором буры в фазы бутонизации и цветения. Растения отличались более быстрым ростом, в результате чего к концу вегетации накапливали больше сырого вещества, чем контрольные (Майсурян, 1962). Однако имеются данные и о том, что бор не оказывает существенного влияния на рост и развитие люпина на дерново-подзолистой почве легкого механического состава (Савинов, Амосова, Лаптева, 1965).

В таблице 85 приведены данные по влиянию микроудобрений не только на урожай зеленой массы, но и семян (горох сорт Рамонский 77).

При выращивании растений гороха в условиях слабощелоченных черноземов наиболее эффективным по повышению урожая семян оказался молибден. Марганец и бор также давали прибавку урожая, однако по сравнению с молиб-

Влияние микроэлементов на урожай надземной массы
и семян гороха (в ц/га)
(по Данисьевскому и Навроцкой, 1965)

Варианты опыта	Зеленая масса (налив зерна)	Зерно		
		1962 г.	1963 г.	среднее за два года
Без удобрений (контроль)	183	—	26,2	26,2 за год
Нитрагин	232	24,5	25,9	25,2
Марганец+нитрагин	214	26,4	28,2	27,3
Молибден+нитрагин	251	28,2	29,3	28,7
Бор+нитрагин	257	25,4	27,5	26,5
Медь+нитрагин	218	24,7	26,6	25,6
Цинк+нитрагин	241	24,9	26,8	25,8
Марганец	217	—	27,5	27,5 за год
Молибден	225	—	29,9	29,9 »

деном она была значительно меньше, а по меди и цинку совсем отсутствовала.

На люпин молибден во многом действует так же, как бор. Однако на росте корневой системы он сказывается меньше. Так, в условиях полевых опытов на подзолистой супесчаной почве молибден при внесении в почву у желтого люпина вызывал увеличение длины корневой системы к началу цветения на 18% и веса корневой системы на 20%; у узколистного люпина увеличивался только сухой вес корневой системы (Мироненко, 1965). Вес надземной массы люпина желтого в начале цветения превышал контроль на 25% (почти одинаково с бором). Положительное влияние молибдена на рост люпина наиболее четко проявляется в период от всходов до закладки репродуктивных органов.

Эффективность действия молибдена на урожай бобовых растений зависит от почвенных условий выращивания, в частности от кислотности. В. И. Иванова (1965) изучала эффективность обработки семян гороха молибденом в разных почвенных условиях Хмельницкой области. Более высокая эффективность действия молибдена наблюдается на почвах с повышенной кислотностью. Урожай гороха в зависимости от плодородия почвы при обработке семян молибденом повышается на 14—28%. На черноземных почвах с рН 6,2—6,4 действие молибдена было снижено, а в отдельных случаях горох совсем не отзывался на молибден. Кроме того, автор указывает на значение способа обработки семян молибденом: эффективность молибдена выше при намачивании семян, чем при сухой обработке.

Иные результаты были получены с люпином желтым, который при выращивании на сильно кислых почвах очень слабо

или совсем не реагирует как на внесение извести, так и на молибден. Причиной этого, по предположению авторов, является высокое содержание подвижного алюминия в почве.

Интересные данные получены Н. М. Андреевой в опытах по изучению влияния разных микроудобрений на урожай семян люпина желтого и на содержание в них белка и алкалоидов (табл. 86).

Таблица 86

Влияние микроэлементов на урожай зерна, накопление белка и алкалоидов в люпине желтом (по Андреевой, 1964)

Вид и доза удобрений, г на сосуд	На легкой суглинистой почве			На песчаной почве		
	урожай зерна, г на сосуд	содержание, %		урожай зерна, г на сосуд	содержание, %	
		белка	алкалоидов		белка	алкалоидов
Без удобрений	11,74	36,61	0,0215	15,39	35,62	0,0188
Молибденовокислый аммоний 0,0593	13,32	37,47	0,0182	16,68	36,47	0,0174
Сернокислый кобальт 0,0593	12,50	36,13	0,0184	15,91	36,57	—
Фосфоритная мука 0,79, каннит 0,945	15,99	37,33	0,0195	19,40	36,28	0,0136
То же + молибденовокислый аммоний 0,0593	17,36	38,21	0,0171	20,75	35,18	0,0138
То же + сернокислый кобальт 0,0593	18,05	37,30	0,0177	20,25	35,48	0,0156
То же + борная кислота 0,021	19,51	36,77	0,0179	21,37	35,81	0,0141
То же + сернокислая медь 0,014	19,16	39,39	0,0183	21,04	36,91*	0,0130

* Данные за 2 года (1960—1961).

Как видно из таблицы, наибольшее влияние на урожай зерна оказали бор и медь, меньшее — молибден; кобальт почти не дал положительных результатов. На накопление белка и снижение алкалоидов в зерне микроэлементы (молибден и медь) оказали заметное влияние только на суглинистой почве.

На повышение урожая зерна и улучшение его качества (белковость и алкалоидность) у разных видов люпина при разных способах применения бора и молибдена указывают и другие авторы (Резникова, 1950; Гарбузова, 1955; Майсунян, 1962; Мироненко, 1965; Погодина и Никифорова, 1965, и др.).

В то же время на дерново-подзолистой почве Кировской области и на легкосуглинистой почве Черниговской области

при наличии высокой кислотности (Петербургский и др.) не было установлено положительного действия молибдена на урожай семян люпина. Некоторые противоречивые данные имеются и по влиянию марганца, меди и цинка.

Эффективное действие марганца, одинаковое с бором, обнаружилось при внекорневой подкормке раствором сернокислого марганца в начале цветения растений желтого кормового люпина. Урожай семян при этом повысился на 2,4 ц/га, сбор сырого протеина — на 28,5%. При опудривании семян прибавка урожая семян составила лишь 0,5 ц/га, однако сбор протеина увеличился на 21,4% (Барышполь, Волинская, 1965).

В работах А. В. Мироненко марганец, как и медь (в невысоких дозах), в условиях супесчаных почв не оказывали заметного действия на биосинтез и накопление белков и алкалоидов как в желтом, так и узколистном люпине. Увеличение дозы марганца до 10 кг/га повышало содержание алкалоидов в люпине.

Желтый кормовой люпин оказался не отзывчивым на внесение кобальта как на суглинистой, так и на супесчаной почве (Андреева, 1964). Иной результат получен Г. П. Бадиной (1963) при смачивании раствором кобальта семян узколистного люпина (сорт Беняконский) в опытах на дерново-слабоподзолистой суглинистой почве. При этом была получена наибольшая прибавка зеленой массы (по сравнению с бором и молибденом), увеличился урожай семян и их белковость.

В опытах Т. Н. Погодиной и И. Л. Никифоровой (1965) цинк оказал отрицательное действие на урожай семян белого люпина как при внекорневой подкормке, так и при обработке семян.

Таким образом, разная отзывчивость на микроэлементы имеет место не только у разных, но и у одних и тех же видов бобовых растений. По-видимому, противоречивость результатов связана, помимо различий в биологических особенностях видов, со свойствами почвы, дозами и способами внесения микроэлементов.

ВОДООБМЕН ЗЕРНОБОБОВЫХ КУЛЬТУР

Наличие воды в клетках, тканях и органах растения является обязательным условием их существования. Известно, что содержание воды в клетках растений достигает 70—80 и даже 90%.

Большинство видов зернобобовых растений являются требовательными к влаге, особенно в начальный период онтогенеза, о чем можно судить по большой набухаемости семян, а также по количеству воды, необходимой для создания единицы сухого вещества. Например, для набухания семян гороха

требуется 110—115% воды от веса самих семян. Установлено, что в зависимости от наличия всех других необходимых факторов (света, температуры, питательных веществ и т. п.) растения гороха на создание 1 кг сухого вещества затрачивают от 235 до 1658 кг воды (Федотов, 1960). О большой требовательности зернобобовых растений к воде можно судить и по отношению их к условиям влажности почвы в течение онтогенеза. Так, для кормовых бобов в начале вегетации более благоприятной для накопления вегетативной массы и образования сухого вещества является влажность почвы 65% от полной влагоемкости, а к концу вегетации 85% (опыты проводились на торфяной почве). Повышение влажности почвы с 65 до 85% в период образования соцветий, и особенно в период образования бобов, вело к заметному увеличению накопления сухого вещества листьев, стеблей и особенно бобов; снижение влажности до 45% отрицательно сказывалось на развитии растений (Терентьев, Смирнова, 1966).

Для получения максимального урожая зеленой массы сои необходимы следующие условия влажности почвы. В период от всходов до цветения — 70% от общей влагоемкости, в период от цветения до образования плодов — 80%. Во время созревания семян потребность к влаге снижается до 60—70% (Жайлибаев, Хасенов, 1966).

Известно, что не только разные виды, но и формы, относящиеся к одному и тому же виду, по реакции их к фактору влажности неодинаковы. П. Ф. Львова (1937) по реакции растений гороха к дефициту влаги установила два типа. Первый тип непонижающий. К нему относятся формы, ткани листьев которых при длительном недостатке влаги сохраняют тургор. Это азиатский и закавказский подвиды, характеризующиеся мелкими листьями. В пределах типа установлено четыре подтипа, различающиеся между собой по реакции на засуху в различные фазы вегетации. 1-й подтип включает формы псевдоазиатской эколого-географической группы (из Ирана, Сирии, Палестины). После завядания в ранний период (5—6 листьев) и последующего полива растения сильно кустятся, дают высокий урожай зеленой массы, однако недостаток влаги сказывается отрицательно на урожае семян. 2-й подтип включает формы афганской эколого-географической группы. Недостаток влаги в начальный период развития этих растений приводит к снижению урожая как зеленой массы, так и семян. В фазу налива растения имеют среднюю засухоустойчивость. 3-й подтип — индийская эколого-географическая группа. Растения во все фазы развития являются засухоустойчивыми. 4-й подтип включает закавказский подвид гороха. Растения устойчивы к засухе в первый период развития (фаза 5—6 листьев), сильно страдают от засухи во время цветения и среднеустойчивы в фазе плодообразования.

Второй тип — поникающий. При недостатке влаги листья растений этого типа быстро теряют тургор и поникают. Сюда входят в основном широколиственные сорта и формы. В пределах типа выделяют три подтипа. 1-й подтип включает сорта среднезасухоустойчивые во все периоды онтогенеза. Это представители средиземноморской эколого-географической группы. 2-й подтип объединяет формы, засухоустойчивые в фазе цветения и менее устойчивые к засухе в период, предшествующий цветению, и в фазе плодообразования. Это европейская эколого-географическая группа. Растения 3-го подтипа (эфиопская эколого-географическая группа) засухоустойчивы в фазе 5—6 листьев и менее устойчивы в последующие периоды.

Известно, что водообмен растений включает: поглощение воды, передвижение поглощенной воды и ее испарение (транспирацию). У различных групп эти основные процессы проходят по-разному. Сведения о поглощении и передвижении воды по клеткам, тканям и органам зернобобовых растений в литературе очень незначительны и относятся в основном к процессам набухания семян. В этом отношении представляют интерес исследования К. Коста и Б. Б. Вартапетяна (1965) с использованием тяжелоокислородной воды. Установлено, что скорость обмена воды в семенах значительная, особенно в поверхностных слоях семени. За один час обновляется более 50% воды, находящейся в семени. Авторы указывают, что скорость обмена молекул воды, входящих в состав гидратных оболочек коллоидов, настолько велика, что ее трудно регистрировать в опытах.

Опыты с применением меченой воды H_2O^{18} показали, что из всех органоидов клетки — вакуолярный сок, протоплазма и хлоропласты — последние имеют более стабильный водный запас, менее подверженный временным нарушениям при завядании. Наибольшую лабильность водного запаса имеет фракция вакуолярного сока, что выражается в ее значительном обогащении H_2O^{18} (Васильева, Буркина, 1963). Г. В. Лебедев (1959) указывает, что подвижной и легко обмениваемой является не только свободная, но и удерживаемая биокolloидами клеток связанная вода.

Сравнительная характеристика разных видов бобовых культур по водообмену имеется в работе И. А. Кенесариной (1966). Автором исследовалась сравнительно большая коллекция видов и сортов бобовых культур — бобы конские, горох посевной, чина посевная, соя и нут (20 сортов). Изучалось содержание общей и связанной воды, а также водоудерживающая способность тканей растений и интенсивность транспирации (опыты проводились в полевых условиях в Казахстане в 1965 г.). По данным этих опытов, содержание общей воды у бобов и гороха колеблется в пределах 85—87%, у чины — 83—84%, у сои 76—80%, у нута — 78,3%. Различия

между сортами не превышали 1—4%. С наступлением цветения содержание общей воды у всех культур понижается. Амплитуда изменения содержания воды по периодам онтогенеза составляет: у бобов — 2—7%, у гороха — 4—13, у сои — 1—3%. Содержание общей воды у нута в онтогенезе почти не изменяется.

По содержанию связанной воды бобовые культуры расположились в следующем возрастающем порядке: бобы, горох, чина, соя (сорт Крушуля), нут (табл. 87).

Сорта сои Пирамидальная и Высокостебельная содержат сравнительно мало связанной воды. Самое высокое содержание связанной воды у нута. У него почти половина всей воды приходится на фракцию связанной воды. Почти у всех видов количество связанной воды увеличивается в фазу цветения и уменьшается к моменту созревания. Исключение составляют соя и нут, у которых во время цветения содержание связанной воды понижается, особенно у нута.

Водоудерживающая способность самая низкая у нута и наибольшая у сои, горох и чина занимают среднее положение (табл. 88).

Данные по интенсивности транспирации представлены в табл. 89. Анализируя их, можно видеть, что не только виды, но и сорта в пределах одного вида довольно четко отличаются

Таблица 87

Содержание связанной воды у различных видов бобовых культур (в % от веса сырого вещества) в 12 час (по Кенесариной, 1966)

Вид, сорт	17/V	19/VI	7/VII
Бобы литовские	15,8	23,7	—
» белорусские	14,2	22,2	—
» Йггева	16,0	18,3	—
» латвийские	13,8	16,2	—
» ГДР	10,1	21,3	—
» Примус	—	24,9	—
» Пылдуба	17,8	24,9	—
» Черные (ВИР)	—	23,9	—
» Кляйне Тюринген	24,6	24,3	—
Горох Йггева Кирыо	16,0	25,1	5,6
» Виктория Штрубе	22,0	23,5	6,6
» Укосный	17,0	25,3	20,1
» Кийр	15,7	25,6	17,8
Чина Саранская	26,8	28,5	—
» Шадринская	—	27,4	8,4
» Степная	21,9	28,8	—
Соя Крушуля	—	41,1	17,5
» Высокостебельная	24,1	24,1	7,4
» Пирамидальная	—	21,1	9,3
Нут Днепровский 1	42,1	27,7	39,3

Водоудерживающая способность у различных культур
(в % потерянной воды от первоначального веса)
(по Кенесариной, 1966)

Вид, сорт	Длительность завядания, час			
	1	2	3	4
Нут Днепровский 1	2,0	5,5	6,6	9,0
Чина Шадринская	6,0	15,1	18,4	23,9
» Саранская	9,6	17,0	19,3	24,3
» Степная	15,4	25,8	29,4	35,8
Горох Укосный	5,6	16,1	19,5	25,8
» Виктория Штрубе	12,1	20,7	24,0	30,1
» Кийр	6,4	18,8	24,0	31,0
» Йыгева Кирью	13,4	23,2	27,1	33,1
Соя Крушуля	21,3	31,8	36,0	43,3
» Высокостебельная	14,5	36,5	40,4	48,0
» Пирамидальная	45,0	69,0	65,6	70,0

по интенсивности транспирации. Сортные различия по транспирации наиболее существенны у бобов, особенно в начальный период онтогенеза. В период цветения транспирация уменьшается и различия между сортами сглаживаются.

У гороха транспирация выше, чем у бобов. По мере развития растений, так же как у бобов, транспирация понижается, начиная с фазы цветения. Такая же картина наблюдалась и у чины. Интенсивность транспирации у сои выше, чем у бобов, гороха и чины; самая высокая транспирация у нута. В отличие от других видов, растения сои и нута в период цветения не сокращали, а, наоборот, увеличивали транспирацию.

На основании изучения водного режима у ряда сортов бобов Кенесарина пришла к выводу, что позднеспелые сорта имеют более высокую транспирацию, чем раннеспелые.

Таким образом, по характеру водообмена имеются различия не только между видами, но и между сортами внутри вида, причем эта разница может быть не меньше, чем между отдельными видами, относящимися даже к разным родам. Последнее положение следует учитывать при выборе объектов для исследования.

Для сопоставления различных показателей, характеризующих водный режим бобовых культур, можно расположить их в следующем возрастающем порядке:

по интенсивности транспирации — бобы, горох, чина, соя, нут;

по содержанию общей воды — нут, соя, чина, горох, бобы;

по содержанию связанной воды — бобы, горох, чина, соя, нут;

Интенсивность транспирации разных видов и сортов бобовых растений (в мг/час), средняя дневная из 40—60 определений (по Кенесариной, 1966)

Вид, сорт	15/V	19/VI	6/VII
Бобы литовские	790	788	—
» белорусские	796	755	—
» Йыгева	813	470	—
» латвийские	893	705	—
» ГДР	882	872	—
» Примус	992	710	—
» Пылдуба	1078	857	—
» Черные (ВИР)	1090	752	—
Горох Йыгева Кирыю	1344	1280	1180
» Виктория Штрубе	1455	1426	270
» Укосный	—	1651	1131
» Кийр	1633	1230	942
Чина Саранская	1420	1041	945
» Шадринская	1584	1232	982
» Степная	1715	1700	1431
Соя Крушуля	—	1420	1470
» Пирамидальная	—	1642	1700
Нут Днепровский I	1910	2054	940
» Высокостебельный	—	1610	1960

по водоудерживающей способности — соя, горох, чина, нут.

С характером водного режима и коллоидно-химическими особенностями клеток растений, в том числе и зернобобовых, связана различная засухоустойчивость этих культур.

Изучение физиологических особенностей засухоустойчивости различных сортов сои позволило установить, что устойчивые к дефициту влажности сорта характеризуются: 1) большим содержанием связанной воды; 2) более высокими показателями концентрации и осмотического давления клеточного сока; 3) способностью более прочно удерживать воду в процессе завядания, в результате чего дефицит влаги у них меньше; 4) более высоким порогом коагуляции белков; 5) способностью быстрее и полнее восстанавливать тургор после увядания; 6) сохранением более высокой синтезирующей деятельности при засухе и сравнительно высокой продуктивностью (Лукина, 1964).

Водообмен зернобобовых растений, как и другие физиологические процессы, зависит от условий среды, в частности от минерального питания.

В работе Н. Г. Азимовой (1965) приводятся результаты опытов по изучению вопроса о взаимосвязи водоудерживающей способности тканей листа с ростом растений гороха при

разных режимах питания (полевые опыты в засушливых условиях по схеме NPK, NK, NP, PK, известь и контроль) (табл. 90).

Результаты опытов показали, что в начальный период вегетации выход воды из листьев в гипертонический раствор сахарозы при расчете на сырой вес по всем вариантам опыта не превышал 20%. В фазу цветения, когда происходил интенсивный рост стебля, выход воды увеличился, особенно по вариантам NPK, NK и NP, до 27—28%. В конце вегетации, когда фотосинтетическая активность становится ниже, выход воды из листьев в гипертонический раствор резко снижается и водоудерживающая способность (ВС) листьев повышается. Таким образом, наиболее низкая водоудерживающая способность листьев растений гороха приходится на период интенсивного роста растений и связана с цветением.

Таблица 90

Водоудерживающая способность тканей листа гороха при разных режимах питания (по Азимовой, 1965)

Варианты опыта	18/VI, 11 час			29/VI, 13 час			12/VII, 11 час			Урожай, ц/га	
	общая влага, %	выход воды, %		общая влага, %	выход воды, %		общая влага, %	выход воды, %		зерна	соломы
		от сырого веса	от общей воды		от сырого веса	от общей воды		от сырого веса	от общей воды		
NPK	85,4	17,2	20,1	82,8	24,7	29,8	77,3	22,7	29,5	7,5	22,4
NK	85,0	20,0	23,5	83,5	23,7	28,4	76,5	11,8	15,5	8,3	17,2
NP	84,6	20,6	24,4	84,4	26,0	30,8	78,4	13,4	17,1	8,1	18,2
PK	84,7	21,7	25,6	82,4	24,9	30,2	77,7	14,1	18,1	8,9	16,0
Кальций	86,5	18,5	21,4	81,6	27,7	33,9	75,2	21,9	29,2	10,4	20,0
Контроль	85,8	19,4	22,6	84,5	28,4	33,6	78,8	15,4	19,9	9,9	20,6

Уменьшение количества общей воды в растениях с 18 июня по 12 июля происходило по-разному: на фоне с кальцием — на 11,3%, а по остальным вариантам в среднем на 7,4%. В варианте с кальцием, несмотря на засушливые условия года, был получен самый высокий урожай семян и соломы. Учитывая это, автор считает, что при внесении кальция в почву имеющийся запас воды растениями использовался более рационально.

Азотные удобрения положительно влияют на рост растений, но в условиях засухи растения этих вариантов оказались менее устойчивыми, в связи с чем снизился урожай. Фосфорно-калийные удобрения повысили водоудерживающую способность тканей листа и усилили устойчивость растений против обезвоживания в период засухи.

Имеются данные по влиянию высоких концентраций ростовых веществ на поглощение воды растениями гороха (Козинка, 1966). Исследование поступления воды (потометрическим методом) растениями гороха после проникновения высококонцентрированных растворов 2-метил-4-хлорфеноксиуксусной кислоты (МХФУ) в корневую систему показало, что концентрации от 10^{-2} до 10^{-5} М вызывают резкое ингибирование поглощения воды. Срок наступления ингибиции зависит от концентрации ростового вещества. При концентрации 10^{-2} М внезапное уменьшение поглощения воды начиналось уже через 10 мин после применения ростового вещества. Со снижением концентрации время наступления ингибиции отдалось. Однако внезапный характер действия сохранялся. Опыты на срезаемых растениях гороха дали близкие результаты, хотя подавление поглощения воды проявлялось не так четко и внезапно, как на целых растениях.

Таблица 91

Содержание свободной и связанной воды в листьях кормовых бобов в фазу цветения (1963 г.)
(по Ситниковой, 1966)

Варианты опыта	Общее содержание воды, %	Содержание свободной воды, %	Содержание связанной воды, %	Отношение свободной воды к связанной
Обработка дистиллированной водой (контроль)	83,8	34,4	49,4	0,70
Обработка гиббереллином	84,7	51,6	33,1	1,57
Обработка гетероауксином	83,4	34,6	48,8	0,71
Обработка смесью гиббереллина и гетероауксина	83,0	38,2	44,8	0,94

Ростовые вещества оказывают влияние также на содержание свободной и связанной воды в листьях, в частности у бобов. Измерения свободной и связанной воды у бобов под влиянием обработки растений растворами гиббереллина, ауксина и их смесью показали, что количество свободной воды у опытных растений увеличивается, а связанной — снижается (табл. 91), что может быть обусловлено усилением физиологических процессов.

Растения, обработанные регуляторами роста, в условиях достаточного увлажнения более активно, чем контрольные, поглощают воду корнями, но в то же время и с большей легкостью отдают ее в процессе транспирации. Из сопоставления плача и транспирации растений бобов явствует, что эти процессы у них взаимосвязаны: более интенсивному плачу соответствует и более интенсивная транспирация. В засушливых же условиях такой закономерности не наблюдается: плача у

бобов не обнаруживалось и дневной ход транспирации резко изменялся. У опытных растений по сравнению с контрольными интенсивность транспирации была снижена.

Кроме действия ростовых веществ в литературе имеются краткие сведения о действии ди- и трикарбоновых кислот на водообмен растений гороха (Землянухин, Аксенова, 1964). Обработка 10-дневных этиолированных проростков и 14-дневных зеленых проростков гороха сорта Рамонский сахарный растворами яблочной, фумаровой и янтарной кислот в концентрации 0,0001 и 0,0005 М вызывала увеличение поступления воды в клетки, а концентрации 0,001 и 0,005 М ингибировали этот процесс. Причем стимулирование поступления воды слабыми растворами кислот в зеленые проростки было сильнее, чем в этиолированные.

Содержание свободной и связанной воды у бобов изменяется также под влиянием уровня аэрации среды, в которой растут растения. Так, в опытах В. Е. Петрова (1963) с понижением содержания кислорода в атмосфере ниже 13% количество свободной воды уменьшалось, а связанной — возрастало. Причину этих явлений автор видит в изменениях энергетических свойств растений.

Большое влияние на водообмен растений оказывают физико-химические свойства почвы, но, к сожалению, эти вопросы у зернобобовых культур изучены недостаточно.

ЛИТЕРАТУРА

- Адамова Ю. П. Сб. тр. аспирантов и молодых ученых. ВИРА, 1964, 5 (9).
Аксенова Н. Г. Сб. тр. Казанск. ун-та, Казань, 1965. Аксенова Н. П. Физиол. раст., 1961, 8, вып. 3. Александров В. Г. Бот. журн. СССР, 1935, 20, 6; *Анатомия растений*. М., «Сов. наука», 1954.
Александров В. Г., Яковлев М. С., Климошкина М. В. Бот. журн., 1947, 32, 4. Андреева Н. М. Сб. «Селекция и семеноводство кормовых люпинов». М., «Колос», 1964. Анисимов А. А. Физиол. раст., 1959, 6, 2. Апрелева М. С. Сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961. Асаров Х. К. Докл. ТСХА, Агробиохимия, Физиол. раст. и почв., 1965. Асаров Х. К. и Екименко Н. Н. Докл. ТСХА, 1963, вып. 89. Атрашкова Н. А. Труды ВИУА, 1964, 43. Аэров И. Л. Сб. «Пути повышения интенсивности и продуктивности фотосинтеза». Киев, «Наукова думка». Бадина Г. В. Зап. Ленинград. с.-х. ин-та, 1963, 90, вып. 4. Барбацкий С. Люпин. М., ИЛ, 1959. Барышполь О. Я., Вольтская У. М. Сб. «Применение микроэлементов в сельском хозяйстве». Киев, 1965. Беликов И. Ф. Физиол. раст., 1955, 2, вып. 4; сб. «Пробл. фотосинтеза». М., Изд-во АН СССР, 1959; Физиол. раст., 1961, 8, вып. 3; Сб. «Физиология сои и картофеля на Дальнем Востоке». М., Изд-во АН СССР, 1963. Беликов И. Ф., Костецкий Э. ДАН СССР, 1958, 119, 6. Беликов И. Ф., Пирский Л. И. Физиол. раст., 1966, 13, вып. 2. Беликов И. Ф., Четверикова Н. И. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 1964, 4, вып. 1. Березовский Ю. В. Автореф. канд. дисс. Л., 1967; Докл. ВАСХНИЛ, 1967, 3. Благовещенский А. В. Биохимические основы эволюционного процесса у растений. М., Изд-во АН СССР, 1950. Бриллиант В. А. Фотосинтез как процесс жизнедеятельности растений. Изд-во АН СССР,

1949. Брянцева З. Н., Киселев В. Е., Помазова Е. Н. Сб. «Физиологические механизмы регуляции приспособления и устойчивости у растений». Новосибирск, 1966. Бузовер Ф. Я. Сб. «Проблемы фотосинтеза». М., Изд-во АН СССР, 1959. Бушуева Т. М., Бере Э. П., Соловьева Л. Ф. Вестн. ЛГУ, 1964, 3. Бушуева Т. М., Есюнина А. И., Чайкина Л. Ф. Вестн. ЛГУ, 1961, 3. Бушуева Т. М., Семихатова О. А. и Бере Э. П. Бот. журн., 1963, 48, 11. Ваклинова С., Томова Н., Сеченска М., Глухова Е. Методий ионов Бълг. АН, 1966, 15. Велиханова Г. Ж., Гречухина О. А., Лебедева А. И. Физиол. раст., 1966, 13, вып. 12. Васильева Н. Г., Буркина З. С. Сб. «Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью». М., Изд-во АН СССР, 1963. Вайнштейн Е. А., Солдатенков С. В. Вестн. ЛГУ, 1965, 9. Вершинина В. В. Тр. Бот. сада им. Б. М. Козо-Полянского, 1963, Воронеж, 2. Вильдфлуш Р. Т. и Горбылева А. И. Сб. «Научн. тр. по известкованию дерново-подзол. почв». Минск, 1960. Вильямс В. В., Груздева Е. Ю. Докл. ТСХА, 1965, вып. 109, ч. 1. Вильямс В. В., Гуринович Л. К. Докл. ТСХА, 1965, вып. 109, ч. 1. Витриховский П. И. Автореф. канд. дисс. Киев, 1966. Власюк П. А. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963. Власюк П. А., Гродзинский А. М. Научн. тр. Укр. ин-та физиол. раст., 1958, 15. Вознесенский В. Л., Зеленский О. В. и Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М., «Наука», 1965. Воскресенская Н. П. Фотосинтез и спектральный состав света. М., «Наука», 1965. Воскресенская Н. П., Гришина Г. С. ДАН СССР, 1956, 106, 3. Физиол. раст., 1958, 5, вып. 2; Физиол. раст., 1960, 7, вып. 5; Физиол. раст., 1961, 8, вып. 6. Врублевская В. Г. Автореф. канд. дисс. Томск, 1964; Канд. дисс. Томск, 1964. Гавриленко В. Ф., Рубин Б. А. ДАН СССР, 1963, 148, 4. Га-таулина Г. Г. и Бережная Л. Г. Докл. ТСХА, 1966, вып. 122. Гжесюк Г., Суйка Э. Сб. переводов «Кормовые бобы за рубежом». М., Изд-во с.-х. лит-ры, журн. и плакатов, 1962. Гжесюк Г., Межвинская С., Суйка Е. Физиол. раст., 1962, 9, вып. 6. Годнев Т. Н. и Ефремова Р. В. ДАН СССР, 1960, 131, 6. Годнев Т. Н. и Шлык А. А. Сб. «Междунар. конф. по мирному использованию атомной энергии». Женева, 1955. Гришина Г. С., Воскресенская Н. П. ДАН СССР, 1963, 151, 2. Губарь Г. Д., Крейцберг О. Э., Кристалле С. Х. Сб. «Фотосинтез и продуктивность растений». Рига, 1965. Гукова М. М. Сб. «Люпин». М., Изд-во ТСХА, 1962. Гукова М. М., Моругина М. П. Докл. ТСХА, 1965, вып. 109, ч. 1. Гулякин И. В., Гукова М. М., Арбузова И. Н. Докл. ТСХА, 1965, вып. 109. Гунар И. И., Петров-Спиридонов А. Е. Изв. ТСХА, 1962, 1. Гюббенет Е. Р. Растение и хлорофилл. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1965. Гюббенет Е. Р. и Бажанова Н. В. ДАН СССР, 1955, 105, 3. Данисьевский В. С., Навроцкая В. Ф. Сб. «Применение микроэлементов в сельском хозяйстве». Киев, 1965. Дарменко М. С., Кошлак Л. Я. Сб. «Применение микроэлементов в сельском хозяйстве». Киев, 1965. Джеймс В. Дыхание растений. М., ИЛ, 1956. Евстигнеев В. Б. Сельскохозяйственная биология, 1967, 4. Ермолаева Е. Я. Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1953, сер. IV, эксп. бот., вып. 9. Жайлибаев К. Н., Хасенов Е. Х. Физиол. раст., 1966, 13, вып. 5. Жукова Г. Я. Бот. журн., 1963, 48, 9; Бот. журн., 1965, 50, 11. Журавлев Б. А. Автореф. канд. дисс. Иваново, 1966. Заленский О. В. Вопросы ботаники, 1954, 1. Землянхун А. А., Аксенова Н. П. Сб. «Регуляторы роста растений». Воронеж, 1964. Иванова В. И. Сб. «Применение микроэлементов в сельском хозяйстве». Киев, 1965. Ивченко В. И. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз. и мед.». Киев, 1966. Иорданов И. и Попов К. Изв. Ин-та физиол. раст. Бълг. АН, 1964, 14, 90. Иост Людвиг. Физиология растений. СПб., 1914. Калачева В. Я., Сисакян Н. М. ДАН СССР, 1964, 154, 5.

Кедров-Зихман О. К. Тр. ВИАУ, 1955, вып. 31; Сб. научных трудов по известкованию дерново-подзолистых почв. Минск, 1960. Кенесарина Н. А. Физиол. раст., 1966, 13, вып. 1. Киселев В. Е. Сб. «Физиологические механизмы регуляции приспособления и устойчивости у растений». Новосибирск, «Наука», 1966. Козьмина Н. П. и Наумова А. Т. Тр. Всесоюз. НИИ зерна и продуктов его переработки, 1963, 45. Козьмина Н. П., Наумова А. Т., Серебрякова Н. В. Сб. «Биологические основы повышения качества семян с.-х. растений». М., «Наука», 1964. Коломиец Н. Г. Зап. Харьк. с.-х. ин-та им. В. В. Докучаева, 1966, 57, вып. 94. Корецкая Т. Ф., Жолкевич В. Н. Физиол. раст., 1964, 11, вып. 1. Корнилов А. А. и Костина В. С. Физиол. раст., 1965, 12, вып. 3. Кост К., Вартапетян Б. Б. Физиол. раст., 1965, 12, вып. 3. Красновский А. А., Быстрова М. И. Биохимия, 1960, 25, вып. 1. Красновский А. А. и Кособуцкая Л. М. ДАН СССР, 1952, 35, 1; ДАН СССР, 1953, 91, 2. Кренке А. Н. Тр. Гл. бот. сада АН СССР, 1961, VIII. Кузнецова Н. Н. Сб. «Роль минеральных элементов в обмене веществ и продуктивности растений». М., «Наука», 1964. Лебедев Г. В. ДАН СССР, 1959, 128, 3. Лемпицкая В. К. Булл. по физиол. раст. Укр. НИИ физиол. раст., 1957, 1. Ленденская Л. Д. и Онокрийчук О. Т. О подвижной и связанной форме молибдена в растениях. Киев, «Наукова думка», 1965. Леонтьева А. Н. Уч. зап. Горьковск. ун-та, 1963, вып. 63. Лукина Л. Ф. Первая научная конференция молодых ученых биологов (тез. докл.). Киев, Изд-во АН УССР, 1964. Любименко В. Н. Избр. труды. Киев, Изд-во АН УССР, 1963. Любименко В. Н., Вильштеттер Р. Избр. труды. Киев. Изд-во АН УССР, 1963, 1. Любименко В. Н., Кузьменко Л. Н. Избр. труды. Киев, Изд-во АН УССР, 1963, 2. Магницкий К. П. Сов. агрономия, 1955, 2; Удобрения и урожай, 1957, 1. Маевская А. Н., Алексеева Х. А. Физиол. раст., 1966, 13, вып. 6. Майсурия Н. А. Сб. «Люпин». М., Изд-во ТСХА, 1962. Мартынова А. И., Казанович Я. Н., Мордасов М. А. Сельскохозяйственная биология, 1966, 1, 2. Миневич С. М. Кн. «Производство и использование люпина в сельском хозяйстве». Киев, 1959. Миневич С. М., Куновский В. И. Агрохимия, 1968, 2. Мироненко А. В. Физиология и биохимия люпина. Минск, 1965. Мосолова И. М., Бекина Р. М., Михайлова Е. С. и Сисакян Н. М. ДАН СССР, 1965, 164, 5. Молотковский Ю. Г., Жесткова И. М., Кашуро В. Ф. Журн. эволюционной биохимии и физиол., 1966, 2, 159. Мухин Е. Н. и Акулова Е. А. ДАН СССР, 1966, 167, 3. Наабер Л. Х., Захарьян И. Л. Бот. журн., 1961, 46, 8. Насыров Ю. С., Касьяненко А. Г. ДАН ТаджССР, 1965, 8, 5. Николаева М. К., Осипова О. П., Крылов Ю. В. ДАН СССР, 1964, 175, 2. Ничипорович А. А. Световое и углеродное питание растений (фотосинтез). М., Изд-во АН СССР, 1955. Ничипорович А. А., Строгонова Л. Е., Чмора С. Н., Бласова М. П. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. М., Изд-во АН СССР, 1961. Обручева Н. В. Научн. докл. высшей школы, биол. науки, 1958, 1. Осипова О. П. Физиол. раст., 1957, 4, вып. 1. Осипова О. П., Ашур Н. И., Фалуды-Даниэль. Физиол. раст., 1966, 13, вып. 6. Осипова О. П., Николаева М. К. Физиол. раст., 1964, 11, вып. 2. Пантелеев А. Н. Уч. зап. ЛГУ, 1955, вып. 39. Пейве Я. В. Руководство по применению микроудобрений. М., Сельхозгиз, 1963. Пейве Я. В., Жизневская Г. Я., Крауя А. Я. Физиол. раст., 1961, 8, вып. 4. Петербургский А. В. Сб. научных трудов по известкованию дерново-подзолистых почв. Минск, 1960. Петербургский А. В. и Нелюбова Г. Л. Кн. «Роль минеральных элементов в обмене веществ и продуктивности растений». Киев, «Наука», 1964. Петербургский А. В. и Сидорова Н. К. Изв. ТСХА, 1958, 3. Петербургский А. В. и Тормасова Е. Е. Докл. ТСХА, 1965, вып. 109. Погодина Т. Н., Никифорова И. Л.

Уч. зап. Петрозавод. ун-та, 1965, 13, вып. 3. Потапов Н. Г. и Саламатова Т. С. ДАН СССР, 1964, 157, 6; Физиол. раст., 1964, 11, вып. 5; Вестн. МГУ, биол. и почв., 1965, 1. Ржанова Е. И. Сб. «Биологический контроль в сельском хозяйстве». Изд-во МГУ, 1962. Ржанова Е. И., Ахундова В. А. Сб. «Экспериментальный морфогенез». Изд-во МГУ, 1963. Ржанова Е. И., Ахундова В. А., Дмитриева Г. А. Вестн. МГУ, биол. и почв., 1967, 4. Резникова А. Н. Советск. агрономия, 1950, 2. Рогалев И. Е. Сб. «Теор. основы регулирования минер. питания». М., «Наука», 1964. Ростовцева З. П. Физиол. раст., 1967, 14, вып. 3. Рубин Б. А. Физиология растений. М., «Сов. наука», 1954; Сельскохозяй. биология, 1967, 11, 4. Рубин Б. А., Арциховская Е. В., Озерецковская О. Л. Физиол. с.-х. растений. Изд-во МГУ, 1967. Рубин Б. А., Гавриленко В. Ф., Гужова Н. ДАН СССР, 1961, 140, 5. Рубин Б. А., Гавриленко В. Ф., Фаталиева С. М. Научн. докл. высшей школы, биол. науки, 1967, 5. Рубин Б. А., Ладыгина М. Е. Энцимология и биология дыхания растений. М., «Высшая школа», 1966. Рубин Б. А., Чернавина И. А., Михеева А. В. ДАН СССР, 1955, 105, 5. Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. М., Изд-во АН СССР, 1955. Сан-Пьетро Л. Сб. «Структура и функции фотосинтетического аппарата». М., ИЛ, 1962. Сапожников Д. И., Красовская Т. А. и Маевская А. Н. Сб. «Проблемы фотосинтеза». М., Изд-во АН СССР, 1959. Семихатова О. А. и Бушуева Т. М. ДАН СССР, 1963, 149, 4. Сисакян Н. М. Кн. «Молекулярная биология». М., «Наука», 1964. Сисакян Н. М., Кобякова А. М., Филиппович И. И. Биохимия, 1963, 28, вып. 6. Сисакян Н. М., Филиппович И. И. ДАН СССР, 1955, 102, 3. Сисакян Н. М., Филиппович И. И., Светайло Э. Н. ДАН СССР, 1962, 147, 2. Ситникова О. А. Физиол. раст., 1966, 13, вып. 2. Станков Н. З. Корневая система полевых культур. М., «Колос», 1964. Терентьев В. М., Смирнова Т. П. Сб. «Исследования по физиологии и биохимии растений». Минск, 1966. Тимирязев К. А. Избр. соч. М., Сельхозгиз, 1948. Трепачев Е. П. Агрохимия, 1967, 10. Трепачев Е. П., Атрашкова Н. А. Агрохимия, 1965, 9. Туркова Н. С. Дыхание растений. Изд-во МГУ, 1963. Удовенко Г. В. Агрохимия, 1965, 3. Удовенко Г. В., Урбанович Г. А. Агрохимия, 1964, 5. Узенбаева М. Е. Тез. докл. научн. конф. молодых исследователей, посвященной 20-летию Ин-та физиологии. Киев, 1966. Утенышев Ю. П. Докл. ТСХА, 1963, 89. Федотов В. С. Горох. М., Сельхозгиз, 1960. Феофанова Н. Д. Вестн. с.-х. науки, 1962, 9. Филимонова Л. Н. Докл. ТСХА, 1965, 108. Фишер Д. А., Лацис А. А. Сб. «Фотосинтез и продуктивность растений». Рига, 1965. Чайлахян М. Х., Баврина Т. В. Физиол. раст., 1957, 4; 4. Чернавина И. А. Сб. «Микроэлементы в жизни растений и животных». М., Изд-во АН СССР, 1952. Чесноков В. А., Рахимов Г. Вестн. ЛГУ, 1964, 3. Шаин С. С., Богданов П. И. и др. Свет и развитие растений. М., Сельхозгиз, 1963. Шарапо Б. З. Сб. «Селекция и семеноводство кормовых люпинов». М., «Колос», 1964. Шарапов Н. А. Люпин. М., Сельхозгиз, 1949. Шевчук В. Е. Изв. Иркутск. с.-х. ин-та, 1959, вып. 14. Шкварук Н. М., Солпатый С. Е. Сб. «Применение микроэлементов в сельском хозяйстве». Киев, 1965. Школьник М. Я., Макарова Н. А. Сб. «Биол. основы орошаемого земледелия». М., Изд-во АН СССР, 1957. Школьник М. Я. и Сааков В. С. Физиол. раст., 1964, 11, вып. 5. Шлык А. А. Метаболизм хлорофилла в зеленом растении. Минск, 1965. Шмук А. А. Успехи совр. биол., 1946, 21, вып. 1. Childress Charles C. Plant Physiol., 1965, 40, 4. Claus Heinz, Mortimer D. C., Gorham P. K. Plant Physiol., 1964, 39, 2. Fabian-Galan Georgeta. Rev. roumaine biol. Sér. bot., 1965, 10, 6. Heber U. Zs. Naturforschung, 1960, 15. Kozinka V. Biologia plantarum, 1966, 8(3). Kupke D. W., Huntington, Judith L. Scien-

ce, 1963, 140, 3562. Kurssanow A. L. *Planta*, 1934, 22, 2. Oota Jakito. *J. Bioch.*, 1953, 40, 3. Pate J. S. *Ann. Bot.*, 1966, 30, 117. Penny D., Stowe B. B. *Plant Physiol.*, 1966, 41, 2. Ragland T. E., Hackett D. P. *Plant Physiol.*, 1965, 40, 6. Thromer Stella L. *Austral J. Biol. Sci.*, 1965, 18, 3. Sakaguchi Takashi. *Plant and Cell. Physiol.*, 1965, 6, 4. Sisler, Edward C., Klein William H. *Physiol. plantarum*, 1963, 16, 2. Sironval C. *Physiologia Plantarum*, 1957, 10, 4. *Nature*, 1958, 182, 4643. Sugiura Masakiro. *Сѣкубуцучаку дзасси. Bot. Mag. Tokyo*, 1963, 76, 902. Wieckowki S. *Acta Soc. bot. Polon*, 1963, 32, 4.

УСТОЙЧИВОСТЬ ЗЕРНОБОБОВЫХ РАСТЕНИЙ К БОЛЕЗНЯМ

Грибные, вирусные и бактериальные болезни

Зернобобовые растения подвержены различным заболеваниям, из которых наиболее опасными являются грибные. Среди грибных возбудителей, вызывающих заболевания зернобобовых растений, преобладают специализированные, облигатные формы, поражающие или только один какой-нибудь вид или определенную группу культур.

К числу специализированных возбудителей относятся виды грибов из рода *Ascochyta*, вызывающие широко распространенное заболевание зернобобовых культур — аскохитоз. Пероноспороз, ржавчина, мучнистая роса и некоторые формы фузариоза также вызываются узкоспециализированными паразитами.

К неспециализированным возбудителям, поражающим не только бобовые, но и виды других семейств, относятся грибы, вызывающие различные гнили — гнили корней, белую и серую гнили, некоторые виды фузариоза.

Сравнительно широкое распространение облигатных возбудителей, по всей вероятности, связано со спецификой обмена веществ бобовых растений. Известно, что обмен веществ облигатных паразитов узко приспособлен к обмену растения-хозяина. В связи с этим содержание в клетках видов бобовых растений специфических белков, по-видимому, является одним из необходимых условий для развития паразитических организмов с узкой специализацией. С другой стороны, многие виды бобовых, характеризующиеся сравнительно большими величинами отношения белкового азота к небелковому, а следовательно высоким уровнем синтетических процессов, относятся к числу растений, способных активно сопротивляться заражению факультативными формами микроорганизмов.

Одним из распространенных грибных заболеваний зернобобовых растений является аскохитоз. Возбудителями это-

го заболевания являются несколько видов гриба рода *Ascochyta*. На посевах образцов гороха коллекции ВИРа в разных географических пунктах определены два возбудителя заболевания: *Ascochyta pisi* Lib., вызывающий бледнопятнистый аскохитоз, и *A. pinodes* Stone., вызывающий темнопятнистый аскохитоз (Макашева, 1964). Для обоих видов гриба основным питающим растением является горох, однако они могут поражать и другие виды зернобобовых растений. По данным А. Е. Чумакова, А. Б. Фраткина, Ю. И. Власова (1962), *A. pisi* помимо гороха является возбудителем аскохитоза у вики, чечевицы, фасоли и других бобовых растений; *A. pinodes* поражает чину, нут, пелюшку, вику, чечевицу, фасоль. Чечевица заболевает этой болезнью меньше, чем горох, а нут и чина еще реже (Поляков, Чумаков, 1963). Возбудителями аскохитоза у бобов в основном являются два вида — *Ascochyta Boltschaueri* Sacc. и *A. viciae* Lib. Соя поражается грибом *A. sojaecola*. Специфическими возбудителями аскохитоза чины являются *A. lentis* Wassil и *A. ervicola* Syd., вики — *A. punctata* Naumov.

Аскохитозом поражаются листья, стебли, бобы и семена растений. В местах поражения образуются округлые, с резким ободком пятна, содержащие точечное спороношение — пикниды. Пораженные листья засыхают и опадают. Семена в больших бобах развиваются щуплыми и бывают покрыты пятнами.

При оценке различных сортов гороха на поражаемость аскохитозом было установлено, что степень поражаемости связана с происхождением сорта. Исследованиями Р. Х. Макашевой (1964) показано, что образцы гороха из Афганистана, Индии, Ирана имеют очень высокую степень поражаемости аскохитозом. Автор отмечает, что весь азиатский подвид гороха характеризуется как неустойчивый к аскохитозу. В пределах двух других подвидов гороха — обыкновенного и закавказского наблюдается разнообразие форм по устойчивости к этому заболеванию. В пределах обыкновенного подвида более устойчивыми оказались формы с окрашенными цветками по сравнению с белоцветущими. Однако наличие или отсутствие антоциана не всегда определяет степень устойчивости к аскохитозу. Так, образцы гороха с антоциановой пигментацией, но без пергаментного слоя подвержены заболеванию аскохитозом сильнее, чем белоцветущие формы, имеющие хорошо развитый пергаментный слой.

Другим широко распространенным грибным заболеванием зернобобовых культур является фузариоз, который проявляется в основном в двух формах: трахеомикозном завядании и в виде корневых гнилей (Котова, Куприянова, Шекунова, 1964). Возбудителями этих заболеваний являются грибы рода *Fusarium*. На каждом виде зернобобовых растений парази-

тирует преимущественно свой специализированный вид гриба, но возможен переход форм с одной культуры на другую.

Симптомы заболевания зернобобовых растений фузариозом проявляются в том, что верхушка растений, а затем и все растение желтеет и завядает. Больные растения легко выдерживаются из почвы, а у основания стебля завядших растений проявляется белый или розовый налет спороношений гриба (Чумаков, Фраткин, Власов, 1962).

В зависимости от вида зернобобовых растений симптомы болезни несколько различаются. Заболевание гороха чаще всего проявляется в форме корневой гнили всходов, в увядании взрослых растений в фазы бутонизации и цветения, в поражении бобов и семян. У вики возбудитель сосредоточивается главным образом в коре корня и частично в тканях стебля, закупоривая сосудисто-проводящую систему растения. Больные растения вики имеют укороченные междоузлия, скрученные листья, в результате чего возникают уродливые формы.

Фузариоз нута выражается в общем увядании растений, а иногда в ломкости стеблей. Грибница развивается главным образом у основания стебля.

Пораженные растения чечевицы обычно засыхают еще в молодом состоянии, до начала цветения. В тех же случаях, когда поражение происходит во время цветения, резко снижается продуктивность растений.

Проявлению и развитию фузариозов во многих зонах способствуют высокие температуры воздуха и неустойчивый водный режим в почве во второй половине вегетации, а также нарушение правильного чередования культур.

Пероноспороз вызывается различными видами гриба *Peronospora*. Эта болезнь распространена гораздо меньше, чем аскохитоз и фузариоз. Горох и пелюшку поражает главным образом *Peronospora pisi* Sydow. Болезнь проявляется в виде коричневых пятен на листьях, прилистниках и черешках. Органы плодоношения гриба сосредоточены на пятнах с нижней стороны листа в виде налета серовато-фиолетового цвета. У пораженных растений ослабевают ростовые процессы, листья и бобы засыхают, семена бывают мелкими и щуплыми. Пероноспороз поражает не только горох, но и вику, бобы, чечевицу, чину, сою.

Грибы из родов *Colletotrichum* и отчасти *Kabatiella* вызывают антракноз, проявляющийся в образовании своеобразных пятен на листьях, стеблях, плодах и семенах зернобобовых растений. Фасоль, маш и другие близкие виды поражаются грибом *Colletotrichum indemuthianum* Br. et Cav. Антракноз фасоли снижает всхожесть семян, вызывает загнивание корней и приводит к гибели проростков. Возбудителем болезни у гороха является гриб *Colletotrichum pisi* Pat.

у сои — *C. glycinas* Hori. Антракноз узколистного люпина вызывается грибом *Glomerella cingulata* (Ston) Sp. et Schz.

Заболевание зернобобовых антракнозом наиболее широко распространено в северных районах с прохладным и влажным летом. Возбудитель зимует на растительных остатках, но может передаваться и с семенами.

Зернобобовые растения повсеместно поражаются узкоспециализированными паразитами из рода *Uromyces*, вызывающими ржавчину. Основные возбудители ржавчины зернобобовых культур (по Чумакову, Фраткину, Власову, 1962) следующие:

Кормовые бобы	— <i>Uromyces fabae</i> D. B. f. <i>viciae fabae</i>
Чечевица	— <i>U. fabae</i> D. B. f. <i>lentis</i>
Вика	— <i>U. fabae</i> D. B. f. <i>viciae-sativae</i> , <i>U. viciae-craccae</i> Copst
Горох и пелюшка	— <i>U. fabae</i> D. B. f. <i>pisi sativae</i> Hirat, <i>U. pisi</i> (Pers)
	Schröt
Люпин	— <i>U. renouatus</i> Syd., <i>U. lupinicola</i> Bubak
Фасоль и маш	— <i>U. phaseoli</i> Wiet
Нут	— <i>U. ciceris-arietini</i> Sacc et Boyer

В результате заболевания на листьях и стеблях бобовых растений образуются порошачие, мелкие коричневые пустулы уредоспор, а позднее появляются более темные споропучки (телеитоспоры). Пораженные листья быстро засыхают, и растения полностью отмирают. Споры грибов зимуют на послеуборочных остатках, а мицелий — на корневищах молочая. Передача болезни через семена не обнаружена.

Более устойчивыми к ржавчине сортами гороха являются Капитал, Штамбовый 2, Спартанец и др.; у нута — европейские сорта, из люпинов — люпин многолетний.

На зернобобовых растениях довольно широко распространена **мучнистая роса**, вызываемая специализированными формами гриба *Erysiphe communis* (Walle) Grev. и родственными ему видами. Мучнистая роса поражает люпин; она широко распространена на посевах гороха, особенно сильно подвержены поражению крупноплодные мозговые и сахарные сорта.

На зернобобовых растениях, особенно на люпине и кормовых бобах, довольно широко распространен **макроспорриоз**, вызываемый несовершенными грибами из рода *Macrosporium*. Растения зернобобовых поражаются **септориозом**, вызываемым грибами из рода *Septoria*, а также **цератофорозом**, возбудителем которого является *Ceratophorum setosum* Kirchn.

Помимо грибных болезней среди зернобобовых растений довольно широко распространены вирусные заболевания, возбудителями которых являются своеобразные белковые тела (нуклеопротеиды). Попадая в клетку растительных тканей,

вирусы вызывают глубокие нарушения обмена веществ и тем самым приводят к заболеванию. Большинство вирусов передается через насекомых, однако инфекция может передаваться и другими путями. Многие вирусы, поражающие зернобобовые, переносятся через семена, например, возбудители обыкновенной мозаики фасоли, мозаики желтого люпина, мозаики сои, мозаики вигны и, по-видимому, некоторые др.

Признаки мозачной болезни сильно варьируют в зависимости от вида вируса и чувствительности растений. В общих чертах эта болезнь проявляется в пестрой (мозачной) расцветке листьев и часто в их деформации, приводящей к заметному отставанию в росте и развитии растений. Деформирующая мозаика листьев конских бобов, гороха и клевера обуславливается анатомическими изменениями жилок листа, пространства, находящегося между ними, и в целом поверхности листа. Нарушения структуры пораженных участков выражаются в отсутствие столбчатой паренхимы мезофилла и сильном утолщении листовой пластинки. В проводящих пучках дегенерирует флоэма. Вследствие гипертрофированного разрастания паренхимы над пучком вдоль жилок возникают выросты, которые у бобов представлены губчатой паренхимой, а у гороха и столбчатой паренхимой (Ullrich, Quant, 1964).

Мозаика листьев вызывается разными вирусами. Обыкновенная мозаика гороха вызывается *Pisum virus 2* (кроме гороха она встречается у бобов, люпина, чины), желтая мозаика фасоли — *Phaseolus virus 2* (поражает также бобы, горох и люпин), вирус обыкновенной мозаики фасоли — *Phaseolus virus 1*, мозаики сои — *Soja virus 1*, деформирующая мозаика гороха — *Pisum virus 1*.

Вирус мозаики люцерны (*Medicago virus 2*) вызывает некrotическую пятнистость кормовых бобов, приводящую к полному увяданию растений. Связь мозаики люцерны, распространенной в Средней Азии, Армении и других зонах Советского Союза, с выше указанным видом вируса, поражающим горох и бобы, пока еще не изучена.

Горох и бобы поражает также вирус прижилковой мозаики клевера лугового, вызывающий некрозы в тканях стеблей растений, последующее увядание и гибель. Вирус сосудистого увядания бобов вызывает почернение верхушки растения, увядание и полную гибель растения. Вирус полосатости гороха вызывает также некрозы стебля и черешков листьев гороха, а иногда приводит к увяданию.

К числу других вирусных заболеваний относятся болезни бобовых, вызываемые вирусом кольцевой пятнистости табака (*Nicotiana virus 12*). На сое известна болезнь под названием поражение почек, выражающаяся в побурении и подсыхании верхушечных почек побегов, в результате чего они становятся очень хрупкими.

Вирусные болезни поражают сорта зернобобовых растений почти всех районов земного шара. Однако были выявлены формы и сорта, слабо или совсем не поражающиеся вирусными болезнями. Установлено, что наибольшее число непоражающихся бобов происходит из стран, прилегающих к Средиземному морю (Италия, острова Сардиния и Сицилия, Испания, Марокко и ОАР). В Советском Союзе сорта бобов, устойчивые к вирусным заболеваниям, происходят из горных районов: Северного Кавказа, Закавказья и Памира.

Учитывая тот факт, что многие вирусные болезни передаются через насекомых, следует вести борьбу с ними, в частности с тлей, которая широко распространена на зернобобовых растениях.

Среди зернобобовых растений распространены различные формы **бактериозов**, возбудителями которых являются бактерии, распространяемые с помощью воздушных течений, с водой, а также при помощи насекомых. Проникают бактерии через места механических повреждений, устьица и т. п. Наиболее хорошо изучены бактериозы гороха и фасоли.

Бактериозы гороха вызываются *Pseudomonas pisi* Sackett и *Erwinia lathyri* Manns et Taubenhau. *Ps. pisi* поражает также вигну (лобию) и другие бобовые, *Er. lathyri* — чину, бобы, сою, фасоль. Первый возбудитель вызывает на листьях гороха коричневые довольно крупные пятна с темной маслянистой каймой. Пятна, вызываемые вторым возбудителем, более мелкие, окруженные темно-коричневым сухим кольцом. Кроме этого, бактериозом поражаются стебли, бобы и семена. Симптомы поражения этой болезнью в большей степени зависят от эколого-географических условий выращивания растений. Инфекция бактериоза гороха передается семенами, она сохраняется и на растительных остатках.

Бактериозы фасоли вызываются возбудителями из родов *Pseudomonas* и *Xanthomonas*. Наиболее широко распространена бурая пятнистость, возбудителем которой является *Xanthomonas phaseoli* (E. Smith) Dowson. Болезнь наиболее широко распространена и приносит большой вред в южных районах страны. Урожай фасоли при сильном поражении может снижаться до 40—50%.

На сое чаще всего развиваются семядольный бактериоз, бурая угловатая пятнистость листьев (бактериальный ожог), ржаво-бурый бактериоз и увядание растений. Основными возбудителями семядольного бактериоза сои являются *Pseudomonas sojae* W. и *Ps. solanacearum* Sm. Передается эта болезнь с семенами.

Бурая угловатая пятнистость листьев проявляется, как правило, в период цветения сои. Симптомом болезни является образование на верхней стороне листьев небольших пятен с темной точкой в центре, которая окаймлена узкой полосой

как бы промасленной ткани и более широкой полосой отполированной ткани. Темные пятна увеличиваются, становятся угловатыми и сливаются в крупные, почти черные пятна, которые могут впоследствии выпадать. Возбудитель болезни — *Ps. sojae*.

Во всех районах возделывания сои широко распространен ржаво-бурый бактериоз. В случае заболевания листья растений покрываются мелкими, ржавыми пятнами, которые постепенно увеличиваются и занимают всю поверхность листа. Симптомы заболевания наиболее ярко проявляются в фазу цветения. Широко распространены бактериозы, вызывающие увядание растений сои. При заражении этой болезнью растения становятся вялыми, листья поникают, скручиваются, желтеют и засыхают. В случае заражения в период налива зерна ускорятся созревание семян, но они остаются щуплыми. Возбудителем болезни является бактерия *Ps. solanacearum*, иногда наблюдается смешанная инфекция — бактерии и гриба *Fusarium tracheiphilum*.

Физиологические изменения зернобобовых растений, пораженных болезнями

При поражении зернобобовых растений болезнями происходят различные изменения, связанные с внедрением и распространением паразита по внутренним тканям растения-хозяина. При этом морфологическим, анатомическим изменениям и другим симптомам заболеваний предшествуют изменения физико-химических свойств клеток пораженных тканей растения.

К числу таких изменений у растений относятся наблюдавшиеся многими авторами увеличение проницаемости, электропроводности, вязкости протопласта клетки, а также набухание клеточных органоидов. Зернобобовые растения в этом отношении изучены недостаточно. Представляют интерес работы Д. О. Зейлигера (1963, 1966). Автором изучались свойства биокolloидов семян зерновых и зернобобовых растений, пораженных различными грибными заболеваниями. Из зернобобовых растений были взяты чечевица, пораженная фузариозом, а также горох и бобы, пораженные аскохитозом. В здоровых и пораженных семенах определялись: влажность, содержание водорастворимых веществ и пептизируемых водой коллоидов, вязкость и активная кислотность гидрозоля, титруемая кислотность водной и спиртовой вытяжки и другие показатели.

Установлено, что пораженные семена характеризуются несколько пониженной влажностью. У чечевицы и гороха наблюдается повышение содержания водорастворимых и пеп-

тизируемых водой коллоидов. Изменения коллоидно-химических свойств семян зерновых и зернобобовых растений при заражении, по мнению автора, являются следствием нарушения обмена веществ, проявляющегося в увеличении проницаемости протоплазмы, частичном обезвоживании тканей, сдвиге направленности действия ферментных систем растения в сторону дезагрегационных процессов. Этому способствуют выделяемые микроорганизмом токсины и ферменты, которые разлагают сложные высокомолекулярные соединения белкового и углеводного комплекса, переводя их в низкомолекулярные, накапливаемые в тканях растения-хозяина.

Таким образом, в пораженных семенах гороха и чечевицы, как и у зерновых злаков, преобладают гидролитические и протеолитические процессы. В отличие от гороха и чечевицы, в пораженных семенах бобов по сравнению с контролем содержание водорастворимых веществ и пептизируемых водой коллоидов уменьшается, что, по-видимому, связано с биологическими особенностями исследуемого сорта бобов.

У пораженных болезнями семян по сравнению со здоровыми как в водной, так и в спиртовой вытяжках возрастает титруемая кислотность. Это происходит, с одной стороны, за счет накопления в клетках пораженных семян кислых продуктов, переходящих в водную вытяжку (низкомолекулярные органические кислоты, белки и кислые соли), с другой — за счет извлекаемых спиртом жирных кислот, образующихся при гидролизе жиров. При этом кислотность колеблется в очень небольших пределах (рН 6,37—6,50).

Весьма разнообразно влияние фитопатологических микроорганизмов на фотосинтетическую активность зернобобовых растений. Характер воздействия, оказываемого возбудителем болезни на фотосинтез, зависит, с одной стороны, от видовой и сортовой специфики растения, а с другой — от биологических особенностей паразита, степени и фазы заболевания, а также от условий внешней среды и ряда других факторов. Так, в опытах по радиометрическому изучению фотосинтеза у здоровых и пораженных ржавчиной растений фасоли было отмечено, что в случае слабого поражения листьев происходит некоторое повышение интенсивности фотосинтеза, тогда как при сильном заражении стимуляция отсутствует, а в фазу спороношения гриба наблюдается резкое падение фотосинтеза (Livne Avinoam, 1964). Заражение растения ржавчиной оказывает влияние на фотосинтез не только пораженных листьев, но и на те листья, которые не имели симптомов заболевания. В этих случаях часто наблюдается значительная стимуляция процесса фотосинтеза. В указанных опытах с фасолью была обнаружена заметная стимуляция фотосинтеза в молодых тройчатых листьях, в то время как в зараженных простых листьях фотосинтез был заторможен. Степень стимуляции

была связана с интенсивностью поражения первых зараженных листьев.

При заражении фасоли ржавчиной (*Uromyces phaseoli tipica*) усиливается темновая фиксация CO_2 , причем значительно раньше, чем появляются видимые симптомы заражения. Так, в опытах Laki, Migocha (1965) на 7-й день зараженные растения фиксировали в темноте CO_2 в 3,6—4,5 раза больше, чем контрольные, в то время как фотосинтез почти не изменялся. Автор отмечает, что за счет темновой фиксации CO_2 происходило увеличение сухого веса растений.

Изменение фотосинтетической активности при заболевании зернобобовых растений, в частности снижение интенсивности фотосинтеза, может быть вызвано разными причинами. Одной из них является полное или частичное отмирание тканей листа. При сильном поражении зернобобовых растений мучнистой росой, в результате покрытия поверхности листьев мицелием гриба, резко уменьшается освещенность листьев, а вместе с этим снижается и их фотосинтетическая деятельность. Кроме того, причиной изменения фотосинтетической активности больных растений может быть нарушение биохимических процессов фотосинтетического аппарата и его разрушение.

Исследования Л. С. Дибровой (1965) пигментов в листьях здоровых и естественно пораженных ржавчиной растений кормовых бобов показали, что в листьях больных растений устойчивого сорта Коричневого содержание хлорофилла *a* в онтогенезе уменьшается на 0,2—64,2%. Содержание хлорофилла *b* в начале плодоношения увеличивается на 23,5—87,4%, а затем уменьшается на 55,3—67,8%. Изменяется содержание и соотношение желтых пигментов. У Коричневого сорта бобов в начале плодоношения количество желтых пигментов увеличивалось за счет повышения содержания ксантофилла на 30,4—34,7% при нечетком изменении каротина. В конце же фазы плодоношения общее содержание желтых пигментов уменьшилось на 36,5—62,9%. Иная картина в отношении желтых пигментов наблюдалась у менее устойчивого сорта бобов — Черного. В начале плодоношения количество желтых пигментов уменьшилось на 15—59%, а в конце его увеличилось (за счет каротина) на 0,2—49,0%. По содержанию ксантофилла изменения были нечеткими.

Данные по изменению содержания пигментов в связи с заражением тремя видами пятнистости, вызываемыми грибными и бактериальными возбудителями, имеются по сое (Benedict, 1966). В опытах заражали простые и тройчатые листья грибами *Cercospora sojae* и *Septoria glycines*, а также бактериальной инфекцией *Pseudomonas glycinea*. Заражение проводилось как по отдельности каждым возбудителем, так и в разном их сочетании.

Почти при всех вариантах заражения содержание хлорофилла в листьях сои снижалось. Исключение составляли варианты с заражением *Cercospora sojina* и комбинированным заражением *Cercospora sojina* и бактерий *Pseudomonas glycinea*, где количество хлорофилла в поврежденных листьях, а также содержание каротиноидов увеличивалось. При комбинированном заражении листьев *Pseudomonas glycinea* и *Septoria glycines*, а также при отдельном заражении *Septoria glycines* наряду с уменьшением содержания хлорофилла наблюдалось увеличение количества желтых пигментов.

Поражение листьев болезнями зернобобовых растений оказывает влияние не только на содержание пигментов, но и на передвижение продуктов фотосинтеза (Laki, Durbin, 1965). В опытах простые листья здоровых и зараженных ржавчиной (*Uromyces phaseoli* v. *tipica*) растений фасоли помещали в камеру с $C^{14}O_2$ (100 мккюри) и выдерживали в течение 4 час на свету. После экспозиции растения расчленили на органы и определяли содержание C^{14} . В пробах, взятых на 3-й день после заражения, распределение C^{14} у здоровых и больных растений было одинаковым. Однако на 5-й и особенно на 8-й день у больных растений было отмечено замедление передвижения C^{14} из простых листьев в верхние тройчатые листья. В то же время авторы отмечают, что зараженные простые листья содержали значительно больше C^{14} , чем такие же листья здоровых растений.

Степень и характер изменений фотосинтетических процессов у зернобобовых растений, как и у видов других семейств, зависит от свойственного паразиту типа питания. Различия заболеваний, обусловленных типом питания паразитов, проявляются прежде всего в скорости появления симптомов. При заражении факультативными возбудителями снижение фотосинтетической активности начинается сразу же после заболевания. При заражении облигатными паразитами чаще всего развитие болезни происходит скрыто и может сразу не сказаться на изменении физиологических процессов, в том числе и на активности фотосинтеза. Как указывает Е. В. Арциховская (1968), это хорошо согласуется с особенностями питания, свойственными облигатным паразитам. Автор пишет, что истинные паразиты в начале своего развития могут даже оказывать некоторый стимулирующий эффект, обеспечивая тем самым наиболее благоприятные условия для своего развития.

В результате заболевания растений происходят существенные изменения в обмене веществ, в частности, в азотном обмене. Литературные данные по вопросу изменения содержания общего азота при поражении болезнями зернобобовых растений довольно противоречивы.

Л. С. Диброва (1966) определяла содержание общего азота в листьях здоровых, слабо и сильно пораженных ржавчинным грибом *Uromyces pisi* растений гороха (сорт Виктория Мандорфская). Результаты исследований показали, что содержание общего азота было наименьшим в листьях сильно пораженных растений: у здоровых растений 5,46—6,68; у слабо пораженных — 3,44—5,53; у сильно пораженных — 3,36—3,62.

Противоположные результаты были получены при заражении сои грибами *Septoria glycines*, *Cercospora sojina* и бактериями *Pseudomonas glycinea* (Benedict, 1966). В этих опытах содержание общего азота у зараженных растений по сравнению со здоровыми увеличивалось почти на 50%. Такие противоречивые результаты опытов, по-видимому, связаны со специфическими особенностями взятых видов зернобобовых растений, а также с типом инфекции.

В литературе имеются данные по определению белкового азота у гороха и бобов при заражении их соответственно *Uromyces pisi* (Диброва, 1966) и *Uromyces fabae* (Sempio, Raggi, 1966). Авторы указывают на снижение белкового азота в листьях зараженных растений, причем снижение белка наблюдается не только в пораженных грибом тканях, но и в тканях, относительно удаленных от мест поражения.

Изменение белкового обмена, в частности торможение синтеза белковых веществ, при заражении зернобобовых растений находит также отражение в различном соотношении связанных и свободных аминокислот. Растения бобов, зараженные ржавчиной, характеризуются меньшей величиной этого отношения и, следовательно, содержат больше свободных аминокислот. Кроме того, в больных растениях бобов по сравнению со здоровыми а также в мицелии и уредоспорах гриба значительно активнее происходят процессы взаимопревращения аминокислот.

Имеются некоторые данные по изменению содержания нуклеиновых кислот и общих фосфатов при заражении растений болезнями. Bauer (1968) отмечает возрастание содержания общих фосфатов и РНК в листьях фасоли на 3-й день после заражения ржавчиной (*Uromyces phaseoli* v. *tipica*). Содержание общих фосфатов у больных растений было равно 0,766, а у здоровых 0,672 мг/г сырого веса, а содержание РНК соответственно 0,133 и 0,107 мг/г сырого веса. Содержание ДНК заметно повышалось лишь на 9-й день (0,033 против 0,019 мг/г сырого веса в здоровых листьях). Повышенное содержание этих соединений сохранялось в течение всего опыта. В опытах с соей было отмечено увеличение на 50 и более процентов содержания фосфора и калия в листьях при заражении *Septoria glycines* и *Pseudomonas glycinea* (Benedict, 1966). При этом наблюдалось также повышение содержания

меди, особенно при заражении *Ps. glycinea*, а количество кальция и магния не изменялось.

При заражении зернобобовых растений грибной, вирусной и бактериальной инфекцией, так же как и у других видов растений, наблюдается усиление интенсивности дыхания. Изменение дыхания носит различный характер в зависимости от вида заболевания, культуры, устойчивости сорта и других причин. Так, при заражении конских бобов ржавчинным грибом *Uromyces appendiculatus* дыхание резко усиливается в день заражения, достигая максимума на 2—3-й сутки, после чего снижается и на 4—5-е сутки приближается к исходному уровню (Sempio, Barbieri, 1966). Такие же изменения интенсивности дыхания авторы наблюдали при заражении *U. appendiculatus* иммунного к этому паразиту сорта гороха. У восприимчивого сорта гороха, в отличие от иммунного, повышение интенсивности дыхания наступало позднее и продолжалось более длительное время, вплоть до выхода уредоспор (Sempio, Barbieri, 1964).

Повышение интенсивности дыхания у зернобобовых растений при заражении их вирусной инфекцией начинается одновременно с началом синтеза вируса в тканях и совпадает или слегка опережает появление симптомов заболевания, в частности, некрозов на листьях. Например, под влиянием заражения растений фасоли вирусом некроза табака дыхание особенно усиливалось в период образования некрозов и повышалось соответственно степени некротизации (Chant, 1967).

Bell Alois (1964) приводит данные по изменению дыхания в листьях фасоли, зараженных вирусами мозаики люцерны и вирусами южной мозаики фасоли в зависимости от методов заражения растений (локальное или системное). В случае локального заражения повышение интенсивности дыхания составляло 30—60% от контроля, а при системном поражении лишь 10—20%, причем обнаруживается оно у растений фасоли в период активного синтеза вируса на 6—10-й день после заражения.

Усиление энергии дыхания в тканях зараженных растений сопровождается повышением активности ряда ферментов. Активизация пероксидазы, а также полифенолоксидазы и некоторых других ферментов у зернобобовых растений может наблюдаться под влиянием заражения различными видами инфекций: у фасоли под влиянием вируса некроза табака (Chant, 1967) и вируса южной мозаики (Li-Yen-Yung, 1964; Farkas, Stamman, 1966); у гороха, особенно у устойчивых сортов, под влиянием заражения споровой суспензией *Ascochyta pisi* и *A. pinodes* (Поляков, Нилова, Ксендзова, Ракитина, 1966); у бобов под влиянием вируса обыкновенной мозаики гороха (Купревич, Серова, Толмачева, 1966) и др. Есть мнение, что повышение активности пероксидазы нельзя

отнести только за счет присутствия паразита. Оно является также проявлением ответной реакции самих растений на фитопатогены. Доказательством этого служат специальные опыты, проведенные И. М. Поляковым, В. П. Ниловой и др. (1966) с горохом, в которых было установлено, что ни спорноносщий мицелий гриба, ни культуральные минеральные среды пероксидазной активностью не обладают. Наряду с увеличением активности пероксидазы в поврежденной вирусом ткани отмечалось появление новых изоформ пероксидазы. Эти изоформы представляли собой индивидуальные белки с различными физико-химическими и ферментативными свойствами (Farkas, Stamman, 1966). Индуцированный синтез специфических белков, обладающих активностью пероксидазы, наблюдали И. М. Поляков, В. П. Нилова и др. (1966) у гороха сорта Грейтукай под влиянием заражения грибами *Ascochyta pisi* и *A. pinodes*.

Иммунитет зернобобовых растений

Иммунитет зернобобовых растений изучен недостаточно. Имеющиеся работы по этому вопросу носят разрозненный и часто случайный характер.

В процессе эволюции растений, в том числе и зернобобовых, образовались различные типы приспособления (специализации) паразитов в отношении растений-хозяев. Принято различать видовую, сортовую, стадийно-возрастную и органотропную специализацию паразитов (Горленко, 1962). Все эти виды специализации имеют место среди зернобобовых растений, причем наиболее изученной является видовая и сортовая специализация паразитов, особенно грибных.

Имеются некоторые данные по возрастной специализации, т. е. способности паразитов приспосабливаться к определенному периоду жизни и фазе развития какого-либо вида растения. В другие периоды онтогенеза растение оказывается менее восприимчивым к той или иной болезни. Паразиты могут приспосабливаться также к поражению органов растений, находящихся в определенном стадийном состоянии. Так, исследованиями М. С. Дунина (1956) было показано, что по отношению к фузариозному увяданию люпины устойчивы на первых стадиях и восприимчивы в последующий период. Поэтому виды с большим количеством стадийно молодых побегов во все время вегетации сохраняют устойчивость к фузариозному увяданию до конца вегетации. К таким видам относится *Lupinus barkeri*, у которого побеги образуются из почек прикорневой розетки. У другого вида люпина — *L. angustifolia*, сильно подверженного фузариозному заболеванию, побеги образуются преимущественно из верхних узлов, т. е. из тех, где почки стадийно более старые. Такие расте-

ния быстрее достигают возрастного состояния и, следовательно, скорее переходят в восприимчивую фазу.

У различных зернобобовых растений имеет место также органотропная специализация, являющаяся результатом невосприимчивости отдельных органов растения. Например, есть сорта гороха, у которых бобы совсем не поражаются аскохитозом, в то время как листья и стебли восприимчивы к этой болезни. Отсутствие болезни на бобах обеспечивает получение здоровых семян и таким образом исключает передачу болезни на следующий год. По данным В. К. Зажурило (1940), у сорта гороха Восковой 019 процент развития аскохитоза на вегетативных органах был равен 30,4, а на бобах — 0,9; у сорта Конкордия — соответственно 32,8 и 0,8; у сорта Менх — 33,3 и 0,7. Отсутствие болезни на бобах автор объясняет тем, что на створках бобов некоторых сортов гороха паразит не находит благоприятных условий для своего развития.

Представляют интерес работы Batemann (1964, 1965, 1967) по изучению влияния заражения фасоли *Rhizoctonia solani* Kühn. Автором показано, что восприимчивость растений фасоли к этому возбудителю находится в тесной связи с возрастом растений (Batemann, Lumsden, 1965). Ткани гипокотыла фасоли оказались наиболее восприимчивыми в течение первых двух недель, умеренно восприимчивыми в течение третьей недели и устойчивыми в поздние сроки заражения.

Изменение устойчивости связано с ростом гипокотилей и сопутствующими изменениями в содержании пектиновых веществ и кальция. Содержание кальция в гипокотиле растений в возрасте 4, 16 и 32 дня соответственно составляло 0,38, 1,92 и 1,92. Авторы предполагают, что изменение устойчивости ткани гипокотыла фасоли к *Rh. solani* с возрастом связано с переходом пектина в пектат кальция, который является более устойчивым к полигалактуроназе. В опытах авторов полигалактуроназа, выделенная из ткани листа фасоли, пораженной *Rh. solani*, мацерировала ткани гипокотыла фасоли 7-дневного возраста в течение 2 час, а 15-дневные — за 6 час.

При исследовании культуральной жидкости и экстрактов из тканей гипокотилей фасоли, зараженных этим паразитом, был обнаружен фермент целлюлаза Сх, способный разлагать целлюлозу при рН в пределах 3—8. Выделенный препарат был очень устойчив к высоким температурам и не терял активности даже при нагревании до 70—75° в течение часа (Batemann, 1964). Автор указывает, что образование повреждений, имеющих характер вогнутых язв, следует рассматривать как результат действия целлюлазы Сх на структурные элементы стенок клеток растения-хозяина.

В литературе очень слабо освещен вопрос основных критериев устойчивых и неустойчивых сортов зернобобовых растений.

Имеются некоторые данные по сравнительному изучению процессов, происходящих в гомогенатах здоровых листьев устойчивых и восприимчивых к бактериальной пятнистости сортов фасоли (Deverall, Walker, 1963; Deverall, Daly, 1964). В опытах с искусственным заражением *Pseudomonas phaseolicola* всходов устойчивых и восприимчивых сортов фасоли установлено, что различия в реакции устойчивости наиболее отчетливо проявлялись в том случае, когда заражение проводилось в день разворачивания первых листьев. Степень поглощения кислорода гомогенатами из здоровых листьев устойчивых сортов была на 30—75% выше, чем из листьев восприимчивых.

Обнаружены были также различия по степени декарбоксилирования ИУК при анализе 9-дневных листьев фасоли: здоровые листья устойчивых сортов декарбоксилировали ИУК значительно быстрее, чем здоровые листья восприимчивых сортов. Наряду с этим различия по степени фиксации CO_2 в темноте срезами с листьев восприимчивых и устойчивых сортов отсутствовали. Clauss (1967) изучал активность ферментов пероксидазы и полифенолоксидазы в здоровых и зараженных гнилью корневой шейки (вызываемой *Ascochyta pinodella*) проростках 11 сортов гороха с различной восприимчивостью. Анализ устойчивых и неустойчивых сортов показал, что связь между активностью этих ферментов в корнях проростков и семядолях 7-дневных растений и устойчивостью к указанному заболеванию отсутствовала.

Что касается химического состава устойчивых и восприимчивых сортов, то сведения по этому вопросу противоречивы. Сравнительное изучение белков листьев сои сортов, отличающихся по устойчивости к *Phytophthora megasperma* v. *soijae*, с помощью электрофореза показало, что различие между белками листьев устойчивого и восприимчивого сорта отсутствует (Hilty, Schmitthenner, 1966).

В работе Hashem, Abdel-Rehim, (1967) по изучению белков из семян устойчивых и восприимчивых сортов бобов к *Fusarium oxysporum* показано, что белки устойчивого сорта содержат больше β -аланина. Добавка β -аланина к восприимчивому сорту приводила к повышению устойчивости этого сорта.

Зернобобовые растения явились объектами, на которых была экспериментально разработана гипотеза фитоалексинов (Müller, Borger, 1940; Müller, 1956, 1958, цит. по Рубину и Арциховской, 1968). Согласно этой гипотезе, в ходе взаимодействия растения-хозяина и паразита активируется или образуется заново неспецифический антибиотический фактор, названный фитоалексином. Зернобобовые растения были выбраны в качестве объекта в связи с тем, что наличие бобов позволяло проводить эксперимент с максимальной чистотой

без механического повреждения тканей и без применения химических методов экстракции. Бобы открывали стерильным ножом, семена удалялись и внутренность плода при соблюдении стерильности заполнялась концентрированной суспензией спор. Через 12—24 час собирались капли диффузата, который освобождался от спор и мицелия и использовался в целях изучения токсичности и выделения активного начала. Внося в створки бобов фасоли взвесь спор непатогенных для нее грибов *Sclerotinia fructicola* и *Phytophthora infestans*, Мюллер выделил активное начало диффузата, вызывающее на внутреннем эпидермисе створок боба некротические пятна и подавляющее прорастание спор многих грибов. Это вещество получило название фазеолина.

В работе Pierre, Batemann (1967) указывается на получение фазеолина и еще одного неидентифицированного соединения из гипокотилей фасоли при воздействии *Rhizoctonia solani* Kühn. Авторы пишут, что оба эти вещества оказывали фунгистическое действие на *Rh. solani*. Накапливаясь в местах заражения при заболевании растения, они предотвращают распространение гриба по растению.

При заражении бобов гороха различными паразитами и сапрофитными микроорганизмами образуется пизатин, представляющий собой 3-гидрокси-7-метокси-4,5-метилendioкси-хроманокумаран (Perrin a. Battomley, 1962, цит. по Рубину и Арциховской, 1968). Вещества, выделяемые паразитом и проникающие в ткани растения-хозяина, не принимают участия в синтезе фитоалексинов. В опытах с меченым углеродом радиоактивность обнаруживалась лишь в варианте с меченым эндокарпием фасоли и не была обнаружена в меченых спорах *Sclerotinia fructicola*.

В работах Cruickshank и Perrin (1963) показано, что фитоалексины не являются специфическими веществами и могут быть получены в результате раздражения тканей неорганическими веществами. Так, пизатин в количествах, близких к тем, которые накапливаются под влиянием микроорганизмов, можно получить, если полость бобов заполнить растворами CuCl_2 ($3 \cdot 10^{-3}$ М) и HgCl_2 ($3 \cdot 10^{-5}$ М).

Образование фитоалексинов в растении может быть не связано со способностью микроорганизмов паразитировать на нем. Опыты с горохом (Cruickshank, 1965) показали, что из 19 испытанных грибов гриб *Ascochyta pisi*, который является патогенным для гороха, индуцировал наибольшее количество пизатина. Наряду с этим другой тоже патогенный возбудитель *Fusarium solani* v. *martii* f. *pisii* обуславливал у тех же сортов гороха наименьшее количество пизатина.

Б. А. Рубин и Е. В. Арциховская считают, что образование веществ типа фитоалексинов представляет собой одно из проявлений неспецифического иммунитета. Строение и свой-

ства этих соединений определяются биологическими особенностями вида и сорта и не зависят от природы факторов, индуцировавших их образование.

ЛИТЕРАТУРА

- Горленко М. В. Краткий курс иммунитета растений к инфекционным болезням. М., «Высшая школа», 1962. Діброва Л. С. Вісник Київськ. ун-ту, сер. біол., 1965, 7; Вісник Київськ. ун-ту, сер. біол., 1966, 8; Вісник Київськ. ун-ту, сер. біол., 1967, 9. Дунин М. С. Достижения в борьбе с болезнями растений. М., «Знание», 1956. Зейлигер Д. О. Уч. зап. Пензенск. с.-х. ин-та, 1966, вып. 10. Котова В. В., Куприянова В. Д., Шекунова Е. Г. Тр. Всес. н.-и. ин-та защиты растений, 1964, вып. 22. Купревич В. Ф., Серова З. Я., Толмачева Е. А. ДАН БССР, 1966, 10, 6. Макашева Р. Х. Сб. тр. Всес. ин-та растениеводства. Л., «Колос», 1964, вып. 1. Поляков И. М., Нилова В. П., Ксендзова Э. Н., Ракитина Р. Н. Докл. ВАСХНИЛ, 1966, 3. Поляков И. Я., Чумаков А. Е. Защита растений от вредителей и болезней, 1963, 3. Рубин Б. А., Арциховская Е. В. Биохимия и физиология иммунитета растений. М., «Наука», 1968. Рубин Б. А., Четверикова Е. П., Арциховская Е. В. Журнал общей биологии, 1955, 16, 2. Чумаков А. Е., Фраткин А. Б., Власов Ю. И. Вредители и болезни зернобобовых культур. М.—Л., Изд-во с.-х. лит., журн. и плакатов, 1962. Batemann D. F. *Phytopathology*, 1964, 54, 11. Batemann D. F., Lumsden R. D. *Phytopathology*, 1965, 55, 7. Bauer M. *Phytopathology Z.*, 1968, 61, 2. Benedict W. G. *Canad. J. Plant Sci.*, 1966, 46, 5. Bell Alois A. *Phytopathology*, 1964, 54, 8. Chant S. R. *Experientia*, 1967, 23, 8. Clauss E. *Züchter*, 1967, 37, 5. Cruickshank Y. A. M. and Perrin D. R. *Nature*, 1960, 187, 4739. Deverall B. J., Walker J. C. *Ann. Appl. Biol.*, 1963, 52, 1. Deverall B. J., Daly J. M. *J. Exptl. Bot.*, 1964, 15, 44. Farkas G. L., Stamman M. A. *Phytopathology*, 1966, 56, 6. Hashem Mohamed, Abdel-Rehim M. A. *Flora*, 1967, A 157, 2. Hilty James W., Schmitthenner A. F. *Phytopathology*, 1966, 56, 3. Laki A. L., Durbin R. D. *Phytopathology*, 1965, 55, 5. Laki A. L., Mirocha C. J. *Phytopathology*, 1965, 55, 12. Li-Yen-Yung. *Phytopathology Z.*, 1964, 49, 3. Livne Avinoam. *Plant Physiol.*, 1964, 39, 4. Pierre R. E., Batemann D. F. *Phytopathology*, 1967, 57, 11. Sempio C., Barbieri G. *Phytopathology Z.*, 1964, 50, 3; *Phytopathology Z.*, 1966, 57, 2. Sempio C., Raggi V. *Phytopathology Z.*, 1966, 55, 2.
-

ФИЗИОЛОГИЯ МНОГОЛЕТНИХ КОРМОВЫХ ТРАВ

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА МНОГОЛЕТНИХ ТРАВ

Большинство видов многолетних травянистых растений относится к группе поликарпических растений. После образования плодов и семян побеги их полностью или частично отмирают. В конце вегетационного периода сохраняются жизнеспособные почки, образующие побеги возобновления, которые формируются, как правило, на базальных частях материнского побега или на специализированных органах вегетативного возобновления. Благодаря наличию органов возобновления в онтогенезе многолетнего травянистого растения ежегодно происходит закономерная смена побегов, которые возникают в разное время и при различных условиях внешней среды. Поэтому многолетнее травянистое растение — сложная биологическая система побегов, отличающихся по возрастному и стадийному состоянию.

Развитие каждого отдельного побега у многолетних травянистых растений проходит по типу побегов монокарпических растений. Однако, если у монокарпических растений после плодоношения отмирает все растение, включая и корневую систему, у травянистых поликарпических растений отмирают лишь отдельные побеги. При этом зачастую побег отмирает не полностью и дает начало последующим поколениям побегов.

На основе изучения смены монокарпических побегов в процессе развития многолетнего травянистого растения было введено понятие о большом и малом циклах развития (Шенников, 1950; Смелов, 1966). Малый цикл развития касается каждого отдельного побега. Он начинается с момента развертывания почки и кончается отмиранием побега после плодоношения. Большой цикл развития включает весь период жизни с прорастания семени до полного отмирания всех поколе-

ний побегов, возникающих в процессе вегетативного возобновления и размножения особи. При этом отмирают и органы вегетативного возобновления.

Продолжительность жизни отдельного побега в пределах куста многолетнего травянистого растения определяется видовыми особенностями и условиями существования, необходимыми для стадийного развития особи. По этому признаку выделяют виды с наличием однолетних, или так называемых моноциклических побегов, двулетних, или двуциклических, и, наконец, полициклических побегов (Вильямс, 1949; Дмитриев, 1948; Серебряков, 1952). У видов с однолетними монокарпическими побегами цикл развития от почки до плодоношения завершается в течение одного года. У многолетних травянистых растений, имеющих и полициклические побеги, развитие от раскрытия почки до плодоношения соответственно колеблется от 2 до 3—4 лет. В течение одного или нескольких вегетационных периодов они пребывают в вегетативном состоянии и только затем переходят к цветению и плодоношению.

Таким образом, многолетность травянистых растений обуславливается, с одной стороны, специфическими особенностями их вегетативного размножения, с другой — продолжительностью цикла развития отдельных побегов в пределах особи. Многолетние травянистые растения отличаются от однолетних и специфичностью распределения ассимилятов между отдельными органами. Если у однолетних растений в онтогенезе все пластические вещества в конечном счете направляются на обеспечение семенного потомства, то у многолетних травянистых растений отток пластических веществ в побегах идет в двух направлениях — к генеративным органам и к органам вегетативного возобновления и размножения. Органами вегетативного возобновления и размножения у многолетних травянистых растений могут служить: корневая система, корневая шейка, основания стеблей и влагалищ листьев, корневища, клубни, луковицы и др. Например, у многолетней люцерны органом возобновления и отложения запасных питательных веществ служит верхняя часть стержневого корня, который бывает мощным и уходит глубоко в почву; у многолетнего клевера — главный стебель, который длительное время остается в укороченном состоянии; у тимopheевки луговой отложение запасных веществ происходит в одном из двух нижних междоузлий побега, которые разрастаются в виде луковицы и называются таплокормом.

Несмотря на большое разнообразие органов вегетативного возобновления, общим для всех них является наличие очагов меристематических тканей, способных образовывать новые стадийно молодые побеги.

Специфика распределения ассимилятов у многолетних травянистых растений — приспособительный признак, возни-

кающий в связи с чередованием благоприятных и неблагоприятных периодов для развития и роста растений в течение года. В северных и умеренных географических широтах эти неблагоприятные условия связаны со сравнительно коротким вегетационным периодом и длительным периодом низких температур, а в южных сухих районах — с дефицитом влаги в почве и воздухе в отдельные периоды вегетации.

Периодическая смена неблагоприятных для роста и развития растений условий в течение года приводила к ограничению генеративного развития, а в отдельных случаях на длительный период полностью исключала его. Это явилось причиной того, что питательные вещества поступали в вегетативные органы, и прежде всего в лучше защищенные от воздействия неблагоприятных условий.

При неблагоприятных условиях, например в суровых условиях Арктики, многие растения совершенно теряют способность давать зрелые жизнеспособные семена. По данным И. Г. Серебрякова (1952), у многих арктических растений размножение происходит исключительно луковичками и вегетативными побегами, формирующимися в соцветии вместо цветков и семян.

В зависимости от того, в каких условиях органы возобновления перезимовывают или переносят другие неблагоприятные периоды, растения относятся к различным жизненным формам. В северных и умеренных широтах это чаще всего гемикриптофитные и криптофитные растения. Гемикриптофитами называются такие многолетние травянистые растения, у которых, как правило, отмирает надземная часть и почки возобновления располагаются на уровне поверхности почвы. У криптофитов отмирают к зиме не только все надземные части, но и часть подземного стебля. Почки возобновления находятся под землей. Это корневищные, луковичные, клубнелуковичные и другие растения.

Многие однолетние растения, перенесенные в новые климатические условия, становятся многолетними, при этом у них проявляется способность многократно плодоносить.

У многолетних травянистых растений ограничение генеративного развития, а вместе с этим и способность к накоплению пластических веществ в вегетативных органах, обусловившая преобладание вегетативного размножения, связаны не только с неблагоприятными климатическими условиями, но и с биотическими факторами. В естественных условиях эта группа растений служит пищей для травоядных животных, которые, поедая верхние части надземных органов, искусственно приостанавливают их дальнейшее развитие. То же наблюдается при искусственном скашивании лугов.

Преобладание вегетативного размножения над половым у кормовых многолетних травянистых растений представляет

собой приспособительный признак, выработавшийся в результате длительного использования этих растений в качестве пастбищных и сенокосных. Возникновение и закрепление этого признака связано не только с режимом хозяйственного использования растений с целью получения более ценной кормовой зеленой массы, но и с сильным задернением почвы в ценозах, в которых они живут. Задернение почвы и ухудшение условий почвенного питания в значительной степени уменьшают возможность семенного воспроизведения, и тем самым вегетативное размножение становится преобладающим.

На ограниченность семенного возобновления и преобладание вегетативного у многолетних растений на лугах и пастбищах неоднократно указывалось в литературе по луговедению. Ежегодное возобновление травостоя на лугах происходит преимущественно вегетативным путем; проростки из семян бывают массовыми только весной, а в последующий период большинство из них погибают.

У высших растений вегетативное возобновление и размножение широко распространены, и в основе их лежит чрезвычайно большая способность к регенерации и развитию новых особей и отдельных органов, их частей, участков тканей и даже отдельных клеток. Оба эти явления — возобновление и собственно вегетативное размножение — находятся в тесной связи и обуславливают друг друга. Так, например, у дерновинных и корневищных злаков усиленное побегообразование в определенные периоды онтогенеза приводит в конечном итоге к обособлению их и образованию новых особей. Вновь образованная особь также обладает способностью к возобновлению, хотя и на другом уровне.

Рост и развитие отдельных побегов в пределах особи у этих злаков протекают, с одной стороны, в тесной связи с другими побегами, а с другой — каждый из них обладает относительной самостоятельностью. Относительная самостоятельность побегов в пределах многолетнего травянистого растения у различных жизненных форм выражена в разной степени. Наиболее хорошо она выявляется у многолетних злаков, особенно у рыхлокустовых и корневищных форм.

У ряда многолетних злаков в пределах куста имеются побеги, находящиеся в различном стадийном состоянии: укороченные, не прошедшие стадий яровизации и световую; удлиненные вегетативные побеги, которые проходят нормально стадии яровизации и световую, но не образуют генеративных органов, они имеют стебель и большое число листьев; наконец, генеративные побеги, которые в отличие от удлиненных вегетативных полностью заканчивают цикл развития и образуют семена.

Вегетативные побеги имеются не у всех злаков, чаще всего они встречаются у рыхлокустовых и корневищных (тимофеевка, райграс высокий, пырей средний, пырей корневищный, костер и др.). Образование удлинённых вегетативных побегов у этой группы злаков следует рассматривать как видовой признак, отражающий функциональную, биологическую дифференциацию побегов в пределах особи. Вегетативные удлинённые побеги благодаря своей облиственности выполняют функцию органов-ассимилятов, которые используют пластические вещества не только для собственного роста, но и для других побегов, прежде всего генеративных.

Несколько иные закономерности в онтогенезе наблюдаются у других травянистых многолетних видов, в частности у форм, имеющих стержневой корень (например, многолетние бобовые травы люцерна, эспарцет и др.). У люцерны органом возобновления, обуславливающим долголетний период жизни, является стержневой корень с мощно развитой корневой шейкой, на которой образуются почки возобновления. Надземная часть этих растений, так же как и многолетних злаков, представлена моно- и дициклическими побегами, полностью или частично отмирающими после цветения и плодоношения. Многолетность этой группы растений в основном связана с жизнедеятельностью корневой системы, обеспечивающей ежегодное формирование новых побегов. Известно, что растения, формирующие более мощную — по сравнению с надземными органами корневую систему, живут дольше (альпийские виды, растения пустынь и полупустынь, арктические растения).

В отличие от многолетних злаков у люцерны, эспарцета и других стержнекорневых растений собственно вегетативное размножение выражено значительно слабее. Это обуславливается характером возобновления. В связи с тем что возобновление идет из почек, расположенных на корневой шейке, вновь образовавшиеся побеги концентрируются вокруг одного центра и не получают той пространственной свободы, какую имеют побеги рыхлокустовых и особенно корневищных злаков.

Некоторое своеобразие обособления побегов наблюдается в связи со старением особей и обильным плодоношением. Отмирающие после плодоношения побеги оставляют на корневой шейке мертвые участки, которые распространяются благодаря гнилостным процессам в область корня и часто приводят его к расщеплению, а в связи с этим и к обособлению отдельных групп побегов (Казарян, 1959). Это явление получило название партикуляции (термин введен Г. Н. Высоцким в 1915 г.). С возрастом количество таких партикул увеличивается, а одновременно и увеличивается их самостоятельность, хотя нередко в нижней части корня они остаются еще

связанными. Исходя из этого, ряд авторов рассматривает явление партикуляции как своеобразный способ вегетативного размножения.

Несмотря на чрезвычайно большое разнообразие способов вегетативного возобновления и размножения, биологическая, приспособительная сущность его, как и полового размножения, состоит в том, что оно направлено на продление жизни вида.

Стадийное развитие многолетних травянистых поликарпических растений проходит по тому же типу, как и у однолетних. Каждый побег многолетнего растения, появившийся в зоне возобновления, проходит стадийное развитие заново и после плодоношения отмирает.

Очень длительное время при изучении стадийного развития многолетних травянистых растений исследователи (Церлинг и Чепикова, 1934; Мещерякова, 1949; Белоножка и Чеботарева, 1950, и др.) пытались использовать для стадийного анализа многолетних злаков и бобовых растений метод яровизации семян, разработанный Т. Д. Лысенко применительно ко многим однолетним растениям. Результаты по влиянию яровизации семян многолетних злаков и бобовых растений были разноречивы. В подавляющем большинстве случаев она не давала положительного эффекта, т. е. ускорения развития в первый год жизни у опытных растений или совсем не было, или оно было очень незначительным (2—4 дня), причем встречалось только у форм так называемого ярового образа жизни, имеющих короткую первую стадию развития.

У многолетних злаков и бобовых растений, развивающихся по озимому типу, имеющих длинную первую стадию (овсяница луговая, костер безостый, райграс пастбищный, ежа сборная, клевер одноукосный и др.), как при яровизации семян, так и без нее в год посева образования генеративных побегов не наблюдалось. Выколашивание растений (как опытных, так и контрольных) происходило на второй год посева, после перезимовки. Яровизация семян многолетних растений озимого типа обычно приводила к интенсификации роста при начальных этапах жизни и как следствие этого — к увеличению зеленой массы.

В более поздних работах (Поправко, 1952; Ржанова, 1952, 1957; Федоров 1959; Грязнов 1953, 1959) было показано, что многолетние травянистые (обычно мелкосеменные) растения, несмотря на все необходимые внешние условия (соответствующие температура, влажность и другие факторы), в фазе наклюнувшихся семян не могут полностью закончить стадию яровизации. Растения ковра безостого, который по своей природе относится к типичным озимым формам, при всех сроках яровизации (с 13 до 97 дней) в течение всего вегетативного периода оставались в фазе кущения, а

конусы нарастания побегов были недифференцированными (Ржанова, 1957). Такая же картина наблюдалась при яровизации семян других многолетних растений озимого типа — овсяницы, клевера одноукосного и др. Многолетние травянистые растения ярового типа (например тимофеевка луговая), выращенные как из яровизированных семян, так и без яровизации, в год посева проходили все стадийное развитие, приступали к дифференциации конуса нарастания и выколашивались.

Аналогичные результаты были получены при посеве семян трав в разные календарные сроки (Поправко 1952; Ржанова, 1957; Федоров 1959; Грязнов 1953, 1959). Опыты показали, что в том случае, когда многолетние злаки и бобовые растения озимого типа уходят под зиму в фазе начала всходов или в состоянии наклюнувшихся семян, на второй год генеративные побеги у них не образуются, и лишь на третий год плодоношение бывает массовым.

Наблюдения за ростом и развитием многолетних растений, выращенных из яровизированных семян, а также опыты с поздними сроками посева в полевых условиях показали, что первая стадия развития у многих видов многолетних трав полностью завершается только при наличии достаточно хорошо развитой листовой поверхности, необходимой для накопления запасных пластических веществ. Это относится прежде всего к видам с мелкими семенами. Количество, а возможно, и качество запасных питательных веществ в эндосперме таких многолетних луговых злаков оказывается недостаточным для завершения стадии яровизации.

По продолжительности стадии яровизации определяют «степень озимости» многолетних травянистых растений. Можно выделить типично озимые формы с очень длинной первой стадией развития, например, овсяница луговая и костер прямой и безостый, которые, как правило, даже при очень раннем сроке посева не дают генеративных побегов в первый год жизни. Наряду с ними тимофеевка, райграс высокий, клевер одноукосный являются типично яровыми формами с очень короткой первой стадией: как при раннем весеннем посеве, так и при летних посевах они образуют генеративные побеги.

Оптимальные температуры, необходимые для завершения стадии яровизации многолетними травянистыми растениями, так же как и у однолетних, зависят от условий происхождения той или иной формы. В общем можно сказать, что они близки к температурам яровизации однолетних хлебных злаков. «Озимые» многолетние злаки проходят первую стадию при низких температурах (от 2 до 3°С), «яровые» могут проходить ее при сравнительно высоких температурах — выше 10°С.

Имеются также данные о влиянии на рост и развитие многолетних растений отрицательных и сменных температур. Так, опыты по яровизации семян костра безостого показали, что первая стадия при отрицательных температурах так же, как при положительных высоких температурах, не проходит. Выдерживание наклюнувшихся семян перед посевом при температурах от -5 до -10°C отрицательно сказывается на росте растений и интенсивности кущения (Ржанова, 1957).

Аналогичные результаты были получены в опытах с одноукосным клевером (Грязнов, 1959). Яровизация одноукосного клевера в фазе до начала кущения при сменных температурах (с амплитудой от -1 до $+22^{\circ}\text{C}$) не оказывала существенного влияния на развитие растений. В то же время сменный режим при значительных колебаниях температур отрицательно влиял на ростовые процессы, причем не только в первой, но и на второй год жизни. В том случае, когда режим с низкими температурами (от 0 до $+0,5^{\circ}\text{C}$) растениям клевера давался в период кущения, наблюдалась задержка в развитии и значительно уменьшалось количество растений, находящихся в фазе стеблевания.

Начальный период первой стадии развития у одноукосного клевера осуществляется при относительно высоких положительных температурах, способствующих интенсивному росту вегетативных органов и отложению запасных питательных веществ. Это в одинаковой степени относится и к другим многолетним травянистым растениям, в частности злакам: чем более благоприятны для роста условия на первых фазах развития, тем интенсивнее накапливаются пластические вещества и быстрее проходит первая стадия. Эта закономерность характерна для всех травянистых растений.

Значение света для прохождения первой стадии развития у многолетних травянистых растений отмечено С. С. Шаиным (1954). Проводя наблюдения за ростом и развитием многолетних злаков и бобовых растений, выращиваемых без покрова и под покровом зерновых хлебных злаков, он заметил, что в том случае, когда посев многолетних трав осенью проводился одновременно с покровной культурой, растения не проходили первой стадии развития и на второй год не плодоносили. Если же травы высевались несколько раньше покровной культуры, то первая стадия проходила и растения на следующий год нормально выколашивались.

Длина первой стадии у разных видов и форм многолетних травянистых растений тесно связана с экологическими условиями районов их происхождения. Сорты из северных областей при яровизации значительно больше ускоряют развитие и дают более высокий процент выколашивания по сравнению с контрольными. Северокавказские и крымские предгорные формы тимофеевки менее отзывчивы на яровизацию. Горные сор-

та из Алтайского края имеют стадию яровизации, близкую к северным сортам. Такая же картина наблюдается у сортов клевера: наиболее отзывчивы к яровизации одноукосные сорта клевера северного происхождения.

Световая стадия относительно хорошо изучена только у немногих многолетних кормовых растений, в основном распространенных в зоне умеренного климата и относящихся к группе длиннодневных растений (клевер красный, тимофеевка луговая, райграс высокий, овсяница луговая и др.). Как и стадия яровизации, она проходит в каждом отдельном побеге, в связи с чем в пределах одного растения всегда имеется большая стадийная разнокачественность побегов.

У многолетних трав хорошо выражено внутривидовое разнообразие форм по световой стадии. Сортные различия клевера по отношению к свету были подмечены в работах П. И. Лисицина (1947), В. Ф. Корякиной (1964). Ими показано, что позднеспелые сорта клевера, особенно северного происхождения, значительно больше ускоряют свое развитие на длинном дне по сравнению с южными сортами.

С возрастом побеги многолетних кормовых трав, относящихся к группе длиннодневных растений, приобретают способность проходить световую стадию при коротком дне (Разумов, 1961). Наиболее детально эти закономерности были прослежены у сортов клевера красного и тимофеевки луговой. В опытах Л. А. Зайцевой (1958) были высеяны семена четырех сортов тимофеевки луговой. Растения в течение трех лет выращивались при различной продолжительности освещения (24, 15, 14, 13 и 12 час). В первый год жизни растений массовое цветение почти у всех сортов наблюдалось лишь на 24-часовом освещении. При этом, как и следовало ожидать, сорта различного эколого-географического происхождения вели себя по-разному: у сорта Хибинский 673 цветение исключалось при 15-часовом освещении; у сорта Московский 362Б — при 14-часовом, у северо-кавказского сорта ВИР—1 — при 13-часовом; у сорта Осетинская 1 цветение было во всех вариантах опыта, но процент цветущих растений в связи с укорочением дня резко снижался.

На следующий год после перезимовки при выращивании растений в тех же условиях реакция их на короткий день резко изменилась. Растения всех сортов прошли световую стадию не только при длинном, но и на коротком дне, хотя и со значительной задержкой. У всех сортов даже при 13—12-часовом освещении наблюдалась дифференциация конуса нарастания и образование зачаточного соцветия, что для тимофеевки является верным критерием завершения световой стадии. При освещении 15—14 час все сорта выколосились.

На третий год опыта (1957) на коротком 13—12-часовом режиме освещения наблюдалась не только дифференциация

зачаточного соцветия, но и бутонизация. При этом, если сравнить задержку во время колошения опытных растений с контролем (круглосуточное освещение), то на третьем году она была значительно меньше.

Однако длительное выращивание многолетних травянистых растений на короткодневном световом режиме не является нормальным и приводит к существенным изменениям ростовых процессов, а вместе с этим и внешнего вида растений. Так, например, в опытах В. И. Разумова у хибинского клевера, росшего в течение трех лет на 12-часовом освещении, цветоносные побеги оставались укороченными, а цветущее растение имело такую же форму, как и в фазу прикорневой розетки. На снижение ростовых процессов и на изменение габитуса многолетних растений при выращивании на коротком дне указывают и другие исследователи (Ржанова, 1951, 1952, 1957; Лубенец, 1963; Корякина, 1964).

Окончание световой стадии у побегов многолетних травянистых растений означает переход в генеративную фазу развития и связано с началом дифференциации цветочных бугорков на осях зачаточного соцветия (V этап органогенеза), с этого времени особенно большое значение приобретает качество света.

Спектральный состав света имеет значение и на более ранних этапах развития, но там он не является решающим фактором, хотя и может определять уровень фотосинтеза и накопления пластических веществ и оказывать определенное влияние на форму растений и другие признаки. Так, например, при выращивании длиннодневных многолетних растений (клевера, тимopheевки и др.) на свету, обогащенном коротковолновой (синей и фиолетовой) частью спектра, задерживается поступательный ход развития и резко повышается коэффициент побегообразования.

В опытах Е. И. Ржановой (1957) с выращиванием растений тимopheевки луговой на коротком, 9-часовом, дне в дневные часы суток с исключением утренних и вечерних часов освещения наблюдалась значительная задержка развития и формирование низкорослых, сильно кустящихся растений. Количество побегов в одном кусте достигало 70—80, но высота их не превышала 30 см; побеги имели не более 3—4 сдвинутых междоузлий, в то время как побеги контрольных растений имели 6—7 длинных междоузлий и общая высота их достигала 74—90 см. Совершенно иначе шло развитие и рост растений тимopheевки луговой при выращивании ее в тех же условиях (9-часовой день, с освещением растений в утренние и вечерние часы суток). Растения в опыте развивались, т. е. образовывали султаны, но по сравнению с контролем имели очень малый коэффициент кущения и незначительный рост в высоту.

Эти опыты показали, что как на первой, так и на второй стадиях развития имеют значение не только продолжительность освещения, но и качество света, выражающееся в определенном соотношении отдельных участков спектра.

К принципиально иным изменениям в развитии и росте растений приводит подобный режим, устанавливаемый после завершения второй стадии, в период формирования цветковых меристем. Изменение спектрального состава света в период дифференциации органов цветка (на V этапе) при определенных условиях может привести к изменению цикла развития побега и растения в целом. Индивидуальный цикл развития в этом случае может пойти по пути образования в соцветии вегетативных зачатков размножения, т. е. в соцветии вместо цветков и семян образуются побеги, луковички и т. п. Это явление получило название вивипарии, или «живородности».

Как известно, среди многолетних травянистых растений имеется ряд видов, у которых индивидуальный цикл заканчивается не образованием семян, а формированием луковичек и других образований. Исследование процесса развития и дифференциации конусов нарастания у живородящего луковичного мятлика показало, что у него первые две стадии развития, которые соответствуют первым четырем этапам органогенеза, проходят так же, как и у других видов мятлика лугового. Различие в ходе развития соцветия появляется на следующем этапе — в период дифференциации цветковых меристематических бугорков. У мятлика лугового при нормальных условиях происходит формирование тычиночных, пестичных бугорков и дальнейшая их дифференциация на соответствующие органы. У мятлика луковичного цветочные бугорки остаются недифференцированными, и вместо колосковых и цветочных чешуй образуются листья (Ржанова, 1957; Пополина, 1960).

Аналогичная картина наблюдается в опытах по выращиванию тимофеевки луговой на коротком дне при исключении утренних и вечерних часов освещения. В том случае, когда растения тимофеевки имели короткий световой режим в дневные часы (с 9 до 18 час) в период формирования цветочных бугорков, то наблюдалось израстание соцветий и образование живородных побегов (Ржанова, 1954). Эти побеги по характеру образования однотипны с живородными луковичками многих видов злаков, у которых вивипария является естественным способом размножения. Факты израстания многолетних и однолетних растений в связи с изменением светового режима описаны в ряде работ (Клебс, Разумов и Смирнова, 1936; Щеглова, Бельденкова, Корякина, Ермолаева, 1953; Лейсле, 1959, и др.).

Интересные работы по изучению влияния спектрального состава света на рост и развитие многолетних травянистых растений проводились отделом физиологии Всесоюзного ин-

ститута кормов под руководством С. С. Шаина (1960). В этих опытах продолжительность освещения определялась строго по астрономическому времени, по высоте стояния солнца над горизонтом. У сортов разного эколого-географического происхождения реакция на изменение спектрального состава оказалась различной. При выращивании на полдневном освещении у растений разных сортов тимофеевки луговой из северных и центральных областей развитие задерживалось, и формировались лишь вегетативные побеги; и только один сорт тимофеевки, Осетинская 1, в силу своего южного происхождения на полдневном освещении, обогащенном коротковолновой радиацией, образовывал единичные генеративные побеги. При 12-часовом утренне-вечернем освещении выколашивание, цветение и даже созревание семян происходило или одновременно с контролем (естественная продолжительность светового дня) или даже несколько раньше.

В онтогенезе многолетних травянистых растений, так же как и у однолетних растений, можно отметить и наиболее чувствительный период к сниженной интенсивности света. Этот период сначала был назван «критическим периодом» по отношению к интенсивности света, а позднее был выделен В. А. Новиковым (1953) в особую стадию.

Исследования Т. А. Шапкиной (1958), проводимые с пятью сортами клевера красного, отличающимися по географическому происхождению, показали, что снижение интенсивности света в период образования тетрад приводит к значительному понижению урожая семян и ухудшению их качества и, в первую очередь, к уменьшению процента жизнеспособной пыльцы до 45—65%. Аналогичные результаты были получены у тимофеевки луговой в опытах с выращиванием растений на коротком дне в утренне-вечерние часы. В этих условиях почти все цветки в султанах тимофеевки были стерильны, плоды завязывались в единичных колосках (Ржанова, 1957). Стерильность пыльцы соцветия у клевера и других травянистых растений в условиях слабой интенсивности света вызывается, по всей вероятности, недостаточным притоком пластических веществ из листьев (Новиков и Филиппов, 1950).

Значительные изменения условий светового режима приводят в ряде случаев к длительным изменениям строения растений (Ржанова, 1957; Новиков, 1953). В опытах с выращиванием тимофеевки луговой на коротком, 9-часовом дне при разном спектральном составе света в период третьей и четвертой стадий развития наблюдались различные изменения формы колоска и цветка: многоцветковость колосков, многостичность многотычиночность цветков, изменение формы оси колоска, изменения формы тычинок, пестика и других частей цветка. При этом изменения, возникшие в строении колосков и

цветков, сохранялись у семенного потомства в течение двух поколений без повторного воздействия коротким днем.

Подобные явления отмечают также Ф. Ф. Лейсле (1959), которая указывает, что из семян периллы, собранных с растений, росших в условиях измененного светового режима, развились растения, также имеющие различные новообразования.

Закономерные морфологические изменения, связанные с формированием вегетативных и генеративных органов в онтогенезе многолетних травянистых растений, так же как и у однолетних растений, принято обозначать фенологическими фазами и этапами органогенеза (Ржанова, 1952; 1957; Лебедев, 1966). Помимо фенофаз и этапов органогенеза у многолетних травянистых растений следует учитывать и возрастные периоды.

Формирование всех побегов многолетних травянистых растений — главных, развивающихся на зародышевой почечки семени, и боковых, возникающих из почек возобновления, — происходит за счет деятельности верхушечной меристемы. В процессе дифференциации конуса нарастания у многолетних травянистых растений отмечают те же этапы, какие свойственны однолетним растениям, однако у них имеется ряд специфических особенностей (рис. 10 и 11).

Первый этап характеризуется формированием конуса нарастания и первых зародышевых листьев почечки. У побегов, развивающихся из семян, он длится с момента формирования почечки в зародыше до прорастания семени. У побегов вегетативного размножения первый этап начинается с появления вторичного меристематического бугорка в пазухе листа и заканчивается равертыванием первого листа почки. Таким образом, он свойствен зачаточной фазе побега. Конус нарастания в этот период, помимо зародышевых листьев, часто бывает закрыт специальными органами. Например, у многих злаков зародышевая почечка бывает закрыта колеоптиле, у других однодольных растений защитную функцию выполняет влагалище семядоли (Серебряков, 1961). У двудольных растений почечка зародыша бывает закрыта базальной частью сложенных семядолей.

Еще большее разнообразие защитных органов можно встретить при развитии боковых почек. Боковые почки, развивающиеся в зоне возобновления, чаще всего бывают закрыты низовыми листьями, которые в отличие от настоящих листьев бывают слабо дифференцированными и часто имеют замкнутую чешуевидную форму. От настоящих листьев они отличаются своей консистенцией и окраской. Количество низовых листьев, закрывающих зачаточный боковой побег, зависит от вида и условий произрастания. Зачаточные зародышевая и боковая почки, защищенные специальными органа-

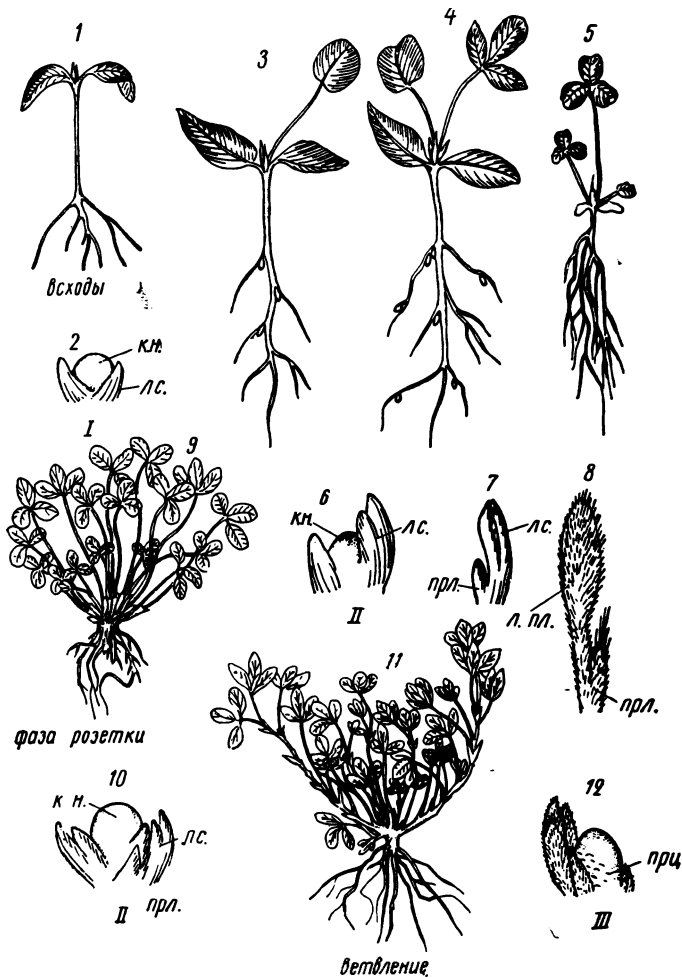
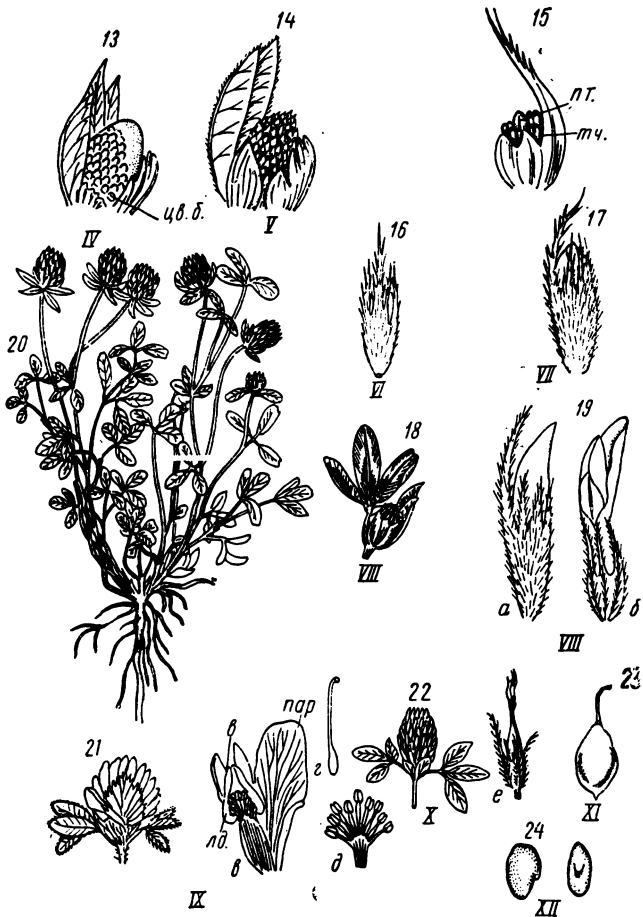


Рис. 10. Фазы развития и этапы органогенеза клевера красного (по Ржановой):

1 — фаза всходов; 2 — конус нарастания на I этапе органогенеза; 3 — фаза появления простого листа; 4 — фаза появления первого настоящего листа; 5 — фаза трех листьев; 6 — конус нарастания на II этапе органогенеза; 7 — внутренний лист почки; 8 — наружный лист почки; 9 — растение в фазе розетки; 10 — конус нарастания на II этапе органогенеза; 11 — фаза ветвления; 12 — конус нарастания на III этапе органогенеза; 13 — соцветие на IV этапе органогенеза; 14 — соцветие на V этапе орга-

ми, получили название закрытых почек (Серебрякова, 1959). Закрытые почки с конусом нарастания на I этапе характеризуются определенным числом зачаточных листьев или определенной емкостью почки¹.

¹ Емкостью почки называется число зачатков листьев на конусе нарастания злаков, заключенных под покровом закрытой почки или в трубочке влагалища последнего развернувшегося листа в данный момент (Серебрякова, 1959).



ногенеза; 15 — цветок на V этапе органогенеза; 16 — бутон на VI этапе органогенеза; 17 — бутон на VII этапе органогенеза; 18 — соцветие на VIII этапе органогенеза; 19 — цветок на VIII этапе органогенеза (а — сбоку, б — со стороны лодочки); 20 — фаза цветения; 21 — соцветие на IX этапе органогенеза (в — цветок, г — пестик, д — тычиночная трубка); 22 — соцветие на X этапе органогенеза (е — плод); 23 — плод на XI этапе органогенеза; 24 — семена на XII этапе органогенеза.

к. н. — конус нарастания; лс. — лист; прл. — прилистник; л. пл. — листовая пластинка; прч. — прицветник; лт. — пестик; тч. — тычинка; лд. — лодочка; вс. — весла; пар. — парус; цв. б. — цветочные бугорки. Римскими цифрами обозначены этапы органогенеза

Для первого этапа онтогенеза ряда многолетних растений характерны сближенные междоузлия стебля. У двудольных растений в этот период могут быть сформированы первые междоузлия, эпикотиль и междоузлия низовых листьев.

Второй этап дифференциации конуса нарастания побега отличается от первого тем, что у его основания начинают интенсивно формироваться зачатки настоящих стеблевых листьев, узлов и междоузлий стебля. При этом рост зачаточных

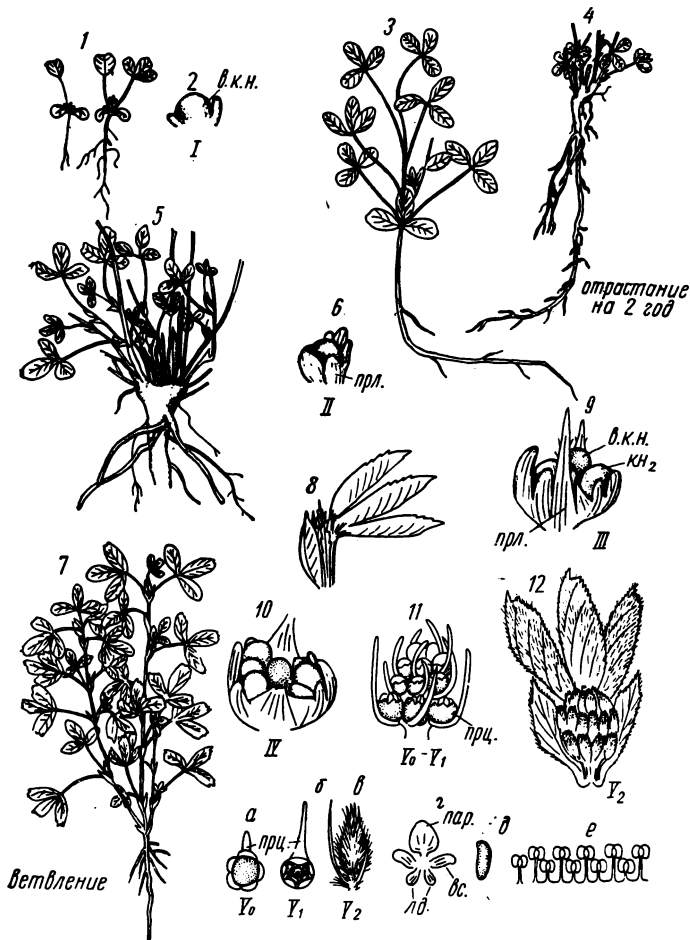
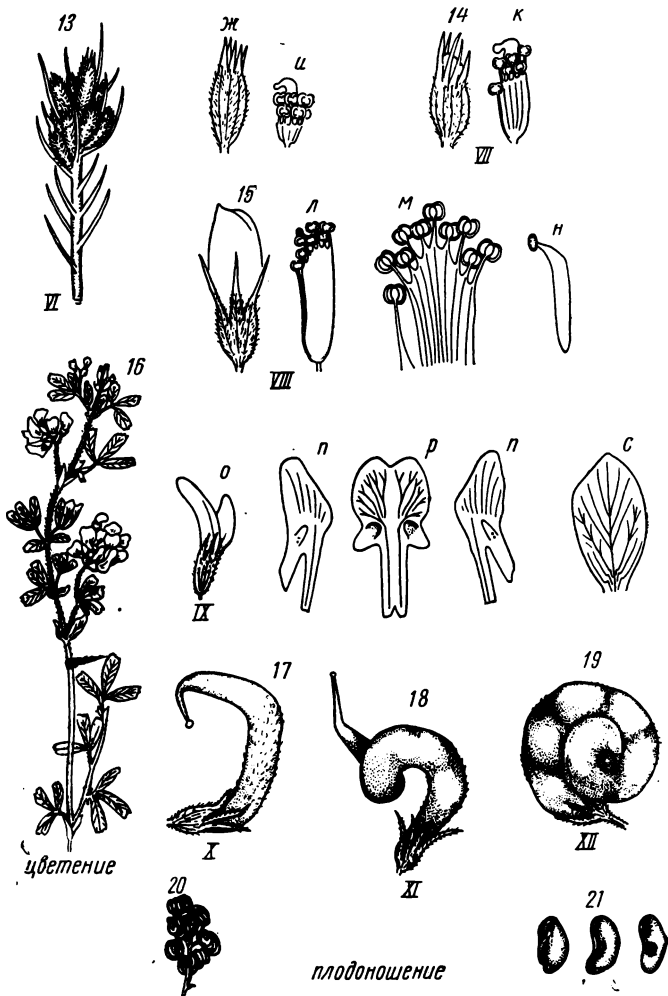


Рис. 11. Фазы развития и этапы органогенеза люцерны посевной (по Ахундовой):

1 — фаза всходов; 2 — конус нарастания на I этапе органогенеза; 3 — фаза розетки; 4 — фаза отрастания на второй год жизни; 5 — фаза отрастания на третий и последующие годы; 6 — конус нарастания на II этапе органогенеза; 7 — фаза ветвления; 8 — лист и прилистники, закрывающие верхушечную почку побега; 9 — верхушечная почка побега на III этапе органогенеза; 10 — IV этап органогенеза; 11 — соцветие в начале V этапа органогенеза (а — цветок на V_0 подэтапе, б — цветок на V_1 подэтапе); 12 — соцветие в конце V этапа органогенеза (в — цветок, г — элементы венчика, д — пестик, е — тычинки); 13 — соцветие на

органов зависит от биологических особенностей развития растений. У многолетних травянистых растений, имеющих длинную стадию яровизации и требующих для ее прохождения низких температур, в этот период растут лишь листья. Междоузлия остаются в сближенном состоянии, и растения нахо-



VI этапе (ж — цветок, и — пестик и тычиночная трубка); 14 — цветок на VII этапе (к — пестик и тычиночная трубка); 15 — цветок на VIII этапе (л — тычинки, тычиночная трубка и пестик, м — развернутая тычиночная трубка, н — пестик); 16 — побег в фазе цветения (о — цветок на IX этапе органогенеза, п — весла, р — лодочка, с — парус); 17 — плод на X этапе; 18 — плод на XI этапе; 19 — плод на XII этапе; 20 — кисть с плодами на XII этапе; 21 — семена.

в. к. н. — верхушечный конус нарастания; к. н.₂ — конус нарастания второго порядка; пр.л. — прилистник; пр.ц. — прицветник; пар. — парус; лд. — лодочка; вс. — весла.

Римскими цифрами обозначены этапы органогенеза

дятся в фазе прикорневой розетки. У других многолетних растений, например у люцерны синей, процесс заложения побегов и их рост идут одновременно.

Помимо листьев и междоузлий стебля на II этапе происходит заложение боковых вегетативных почек. Таким образом, на II этапе органогенеза у многолетних травянистых расте-

ний, так же как и у однолетних, происходит формирование вегетативных органов самого побега и почек возобновления.

Продолжительность II этапа органогенеза у разных видов и форм многолетних травянистых растений различна и зависит от наследственных особенностей развития и условий среды. У многолетних растений с наличием моноциклических побегов, развивающихся по яровому типу, II этап органогенеза сравнительно короткий, длительность его исчисляется обычно днями, неделями, лишь иногда месяцами. У целого ряда дикорастущих луговых, лугопастбищных и лесных растений вегетативная фаза развития побега — II этап органогенеза — происходит в течение весны и лета первого года заложения почки. В середине или конце летнего периода у этих растений бывает уже заложено соцветие, и, следовательно, растения переходят в генеративную фазу развития (Серебряков, 1952).

У растений с моноциклическими побегами озимого типа продолжительность II этапа органогенеза значительно больше. Конусы нарастания у такого рода побегов в течение 5—6—9 и более месяцев остаются на II этапе. Переход в генеративную фазу развития у них наблюдается лишь весной или летом следующего года.

Промежуточное положение между этими двумя группами растений занимают такие растения, как тимopheевка луговая, райграс высокий, двуукосный клевер и ряд других многолетних растений, которые в год прорастания семян переходят к генеративному развитию. У этих растений одновременно формируются два вида побегов: моноциклические побеги ярового типа и моноциклические побеги озимого типа. Например, при посеве тимopheевки луговой и райграса высокого весной главные побеги и боковые побеги весеннего кушения имеют сравнительно короткий II этап органогенеза и развиваются по яровому типу, т. е. переходят к генеративному развитию в год посева. В то же время побеги летне-осеннего кушения развиваются по озимому типу. В течение осенне-зимнего времени конус нарастания у них остается на II этапе органогенеза.

У многолетних растений с полициклическими побегами почки возобновления в течение 3—4 и более лет пребывают в вегетативном состоянии, а конус нарастания — на II этапе органогенеза. Листья у полициклических побегов или отмирают к осени, или являются вечнозелеными, сохраняющимися в течение 2—3 лет. Так формируются побеги у некоторых многолетних злаков, например у луговика дернистого или щучки.

Продолжительность дифференциации конуса нарастания на II этапе органогенеза у побегов многолетних травянистых растений находится в прямой связи с накоплением пластических веществ, обуславливающих заложение резервных почек возобновления. Чем более длительным будет этот этап, тем

больше заложится новых почек и побегов вегетативного размножения.

Таким образом, темпы и характер дифференциации конуса нарастания на II этапе органогенеза у многолетних травянистых растений определяют продолжительность и интенсивность вегетативного размножения, а следовательно, и долголетие особи. Кроме того, с продолжительностью II этапа органогенеза связано накопление пластических веществ, необходимых для перехода к генеративному развитию.

Первый и второй этапы дифференциации конуса нарастания у большинства многолетних растений соответствуют в основном первой стадии развития и подготавливают переход к началу второй стадии.

Третий этап органогенеза у многолетних травянистых растений, так же как и у однолетних, характеризуется увеличением размеров конуса нарастания и формированием зачаточных прицветных листьев соцветия.

У многолетних злаков конус нарастания на III этапе вытягивается в длину — происходит его сегментация на узлы и междоузлия главной оси соцветия, а также формирование листовых валиков. Вытягивание конуса нарастания стебля у злаков при оптимальных условиях идет очень быстро, и если не следить систематически за ростом конуса и его дифференциацией, то период образования листовых валиков не всегда удастся выделить в самостоятельный этап. Процесс вытягивания конуса нарастания и формирования листовых валиков наиболее типично выражен у многолетних злаков, имеющих колосовидное соцветие, например, у пырея среднего и райграса пастбищного. Ясно выражен этот этап у злаков, имеющих соцветие султан, например у лисохвоста лугового и тимофеевки луговой.

У многолетних растений, как и у однолетних, верхушечный конус нарастания на III этапе в процессе дальнейшей дифференциации целиком используется на формирование соцветия. Задержка дифференциации конусов нарастания на III этапе, если в дальнейшем условия оказываются подходящими для развития, приводит к образованию крупных соцветий. В зависимости от типа соцветия увеличение конуса нарастания может проходить по-разному. Например, у эспарцета соцветие представляет собой вытянутую многоцветковую кисть, поэтому и конус нарастания на III этапе органогенеза у него сильно вытягивается; у клевера красного соцветие имеет сильно укороченную ось с сидячими цветками (головка), в связи с этим конус нарастания сильно увеличивается в диаметре. У сложноцветных растений (например, астры) соцветие на III этапе сильно укорачивается, уплощается и одновременно увеличивается в диаметре.

Четвертый этап органогенеза у многолетних травянистых растений, так же как и у однолетних, характеризуется формированием конусов нарастания осей второго, третьего и последующих порядков на терминальном конусе нарастания. На этом этапе происходит формирование боковых цветоносных побегов соцветия. В зависимости от типа соцветия и характера формирования генеративной сферы растения этого этапа проходят по-разному. У многолетних злаков с колосовидным типом соцветия, например у разных видов пырея, эгилопса, плевела и др., на сильно вытянутом верхушечном конусе нарастания побега, в пазухах зачаточных брактеей формируются меристематические бугорки, представляющие собой конусы нарастания осей второго порядка. Эти боковые конусы нарастания в свою очередь вытягиваются, сегментируются и дают начало колоскам.

У видов с метельчатым соцветием, например у видов костра, мятлика, овсяницы и др., в этот период происходит многократное ветвление и образование конусов нарастания осей не только второго, но и третьего, четвертого и последующих порядков. При этом в пазухах брактеей образуется несколько конусов нарастания второго порядка, которые вытягиваются и образуют полумутовки веточек зачаточной метелки.

У двудольных растений, у которых цветоносные побеги формируются не только из верхушечного конуса нарастания, но и из боковых почек, на третьем и четвертом этапах происходит формирование не только соцветий, но и всей генеративной сферы. Формирование соцветий (собственно IV этап) происходит в зависимости от типа соцветия. У эспарцета, имеющего кистевидное соцветие, на вытянутом конусе в пазухах прицветных листьев закладываются цветочные меристематические бугорки, дальнейшая дифференциация которых происходит в акропетальном порядке. У клевера IV этап характеризуется заложением цветочных бугорков на конусе. Образование цветков начинается со стороны конуса, обращенной к пазухе кроющего листа, и идет по спирали.

Пятый этап органогенеза, связанный с формированием органов цветка, у многолетних травянистых растений мало чем отличается от однолетних. По сравнению с IV этапом он охватывает более длительный период. При этом в пределах соцветия всегда наблюдается большая разнокачественность по степени дифференциации меристем: в верхней части верхушечный конус нарастания может образовывать конусы боковых цветоносных побегов (IV этап), а в нижней происходит дифференциация органов цветка (V этап), или наоборот. Обычно принято у видов с акропетальным порядком заложения цветков V этап определять по одному-двум нижним цветкам; у видов с безипетальным заложением и дифференциацией цветков — по верхним ярусам.

По продолжительности V этапа виды многолетних травянистых растений резко различаются так же, как и на других этапах, в зависимости от цикла развития побегов. Есть виды, у которых V этап проходит в почках возобновления, т. е. в тот период, когда еще почка не тронулась в рост и побег находится в эмбриональном состоянии. В таком состоянии растения перезимовывают и на следующий год цветут. К ним относятся почти все ранневесенние лесные растения Подмосковья, зацветающие до 20 мая, а также ряд растений, зацветающих в июне. У этих растений IV и V этапы продолжают в течение 7—8—9—10 месяцев. При этом некоторые растения в период прохождения IV—V этапов выдерживают пониженные температуры зимнего периода.

В полярно-альпийском ботаническом саду (Мурманская область) у раноцветущих растений дифференциация конуса нарастания в почках возобновления начинается в июне—июле и продолжается в течение всего летнего периода. К концу вегетации в почках возобновления полностью бывают сформированы соцветия и цветки. В таком состоянии растения перезимовывают и на следующий год рано весной приступают к цветению. У многих растений в этих же условиях дифференциация конуса нарастания на III—IV этапах начинается в августе, к концу вегетации образуются лишь цветочные бугорки. Полной дифференциации органов цветка не происходит. Побег перезимовывает в начальной фазе V этапа.

У некоторых видов многолетних травянистых растений дифференциация на IV этапе может проходить под снегом. Например, у лисохвоста лугового начальные этапы дифференциации соцветия проходят под снеговым покровом (Рудакова, 1950). То же самое наблюдали В. И. Душекин (1952) у тимopheевки альпийской в условиях Хибин и В. А. Ахундова у луковичного мятлика, выращиваемого в Московской области. Раннее заложение соцветий и цветка в почках возобновления у многолетних травянистых растений характерно для видов, растущих в районах с коротким вегетационным периодом.

Среди многолетних травянистых растений имеются и такие виды, у которых IV—V этапы проходят быстро — в течение одного вегетационного периода. Например, у люцерны IV этап в условиях Московской области проходит за 4—5 дней, V этап — за 15—30 дней. У клевера одноукосного IV этап проходит в течение 5—10 дней, а V этап — за 10—20 дней.

Шестой и седьмой этапы органогенеза характеризуются так же, как и у однолетних растений, прохождением процесса микро- и мегаспорогенеза и гаметогенеза. Продолжительность этого периода различна у разных видов, и каждый вид имеет свои специфические особенности. У многих видов VI—VII этапы проходят быстро, в течение нескольких

дней, например, у разных видов и сортов люцерны он проходит от 10 до 25 дней. Но среди многолетних травянистых растений есть виды, у которых и эти два этапа проходят в течение зимнего времени.

Все последующие этапы органогенеза (VIII — бутонизация или колошение, IX — цветение и оплодотворение, X — формирование плода и семян, XI — накопление запасных питательных веществ в эндосперме и семядолях, XII — созревание) проходят так же, как и у однолетних растений.

У многолетних травянистых растений начальные этапы формирования генеративных органов (III, IV, V этапы) частично или полностью осуществляются за счет пластических веществ, накопленных материнским побегом, т. е. побегом, от которого получил начало дифференцирующийся побег. Это относится прежде всего к тем растениям, у которых III—IV и V этапы проходят в почках возобновления, когда они еще не тронулись в рост и их органы не способны к ассимиляции. И только последние этапы — VI—VII, VIII, IX—X—XI и XII — у этих растений осуществляются за счет жизнедеятельности самого дифференцирующегося побега.

У многолетних растений, у которых побеги из почек возобновления развиваются по яровому типу, весь процесс дифференциации, начиная с начальных этапов и кончая созреванием семян, протекает за счет пластических веществ, ассимилированных органами самого побега.

ЛИТЕРАТУРА

- Белоножко И. И. и Чеботарева Т. Н. Советская агрономия, 1950, 1. Вильямс В. Р. Полное собр. соч. М., Изд-во АН СССР, 1949, 4, 8, 10. Грязнов И. Н. Автореф. канд. дисс. Горький, 1953; Уч. зап. Горьковск. гос. ун-та, 1959, вып. 1. Дмитриев А. М. Луговое хозяйство с основами луговедения. М., Сельхозгиз, 1948. Душечкин В. И. ДАН СССР, 1952, 85, 1. Зайцева Л. А. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1958, 33, вып. 1. Корякина В. Ф. Особенности роста и развития многолетних кормовых растений. М.—Л., «Наука», 1964. Лейсле Ф. Ф. Тр. Бот. ин-та, сер. 4, 1959, 9. Лебедев П. В. Автореф. докт. дисс. Пермь, 1966. Мещеряков Д. П. Докл. ТСХА, 1949, вып. 11. Новиков В. А. Изв. АН СССР, сер. биол., 1953, 4. Олейникова Т. В. Докл. Всесоюзн. совещ. по физиологии растений, 1949, 4, вып. 1. Поправко А. В. Агробиология, 1952, 4. Разумов В. И. и Смирнова М. М. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1936, 15, вып. 5. Разумов В. И. Среда и развитие растений. Л.—М., Изд-во с.-х. лит., журналов и плакатов, 1961. Ржанова Е. И. ДАН СССР, 1951, 1, 6; Бюлл. МОИП, 1952, 1, 7(6); Вестн. МГУ, 1952, 3; Агробиология, 1952, 5; Биологические основы культуры многолетних злаков. Изд-во МГУ, 1957; Наука и передовой опыт в сельском хозяйстве, 1957, 4; кн. «Биологический контроль в сельском хозяйстве». Изд-во МГУ, 1962. Рудакова М. Н. Тр. Горьковск. с.-х. ин-та, 1950, 6, вып. 2. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., «Высшая школа», 1952. Серебрякова Т. И. Бюлл. МОИП, отд.

биол., 1959, 64 (3). Смелов С. П. Теоретические основы луговодства. М., «Колос», 1966. Федоров А. К. Особенности развития зимующих растений. М., Изд-во АН СССР, 1959. Церлинг В. В. и Чепикова А. К. ДАН СССР, 1934, 3, 7. Шаин С. С. Агробиология, 1954, 2; Свет и развитие растений. М., «Знание», сер. VIII, 1960, 13. Шапкина Т. А. Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1958, вып. 13. Шенников А. П. Экология растений. М., «Сов. наука», 1950. Щеглова О. А., Бельденкова А. Ф., Лейсле Ф. Ф. и Корякина В. Ф. Изв. АН СССР, сер. биол., 1953, 4.

ФИЗИОЛОГИЯ КЛЕВЕРА И ЛЮЦЕРНЫ

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И БИОЛОГИЯ

Клевер и люцерна относятся к числу самых ценных многолетних кормовых трав из семейства бобовых. Клевер красный занимает господствующее положение во всех районах черноземной полосы СССР. Люцерна является одним из самых распространенных растений во многих республиках и областях черноземной зоны и Юго-Востока. На поливных землях Узбекской и других среднеазиатских республик и в Закавказье она имеет не только кормовое значение, но и как предшественник хлопчатника. В зоне клеверосеяния люцерна является хорошим дополнением к нему (Тарковский, Константинова, 1951), а местами имеет и самостоятельное значение (Эстонская ССР).

Широкое распространение этих бобовых объясняется их высокой урожайностью и ценными кормовыми качествами: они содержат большое количество белка и минеральных элементов (особенно кальция и фосфора), богаты витаминами и углеводами. Очень высоко и агротехническое значение этих растений: они улучшают физико-химические и биологические свойства почвы, усиливают жизнедеятельность полезных микроорганизмов, обогащая почву органическими веществами и повышая ее плодородие. Гектар хорошего клевера может накопить около 160—180 кг азота, а гектар люцерны — до 300 кг (Прянишников, 1931, 1953). Люцерна используется даже в качестве сидерата (Скрябин, 1950).

Известно, что особенностью бобовых растений является симбиоз их с бактериями, которые усваивают азот из воздуха и переводят его в удобоусвояемую для растений форму. В местах размножения бактерий на корнях образуются клубеньки. На число и размеры клубеньков влияют кислотность и питательные вещества почвы. В осеннее время клубеньки на корнях бобовых растений разрушаются и бактерии из них вновь

возвращаются в почву. К весне число клубеньков на корнях снова увеличивается, причем у подкормленных минеральными удобрениями растений оно больше, чем у неподкормленных (Березова и Ремпе, 1952; Федоров, 1952; Мишанина, 1955). Данные по изменению активности клубеньковых бактерий по фазам развития немногочисленны (Федоров и Подъяпольская, 1951; Федоров и Главачкова, 1956).

Кроме клубеньковых бактерий, бобовые, как правило, вступают в симбиоз с эндофитными грибами, образующими микоризы (Селиванов, Крюгер, Хацкелевич, 1966). У клевера и люцерны микориза встречается в самых различных географических районах СССР, где имеется достаточное количество влаги для роста растений.

Клевер красный был введен в культуру в юго-западной Европе еще в XII в. (Бобров, 1947), в России начал появляться с 1766 г. (Лисицин, 1947). Он относится к подсекции *Leimonophyllum* Her in Fedde Report, секции *Trichostoma* Bobr., порядку *Logopus* Bernh. (Бобров, 1947).

На территории СССР (по Хорошайлову, 1952) в массовых производственных посевах встречаются 4 биологические разновидности культурного клевера красного: многолетний (позднеспелый), кудряш (северный раннеспелый), восточный и скороспелый (южный раннеспелый).

В сельскохозяйственной практике различают два типа культурного клевера красного: одноукосный, или позднеспелый (*Trifolium pratense serotinum*), и двуукосный, или скороспелый (*Tr. pratense praecox*).

Клевер обычно возделывается в виде сложных популяций. Однотипных сортов клевера, представленных только одной группой растений (яровой или озимой), в сельскохозяйственной практике почти не встречается.

Зона клеверосеяния простирается примерно на половину территории СССР и занимает районы с различными природно-хозяйственными условиями.

На северной обширной территории лесной зоны клеверосеяния — в центральной, северо-восточной и восточных районах нечерноземной полосы европейской части СССР и в Сибири — возделывается одноукосный позднеспелый клевер. В год посева он обычно к генеративной фазе не переходит, а зимует в состоянии хорошо облиственной розетки. Одноукосный (позднеспелый) клевер красный содержит больше грубых и толстых стеблей более высоких и лучше облиственных, чем раннеспелый (двуукосный), у него в среднем 7,5 (7—9) междоузлий и длинные узкие прилистники. Цветение недружное, растянутое. Продолжительность жизни 3—4 года.

На южной территории Союза зона клеверосеяния охватывает Украинскую ССР, южную Белоруссию, Курскую, часть Брянской и Воронежскую области, а также предгорья Кав-

каза и горные хребты Средней Азии. Здесь выращивается преимущественно двуукосный клевер раннеспелый, способный давать в год минимум 2 укоса. Он имеет прямостоячие, тонкие стебли, 5—6 развитых междоузлий и 1—2 сближенных междоузлия у основания стебля; прилистники широкие. В год посева переходит к цветению на 2—3 недели раньше одноукосного. Листовит розетки к осени не образует. Перезимовка слабая. Продолжительность жизни 4—5 лет.

Между областями распространения двух типов клевера лежит площадь их смешанных посевов. В областях южной части СССР с засушливым климатом и высокой температурой культура клевера красного сменяется культурой люцерны. И только в горных районах с более прохладным климатом клевер опять приобретает значение как кормовое растение.

Наибольшее значение для всех областей нечерноземной зоны, а также и для северной части черноземной полосы имеет одноукосный позднеспелый клевер, на материалах по которому мы и основываемся в дальнейшем изложении.

Культура люцерны на территории Советского Союза древняя и одновременно новая. В Средней Азии и Закавказье она выращивается на поливе уже около трех тысяч лет (Кобурн, 1908; Макаров, 1950; Хасанов, 1959, и др.). В европейской части СССР это сравнительно молодая культура, в литературе не найдено точных сведений о начале выращивания ее на этой территории. По одним данным (Советов, 1889; Кулешов, 1938; Болотов, 1952, и др.), культивирование люцерны здесь совпало с XVIII в., по другим — с началом прошлого столетия (Макаров, 1950). В европейской части площади под люцерной увеличивались медленно, она получила широкое распространение только после Октябрьской революции. В настоящее время наибольшие площади люцерны занимает в РСФСР (Лубенец, 1953; Культурная флора СССР, 1950). На юг от 50-й параллели, отделяющей основную часть лесостепи и всю степь, высевается около 80% люцерны. Севернее 50-й параллели основные площади люцерны сосредоточены в Воронежской, северной части Волгоградской и Куйбышевской областях.

Люцерна в зоне клеверосеяния имеет ряд преимуществ перед клевером красным. Она характеризуется высокой зимостойкостью и долговечностью. Клевер часто изреживается уже в первый год жизни, выпадает же обычно во второй год пользования (третий год жизни). Люцерна может произрастать на одном месте в течение многих лет, в севообороте используется 5—7 лет. Она обладает исключительной энергией роста, прекрасно отрастает после укосов и стравливания скотом. На поливе дает 4—7 и даже 8 укосов, в нечерноземной полосе — 2—3, на зеленый корм — 6—7.

Люцерна относится к роду *Medicago* L. семейства бобовых (*Leguminosae* Juss.), подсемейства *Papilionatae* Taub. В кор-

мовом отношении наиболее ценными являются многолетние виды подрода *Falcago* Grossh. (секция *Falcago* Rchd emend Boiss.) (по Васильченко, 1949).

В культуре широкое распространение в Советском Союзе получили всего несколько видов люцерны, относимых обычно к сборным видам: синяя, посевная, или обыкновенная (*Medicago sativa* L.), и желтая, или серповидная (*M. falcata* L.), культивируемая значительно реже синей. Особенно широко распространились гибриды между *M. sativa* и *M. falcata*: синегибридные с преобладанием в них особенностей синей, с цветками синих и фиолетовых оттенков; желтогибридные с преобладанием цветков с желтой окраской и другими свойствами желтой люцерны; пестрогибридные — с пестрой окраской цветков, самых разных оттенков от желтого до синего и часто с новыми свойствами и признаками по сравнению с родительскими формами (Белов, 1929; Константинов, 1935; А. М. Константинова, 1940а, 1940б, 1948, 1956, 1960; Руководство по апробации сельскохозяйственных культур, 1950). Иногда гибридные формы объединяются и выделяются в самостоятельный вид *M. media* Pers. — люцерна средняя, гибридная, или песчаная. В засушливых районах СССР высевается люцерна голубая (*M. coe rulea* Jess.), на юго-востоке изредка возделывается люцерна хмелевидная (*M. lupulina* L.).

Все многолетние люцерны объединяют большое число разновидностей, экологических типов, связанных с различными условиями их формирования и отличающихся по биологическим особенностям, морфологическим, физиологическим признакам и хозяйственной ценности.

Среди дикорастущих люцерн имеются виды, представляющие ценность как в кормовом отношении, так и для селекции. Это люцерны тьяншанская *M. tianshanica* Vass., гиссарская — *M. transoxana* Vass., полузакрученная — *M. hemicycla* Grossh., крупноцветковая — *M. grandiflora* Grossh., клейкая — *M. glutinosa* Grossh., кавказская — *M. caucasica* Vass.

Основное мировое разнообразие люцерны сосредоточено в Советском Союзе (из 50 видов многолетней люцерны 40 в нашей стране). До сих пор не существует общепризнанной системы этого рода. Наиболее полные классификации даны русскими авторами (Бордаков, 1933, 1936; Гроссгейм, 1945; Васильченко, 1949; Синская, 1950; Лубенец, 1953, 1956, и др.). Новейший критический обзор систематики рода люцерны (дикорастущих видов) дается в работе Н. В. Кульгасова (1967).

Условия произрастания клевера и люцерны. Оптимальная температура прорастания семян клевера красного 5—7° и выше, люцерны — 2—6° и выше (Тиунов и Метельский, 1953; Филлимонов, 1954, 1957, 1962; Гарковский, 1959; Берлянд, 1962). Для получения фуражной массы клевера требуется

сумма температур 1200°, для люцерны — 800—850°; для получения семян клевера одноукосного — 1400—1500°, люцерны — 900—1300° (Родченко, 1961). По данным А. Д. Кисис (1954), для нормального развития и созревания семян люцерны в нечерноземной полосе сумма температур должна составлять 2200°.

Клевер и люцерна могут проходить стадию яровизации только с появлением листьев, в которых накапливаются вещества, необходимые для прохождения этой стадии. Оба растения проходят стадию яровизации ежегодно с появлением новых побегов. Показателем наступления световой стадии является вытягивание нижних междоузлий (Миняев, 1945; Тужихин, 1939; Соболев, 1948; Тиунов и Метельский, 1953; Лубенец, 1937, 1953, 1956; Куперман, Ржанова, 1963; Шаин и др., 1963, и др.). Длина световой стадии зависит от природных свойств растения, продолжительности дня, освещенности, качества света, влажности и температуры почвы и т. д. С. С. Шаин с сотрудниками (1963) во Всесоюзном институте кормов в течение многих лет проводились исследования по влиянию качества и интенсивности света на кормовые многолетние травы.

Клевер одноукосный и люцерна являются растениями длинного дня, реакция на длину дня у них выражена особенно четко. Оба вида при весеннем беспокровном посеве могут переходить в первый год жизни к цветению, под покровом они зацветают на второй год. Люцерна очень светолюбива и хуже клевера переносит притенение покровным растением, сорняками и загущение посевов.

Изучение влияния внешних факторов на рост и развитие клевера и люцерны показало, что с изменением длины дня и температуры у них резко изменяется длина вегетационного периода, продолжительность фаз, высота растений, форма куста, кустистость, зимостойкость, семенная продуктивность и др. (различно в зависимости от природы вида и сорта растения). Различия в реакции на длину дня сортов клевера и люцерны показаны в ряде работ (Tincker, 1925; Якушева, 1945; Синская, 1950, 1959; Лубенец, 1953; Капралова, 1955, 1959; Шульц, 1949; Schultze, 1957; Лебедева, 1958, и др.).

Клевер и люцерна при соответствующей агротехнике могут давать хорошие урожаи на самых разнообразных типах почв, за исключением склонных к заболачиванию. Оба вида не терпят близкого стояния грунтовых вод. Наиболее высокие урожаи они дают на богатых культурных почвах, с хорошо проницаемой подпочвой, глубоким пахотным слоем, удобренным минеральными и органическими удобрениями. Клевер красный плохо растет на легких, бедных песчаных почвах, имеющих низкую влагоемкость. Люцерна на песчаных почвах в нечерноземной зоне растет хорошо и дает высокие уро-

жаи семян (Кисис, 1954, 1956; Сметанникова, 1963). На рихтовых почвах (сухие, каменистые, маломощные дерново-карбонатные) на о. Сарема и Хийума и в северных районах Эстонии люцерна отодвинула на второй план клевер красный и занимает ведущее место среди всех сельскохозяйственных растений (Лаур, 1955, 1958, 1960). Она является пока единственной культурой, способной давать на этих почвах устойчивые и высокие урожаи. Люцерну можно выращивать и на осушенных торфяных некислых почвах (Тарковский, Константинова, 1959). Наиболее подходящими в нечерноземной зоне для люцерны являются карбонатные или с нейтральной реакцией окультуренные почвы. В условиях орошения люцерна может успешно возделываться на черноземах, каштановых и бурых почвах, а также на сероземах при самых различных вариантах механического состава, структуры и химизма их (Соколенко и др., 1934). Она дает хорошие урожаи на пылевато-песчаных почвах Узбекистана.

Главным препятствием для успешного возделывания люцерны и клевера в нечерноземной зоне являются неблагоприятные свойства дерново-подзолистых почв: излишняя кислотность, ядовитые для растений подвижные формы алюминия и марганца, недостаток фосфора и других питательных веществ (Дьякова, 1941, 1951; Столбунова, 1954; Авдонин и Ильина, 1956; Фроловская, 1966).

Под влиянием избытка алюминия в почве нарушаются углеродный, азотный и фосфорный обмены растений (люцерны), уменьшается содержание белкового азота и увеличиваются небелковые его формы (Константинова, Табачкова, 1959, 1960). Е. В. Дьякова (1948) установила, что при содержании 2—3 мг алюминия на 100 г абсолютно сухой почвы растения испытывают угнетение, а при 10 мг и выше — погибают. Токсичность алюминия особенно опасна в первый период жизни бобовых (Авдонин и Лебедева, 1954; Авдонин, Кузин и Лебедева, 1954; Авдонин и Колосова, 1959а, 1959б; Халлер, 1961, и др.).

Повышенная кислотность почвы угнетающе влияет и на деятельность клубеньковых бактерий, которые слабо или совсем не развиваются (Июффе, 1930). Нормальное развитие их происходит, по некоторым данным, при кислотности не ниже 4,5 (Тарковский, 1959, и др.).

Первым условием возделывания бобовых на кислых почвах является известкование. Однако на хорошо заправленных навозом и на слабоподзолистых почвах клевер и люцерна могут успешно произрастать и без внесения извести.

Клевер красный менее требователен к кислотности почвы, чем люцерна, которая на кислых почвах погибает. Наиболее благоприятной для клевера является рН 6,0 или 7,0, для люцерны — 5,8—6,5; по другим данным — 5,9, 7,5 и даже 8,0

(Якушкин, 1953; Лубенец, 1953; Авдонин, 1954; З. П. Константинова, 1957, и др.).

Клевер красный и люцерна отличаются неустойчивыми по годам и нередко низкими урожаями семян (причины этой неустойчивости до сих пор не выяснены). Однако потенциальная возможность образования у них семян очень высокая (Сметанникова, 1950б; Корякина, 1950; Ларин, 1960; Савельев, 1960; Ильина, 1963; Фроловская, 1963, 1966, и др.). Например, люцерна может давать 30—40 ц/га семян и больше, обычная же фактическая урожайность ее колеблется от нескольких килограммов до 2—3 ц/га, в редких случаях 10—12 ц/га. Такие же резкие колебания в урожаях семян наблюдаются и у клевера красного.

Снижение семенной продуктивности клевера и люцерны объясняется разными причинами. Основной из них считается недостаток питательных веществ, в ряде случаев — нарушение водного режима, колебание температурного режима, недостаток тепла, плохое проветривание травостоя во время цветения и вообще ухудшение внешних условий. Низкий уровень семенной продуктивности обоих бобовых некоторые исследователи связывают с недостатком опылителей, особым строением цветка, гибелью семянпочек. На интенсивность опадания цветков и завязей большое влияние оказывает степень освещенности, затенение влияет отрицательно на образование семян (Киструцкий, 1936; Федорчук, 1944; А. М. Константинова, 1948, 1956; Сметанникова, 1951б; Чуксанова, 1954; Полякова, 1954; Корякина, 1964, и др.).

Причины низкой семенной продуктивности клевера и люцерны надо тщательно исследовать в каждом отдельном случае, чтобы принимать соответствующие меры к их преодолению. Правильное внесение макро- и микроудобрений (дозы, время и способы внесения) способствует получению устойчивых и высоких урожаев семян. Колоссальное значение имеет также и сорт растения; наилучшими чаще являются местные стародавние сорта.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ОБМЕН ВЕЩЕСТВ КЛЕВЕРА И ЛЮЦЕРНЫ

Кормовая характеристика

Исследованию химического состава клевера и люцерны посвящено большое количество работ (Гелчинская, 1938; Смирнова-Иконникова и Кургатников, 1938; Смирнова-Иконникова; 1950б; Ларин и др., 1951, и др.). Однако для многих перспективных сортов, видов, форм и разновидностей сведений в этом отношении в литературе мало или совсем нет. Имеющие-

ся данные не всегда сравнимы между собой, ибо обычно не указывается точное географическое место происхождения образца, возраст, не уточнены фазы (начало, массовость, конец), сроки посева и укосов, способы посева, метеорологические условия и т. п. Иногда содержание питательных веществ определяется в надземной массе без деления на органы или только в листьях; мало данных по корневым системам; пере-счеты ведутся то на абсолютно сухое, то на сырое вещество и т. д. Обычно приводятся средние цифры для вида.

Краткая кормовая характеристика клевера и люцерны представлена в табл. 92.

Таблица 92

**Кормовая характеристика зеленой массы кормовых бобовых растений
(по Тарковскому и др., 1964)**

Растение	Про- теин, %	Кэффи- циент пе- реваримо- сти, %	Перева- римый протеин, %	Кормовых единиц в 1 ц зеле- ного корма	Перевари- мый про- теин в 1 кг, г
Люцерна	4,8	74,4	3,6	17,2	209
Клевер красный	3,7	73,5	2,7	21,0	138
Эспарцет	4,2	65,8	2,8	17,2	163

Зеленая масса и сено клевера красного содержат значи-тельно меньше протеина и белка, но в то же время меньше клетчатки и больше безазотистых экстрактивных веществ по сравнению с люцерной. Сено люцерны (в среднем) по общей питательности близко к селу клевера красного и почти в два раза превосходит его по содержанию переваримого белка. Однако химический состав его заметно изменяется в зависимости от условий уборки и сушки растений. Химический состав зеленой массы обоих видов бобовых можно характеризовать следующими средними цифрами (% на абсолютно сухое вещество), соответственно по клеверу и люцерне: зола — 8,6 и 9,8, протеин — 16,8 и 20,3, белок — 14,1 и 15,3, жир — 4,0 и 3,0, клетчатка — 22,7 и 26,3, безазотистые экстрактивные вещества — 47,9 и 40,7 (Ларин и др., 1957).

Содержание химических веществ в бобовых кормовых тра-вах изменчиво в зависимости от вида, формы, сорта, места произрастания, возраста, метеорологических условий, почвы и агротехники и географического происхождения семян. В табл. 93 дается общая изменчивость химического состава клевера красного и люцерны. Минеральный состав клевера и люцерны иллюстрируется табл. 94. Как видно, клевер красный чаще богаче золой, чем люцерна, особенно калием. Высокое содержание золы (7,24—10,94% на абсолютно сухое веществ-во) исследователи отмечают в отаве люцерны (Ларин и др., 1951; Курбатова, 1960; Кристалле, 1964б, и др.).

Изменчивость химического состава зеленой массы клевера красного и люцерны синей (в % на сухой вес)
(по Смирновой-Иконниковой и Кургатникову, 1938;
Смирновой-Иконниковой, 1950а)

Растение	Сырой белок	Зола	Сырая клетчатка	Безазотистые экстрактивные вещества	Сырой жир
Клевер красный . . .	12,8—24,5	6,2—19,2	16,3—41,2	23,6—51,3	1,3—8,2
Люцерна синяя . . .	11,8—26,9	6,0—15,7	21,1—46,5	31,8—53,6	1,9—3,8

Таблица 94

Содержание минеральных элементов в клевере и люцерне в фазе цветения (в % на абсолютно сухое вещество)
(по Томмэ и др., 1948)

Растение	Зола	Кальций	Фосфор	Магний	Натрий	Калий	Кремний	Хлор
Клевер красный . .	10,72	1,14	0,22	0,19	0,21	3,17	0,10	0,13
Люцерна желтая . .	7,61	1,37	0,17	0,20	0,09	1,68	0,21	0,33
Люцерна посевная .	9,13	2,12	0,27	0,13	0,30	1,10	0,11	0,07

Изменчивость химического состава и питательности клевера и люцерны по растительным зонам Советского Союза приводится в книге «Корма СССР, состав и питательность» (Попов, Томмэ, Елкин и Попандопуло, 1944). Качество некоторых трав в зависимости от условий местообитания и по годам жизни характеризует Н. Г. Соловьев (1936). Большие таблицы химического состава некоторых видов и сортов люцерны из различных географических пунктов СССР приводятся М. И. Смирновой-Иконниковой (1950б)¹.

Установлено, что одни и те же сорта трав при выращивании на юге обладают более высокой питательностью, чем при выращивании на севере. При продвижении к северу в бобовых растениях снижается содержание белков и золы (в том числе кальция и фосфора), повышается содержание клетчатки (Н. Г. Соловьев, 1936; Смирнова-Иконникова, 1950б; Лубенец, 1956; Курбатова, 1960, и др.). Однако это не всегда имеет место. Лучшие формы люцерны желтой, выделенные в условиях Ленинградской области, и некоторые дикорастущие местные желтые по содержанию белка близки или стоят на-

¹ В литературе имеются сведения, что в люцерне содержится сапонин (Ларин с сопр., 1951).

равне с выращенными на юге (Смирнова-Иконникова, 1950а, 1950б; Сечкарев, 1950). У люцерны тяньшаньской на Карельском перешейке белка содержалось больше, чем в Латвии или под г. Новосибирском (Сметанникова, 1967). П. С. Авдонин и В. В. Оглезнева (1963), М. И. Тарковский и др. (1964) и многие другие исследователи считают, что в условиях нечерноземной зоны питательная ценность бобовых растений (люцерна) ниже, чем в ряде южных районов, не столько из-за географических факторов, сколько в силу более низкого плодородия дерново-подзолистых почв по сравнению с черноземными и каштановыми.

У бобовых кормовых трав наблюдается значительная изменчивость химического состава (в частности, по белку) у отдельных растений, особенно дикорастущих, что важно для отбора более ценных в кормовом отношении форм (Н. Г. Соловьев, 1940; Смирнова-Иконникова, 1950б). Более выравнены в этом отношении растения культурных сортов. Пестрым химическим составом характеризуются растения гибридных люцерн. Расклонированные растения (люцерна) сохраняют способность накапливать повышенное количество белка. Однако и у них в химическом составе наблюдается индивидуальная изменчивость, но в меньшей степени по сравнению с популяциями, выращенными из семян.

Питательные вещества в растениях обоих видов неравномерно распределяются по органам (табл. 95). Семена наиболее

Таблица 95

Химический состав органов клевера красного (по Смирновой-Иконниковой и Кургатникову, 1938) и люцерны (по Гелчинской, 1938) (в % на абсолютно сухое вещество)

Органы растения	Сырой белок	Сырой жир	Сырая клетчатка	Безазотистые экстрактивные вещества	Зола	Амида
Клевер красный						
Листья	33,6	3,9	25,3	31,1	9,1	—
Черешки	16,2	3,0	26,9	44,0	10,0	—
Стебли	12,8	2,9	39,2	39,1	6,0	—
Цветочные головки	29,4	3,7	25,5	34,0	6,6	—
Семена	37,3	8,8	13,0	37,1	3,8	—
Люцерна						
Листья	29,06	4,98	6,85	48,33	10,78	3,45
Стебли	12,26	2,19	35,65	44,36	5,54	2,48
Цветки	26,93	2,73	10,87	52,11	7,36	7,69
Семена	38,2	—	10,2	—	3,53	—

лее богаты белками, но бедны зольными веществами; меньше белков в листьях и еще меньше (в 2—3 раза, чем в листьях) — в стеблях, где много клетчатки и меньше золы. В корнях клевера белков больше, чем в надземной части, а у люцерны в корнях белка меньше всего (Оглезнева, 1963а, 1963б, и др.).

Изменчивость по содержанию протеина в сене разных сортов люцерны для условий Латвии приводится в работе С. Х. Кристалне (1957). Интересно, что максимум его (в процентах на абсолютно сухое вещество) отмечен во всех органах люцерны тяньшанской (в соцветиях 24,68; в стеблях 9,24; в листьях 24,98; среднее для образца — 16,94), близко к ней в этом отношении стоит Северная гибридная 69 (соответственно 23,78; 8,97; 22,01 и 16,67), на последнем месте оказалась Пурская местная (21,53; 6,72; 23,22 и 10,69).

Азотный обмен

Клевер красный и люцерна наиболее полноценны по содержанию питательных веществ в ранние фазы роста и развития. Самое высокое содержание сырого протеина, белка и общего азота наблюдается в фазы стеблевания, бутонизации (чаще) и начала цветения, к концу цветения содержание

Таблица 96

Содержание сырого протеина в клевере и люцерне по фазам развития в условиях Белоруссии (в % на абсолютно сухое вещество) (по Мироненко, 1953)

Фаза развития	Клевер	Люцерна
Стеблевание	18,0	—
Бутонизация	23,3	23,2
Начало цветения	19,7	20,2
Полное цветение	17,7	15,7
После цветения	16,0	15,0

этих веществ снижается (табл. 96, 97).

Такой ход изменений в содержании химических веществ наблюдается в разных географических районах и у разных сортов, уровень же накопления этих веществ меняется в зависимости от окружающих условий (Смирнова-Иконникова, 1950б; Кристалне, 1957; Ходасевич, 1960, 1961б, и др.).

Ходасевич (1960) характеризует динамику содержания основных химических веществ у перспективного сорта Северной гибридной 69 в условиях Белоруссии по фазам развития (в % на абсолютно сухое вещество): протеина в фазе бутонизации было 19,03, в начале цветения — 15,78, в фазе массового цветения — 12,33 и в конце цветения 11,64; белка по тем же фазам было — 14,83; 14,20; 10,17 и 8,73; клетчатки соответственно — 15,14; 28,00; 34,18 и 38,89.

Более подробные данные по динамике химического состава, в том числе белка, для клевера красного приводятся в табл. 98, для люцерны — в табл. 97.

Изменения в содержании азотистых веществ в ходе вегетации растений происходят заметнее в стеблях, чем в листьях (табл. 99); при этом у клевера — особенно резко (почти в 2 раза) от фазы бутонизации к фазе цветения, у люцерны — более или менее равномерно.

Данные по химическому составу люцерны по укосам и годам жизни приводятся в табл. 100 и 101. Как видно, в первом

Таблица 97

Химический состав люцерны синегридной по фазам развития (в % на сухое вещество) (по Тарковскому и др., 1964)

Фаза развития	Органы растений	Протеин	Безазотистые экстрактивные вещества	Зола	Жир	Клетчатка
До бутонизации	стебли	12,1	42,0	7,2	3,0	32,3
	листья	24,8	46,5	14,4	3,2	12,0
Бутонизация	стебли	11,4	42,3	6,9	2,8	35,5
	листья	24,6	46,2	14,3	3,2	12,5
Начало цветения	стебли	10,8	40,1	6,5	2,8	38,9
	листья	24,5	45,9	14,3	3,0	12,5
Полное цветение	стебли	10,5	38,7	6,5	2,6	41,7
	листья	24,5	45,7	12,2	3,2	12,9
Начало завязывания бобов	стебли	9,8	35,3	5,8	2,3	45,3
	листья	24,3	45,0	14,0	3,0	13,1
Полная спелость бобов	стебли	8,3	30,9	5,8	2,2	48,7
	листья	24,3	41,7	14,0	3,0	13,4

укосе протеина и минеральных веществ в люцерне меньше всего, во втором и третьем укосах их содержание возрастает. У клевера красного, наоборот, содержание фосфора от первого укоса к третьему уменьшается: в 1-м — 0,51, во 2-м — 0,39 и в 3-м — 0,18% фосфора на абсолютно сухое вещество (Скоблин, 1965).

М. И. Смирнова-Иконникова (1950б), И. Ф. Радзевенчук (1958), Э. В. Ходасевич (1960, 1961б) пишут о постоянстве химического состава люцерны по годам жизни растений. При многолетнем использовании Шатиловской люцерны под Ленинградом она на 7-й год жизни имела такое же количество белка, как и на 4-й (16,37 и 16,43% соответственно). В сорте Северная гибридная 69 содержание белка по годам жизни тоже менялось мало: от 2-го к 6-му году оно колебалось между 12,85 и 12,15% на абсолютно сухое вещество (Ходасевич, 1960).

Однако некоторые авторы указывают, что различия в содержании белков по годам жизни могут достигать 1—4% и выше. В Латвийской ССР (Кристкалне, 1964б), в Новосибирске (Пленник, 1963) и в Англии (Laleski a. Dant, 1960) в третий год жизни люцерны всех сортов во все фазы (особенно в фазе стеблевания) имела белка больше, чем во второй год. Повышенное содержание сырого протеина и белка у растений третьего года жизни в указанных пунктах авторы объясняют благоприятными метеорологическими условиями в годы наблюдений.

Таблица 98

Динамика химического состава клевера красного по фазам развития во второй год жизни (в % на абсолютно сухой вес) (по Корякиной, 1959)

Фаза развития	Гигроскопическая вода	Сырая зола	Сырой протеин	Белок	Сырой жир	Сырая клетчатка	Безазотистые экстрактивные вещества
Стеблевание	7,07	9,22	17,00	12,75	0,87	29,02	43,89
Бутонизация	7,08	7,79	12,12	10,81	2,72	31,87	45,50
Цветение	6,67	4,01	10,18	8,97	1,66	41,97	42,18

Таблица 99

Содержание азотистых веществ в листьях и стеблях клевера и люцерны (в % на абсолютно сухое вещество) (по Горбачевой, 1956)

Фаза развития	Клевер				Люцерна			
	листья		стебли		листья		стебли	
	общий азот	протеин	общий азот	протеин	общий азот	протеин	общий азот	протеин
Бутонизация	4,01	25,0	2,28	14,2	4,91	30,7	1,57	9,8
Полное цветение	3,70	23,1	1,23	7,7	3,76	23,5	1,21	7,5

Влияние климата на содержание белка в бобовых многолетних травах также не всегда четко выражено. Условия более континентального климата Новосибирска способствуют большему накоплению сырого протеина и белка в люцерне тяньшаньской по сравнению с условиями Латвии (Пленник, 1963), для которой характерен мягкий и влажный климат. Однако в более влажном климате Ленинградской области,

где, казалось бы, содержание белка должно было снизиться; в той же люцерне его было больше, чем в двух выше упомянутых пунктах (Сметанникова, 1967). При пересевах люцерны тяньшаньской (Подмосковье) у растений московской репродукции увеличивается содержание белка по сравнению с исходной формой (дикарь), высеянной одновременно с местными репродукциями (Сметанникова, 1965; Кристалкина, 1964б). Видимо, существенное значение помимо климатических условий имеют качество почвы и агротехника.

Таблица 100

Урожай и химический состав люцерны синегибридной по укосам во второй год жизни, 1958 г. (по Тарковскому и др., 1964)

Укосы	Урожай зеленой массы, ц/га	Содержание сухого вещества, ц/га	Содержание, %						
			протеин	кальций	магний	фосфор	сера	калий	хлор
1-й	87,1	21,1	12,84	1,597	0,461	0,316	0,27	2,04	0,79
2-й	34,1	8,1	19,38	1,733	0,647	0,279	0,44	2,28	1,01
3-й	48,6	8,5	23,25	1,824	0,655	0,431	0,37	2,57	0,92

Таблица 101

Содержание протеина в люцерне разных лет пользования (в % на сухое вещество) (по Тарковскому и др., 1964)

Годы посева	Год жизни растений	Год пользования	Укосы		
			первый	второй	третий
1959	второй	первый	15,1	20,4	23,8
1958	третий	второй	16,2	18,9	23,4
1957	четвертый	третий	15,4	19,8	24,0

В изменении белкового обмена играет роль и географическое происхождение вида или сорта (подробно см. Сметанникову, 1967).

Полноценность белков определяется качественным составом аминокислот, а также физико-химическим его состоянием. В отношении клевера и люцерны в литературе подобных данных немного. Установлено, что белок вегетативных частей обоих видов содержит все основные аминокислоты (цит. по Смирновой-Иконниковой и Кургатникову, 1938; Blok a. Weiss,

1956; Wilding, Stahmann a. Smith, 1960; Sur a. Singh, 1961; Попов, 1962, и др.). Данные по содержанию различных форм азота в белке клевера и люцерны и по аминокислотному составу этих растений приведены в табл. 102—105.

Изучение хода изменений состава азотистых веществ (протеина) клевера и люцерны показало, что в разные фазы ве-

Таблица 102

Формы азота (в % к общему азоту) в белке сена
клевера красного и люцерны
(по Смирновой-Иконниковой и Кургатникову, 1938; Гелчинской, 1938)

Растение	Азот оснований	Аминокислоты	Гуминовый азот	Аргинин	Цистин	Гистидин	Лизин	Тирозин	Неаминный азот в фильтрате от осадка	Общий азот
Клевер красный	15,40	7,35	13,09	6,86	0,87	5,05	2,62	—	39,82	99,2
Люцерна	22,98	5,86	3,67	—	—	2,56	7,11	3,19	—	—

Таблица 103

Аминокислотный состав протеина клевера и люцерны
(по Лукашик и др., 1965)

Аминокислоты	Клевер		Люцерна		цветение
	кущение	бутонизация	бутонизация		
			участок № 2	участок № 1	
Цистин	0,84	1,61	1,21	0,91	2,74
Лизин	5,11	5,14	6,21	5,23	6,05
Гистидин	1,98	2,10	2,34	2,33	2,45
Аргинин	5,51	5,06	5,44	5,32	4,71
Глицин	3,48	4,25	4,33	4,95	3,26
Треонин	4,92	4,57	4,29	4,35	3,10
Метионин	1,85	1,34	1,14	1,53	1,29
Валин	6,98	6,65	6,29	6,07	5,42
Фенилаланин	5,02	4,35	4,91	5,13	4,95
Лизин + изолейцин	13,94	13,93	12,81	14,29	11,46
Триптофан	1,25	1,33	0,93	0,82	0,98
Протеин	20,62	13,87	17,09	12,82	19,56

гетации азотистые вещества качественно различны. У клевера от фазы кушения к фазе бутонизации содержание некоторых аминокислот снижается (фенилаланин, метионин и др.), содержание других увеличивается (цистин, глицин). Содержание таких аминокислот, как гистидин, аргинин, лизин, дикарбоновые аминокислоты сильно уменьшается по мере старения растений. Нарастание этих аминокислот в абсолютных и

Таблица 104

Содержание аминокислот в клевере и люцерне по фазам вегетации (на абсолютно сухое вещество), 1948 г.
(по Горбачевой, 1956)

Фазы вегетации	Дата взятия образца	Аминокислоты в 1 кг сена, г				Азот аминокислот, % от общего азота			
		гистидин	аргинин	лизин	дикарбо- новые аминокис- лоты	гистидин	аргинин	лизин	дикарбо- новые аминокис- лоты
Клевер одноукосный									
Перед бутонизацией	7/VI	1,94	9,12	10,29	36,52	1,67	9,34	6,28	11,23
Бутонизация	14/VII	2,01	8,25	8,41	34,09	2,03	9,90	6,01	12,28
Полное цветение	28/VII	1,50	8,26	4,82	29,66	1,76	11,55	4,03	12,46
Конец цветения, появление завязей	19/VII	1,24	5,34	4,22	12,49	1,76	9,04	4,25	6,35
Зрелые семена		7,94	27,90	19,10	66,42	3,56	14,86	6,06	10,61
Люцерна Северная гибридная 69									
Перед бутонизацией	7/VI	2,13	10,55	7,94	36,40	1,81	10,63	4,77	11,03
Бутонизация	14/VI	2,20	8,37	8,22	36,10	2,15	9,76	5,71	12,67
Полное цветение	28/VI	1,50	8,69	4,56	32,80	1,69	11,65	3,65	13,21
Конец цветения, появление завязей	19/VII	1,27	5,98	4,32	14,46	1,67	9,39	4,04	6,81
Зрелые семена		8,27	29,50	18,96	59,56	3,59	15,23	5,83	9,07

относительных количествах происходит до периода бутонизации. Полученные данные показывают, что бобовые травы имеют наиболее ценный состав питательных веществ в период образования органов цветения, т. е. во время бутонизации.

Э. В. Ходасевич (1957б, 1961б) не удалось выяснить присутствия в люцерне метионина, триптофана и изолейцина. Гистидин обнаружен ею в пятне вместе с аспарагином, аргинин — в пятне с глютамином. Однако Ф. Л. Познорихин (1961) упоминает среди аминокислот люцерны и триптофан, а в работах Вильдинга, Штамана и Смита (Wilding, Stahmann a. Smith, 1960) и Сура и Сингха (Sur, Singh, 1961), а позднее — Н. А. Лукашика с сотр. (1965) приводится перечень всех незаменимых аминокислот.

Таблица 105

Фракционный состав белков вегетативных органов клевера
(в % от общего азота)
(по Рипа, 1966)

Год урожая	Небелковые вещества	Альбумины	Глютелины, извлеченные 0,2%-ным NaOH	Глютелины, извлеченные 2%-ным NaOH	Всего соле-растворимого азота
1963	4,86	4,05	11,74	67,61	8,9
1964	5,26	7,45	14,47	57,89	12,71

В ходе вегетации растений изменяется концентрация аминокислот, но не их качественный состав (Wilding, Stahmann a. Smith, 1960; Sur, Singh, 1961; Плешков, 1964). На большое постоянство аминокислотного состава суммарных белков листьев указывает также Э. Е. Хавкин (1964). Набор аминокислот меняется в зависимости от вида растения. Различий в качественном составе аминокислот у люцерны по сортам, годам вегетации и укосам пока не обнаружено (Ходасевич, 1961б).

При сушке в период подвяливания в люцерне значительно увеличивается содержание лизина (в 3,5 раза) и триптофана (в 2 раза) за счет распада белков (Тарковский и др., 1964). По данным И. С. Попова (цит. по Тарковский и др., 1964), в 1 кг люцернового сена содержится в граммах: лизина — 4,8, триптофана — 2,3, тирозина — 3,7, цистина — 4,0, аргинина — 12,0 и гистидина — 2,4.

В люцерне наряду с клевером красным большую часть белков составляет водная фракция, значительно меньшую — соле-растворимая и незначительную — щелочно-растворимая (Ходасевич, 1957б, 1960, 1960б) (табл. 106). Высокий процент водорастворимых белков придает этим растениям еще большую кормовую ценность (Смирнова-Иконникова и Глаголева, 1956).

Содержание общего азота и фракций белка у люцерны
в I-м укосе (в % на абсолютно сухое вещество)
(по Ходасевич, 1960)

Сорт	Общий азот	Извлеченный азот	Извлеченный азот, % к общему	Фракции белка, % к сумме извлеченного азота		
				водная	солевая	щелочная
Северная гибридная 69 .	2,10	1,86	88,5	81,55	15,72	2,73
Полтавская 256	1,95	1,86	95,0	61,25	31,57	7,18
Пушкинская (местная) . .	2,20	1,65	75,0	90,91	6,67	2,42

Содержание белкового азота (в % от общего) на Карельском перешейке в разные сроки составляло в листьях до 95%, в стеблях 70—90%. (Сметанникова, 1965). Близкая цифра приводится для Мурманской и Ленинградской областей (Каспарова и Вартапетян, 1947а; Смирнова-Иконникова, 1950б). Содержание белковых фракций в семенах клевера и люцерны дано в табл. 107.

Исследований по изучению влияния условий возделывания и произрастания на химический состав кормовых растений проведено мало. Выяснено, что под влиянием подкисления среды резко снижается содержание белковых форм азота в клевере и возрастают небелковые формы (Авдонин, Кузина, Лебедева, 1954). Л. А. Шишкина (1965) показала, что покровные растения уменьшают поступление азота и фосфора в листья клевера и снижают интенсивность синтеза в них белков, в связи с чем резко снижается содержание всех форм азота.

Таблица 107

Содержание белковых фракций в семенах клевера и люцерны
(в % от общего азота)
(по Благовещенскому и Александровой, 1967)

Растение	Альбумины	Глобулины	Всего	Глютелины			Азот остатка	Отношение альбуминов и глобулинов к глютелинам
				легкораст-воримые	труднораст-воримые	всего		
Клевер красный .	8	56	64	12	7	19	17	1,8
Люцерна Северная гибридная	9	51	60	2	21	23	17	1,5
Люцерна синяя, Уральская	8	43	51	7	23	30	19	1,0

Содержание протеина, белков и других веществ в клевере красном и люцерне меняется в зависимости от сроков посева (Шаин, 1939; Корякина, 1959). В листьях клевера максимум протеина и белка синтезируется при позднем июльском посеве. В люцерне протеина содержится больше также при летнем посеве (Шаин, 1939).

Углеводный обмен

Характерной чертой углеводного обмена как клевера, так и люцерны является его лабильность и изменчивость в содержании основных фракций. Особенной подвижностью углеводный обмен отличается у люцерны при интродукции ее в новые, более северные районы (осеверение). Отличительной чертой обоих видов является высокое накопление углеводов в листьях (особенно у люцерны) и сильный отток их в корни (табл. 108 и 109).

Таблица 108

Содержание фракций углеводов в разных органах клевера красного по годам жизни (в % на абсолютно сухой вес), Карельский перешеек (по Корякиной, 1953)

Органы растения	Фракция моносахаров	Сахароза	Фракция мальтозы	Сумма растворимых углеводов	Крахмал	Гемцеллюлоза	Общая сумма углеводов
Первый год жизни, фаза бутонизации — начала цветения							
Листья	1,1	0,8	1,3	3,2	4,5	4,8	12,5
Стебли	4,7	4,9	1,3	10,9	4,4	4,9	23,2
Корни	4,0	3,2	4,6	11,0	14,8	7,3	33,9
Второй год жизни, фаза цветения							
Листья	1,2	1,8	0,6	3,6	3,5	5,1	12,2
Стебли	7,8	2,1	1,3	11,2	1,4	7,8	20,4
Корни	2,9	1,2	5,0	9,1	7,7	7,9	24,7
Соцветия	8,1	1,4	0,0	9,5	1,5	7,9	18,9

У клевера стебли и черешки более богаты углеводами, чем листья (Корякина, 1959). У люцерны в первый год жизни в стеблях углеводов меньше до фазы цветения, затем до конца вегетационного периода они богаче листьев; во второй год жизни такой ясной закономерности не наблюдается, однако в фазе цветения отток сахаров в стебли увеличивается (Сметанникова, 1951). Возможно, различие между клевером и люцерной в этом отношении объясняется разным временем взятия проб для анализов (Сметанникова, 1951; Сметанникова

**Содержание углеводов в разных органах люцерны Гримм-Омской
в первой и второй годы жизни (в % на абсолютно сухое вещество),
Карельский перешеек
(по Сметанниковой, 1951)**

Органы растения	Фракция моносахаров	Сахароза	Фракция мальтозы	Крахмал	Сумма углеводов	
					растворимых	общая
Фаза стеблевания						
1947 г., первый год жизни						
Листья	3,03	2,20	2,90	2,75	8,13	10,83
Стебли	4,01	3,35	1,22	0,61	8,58	9,12
Корни	8,08	7,46	8,57	5,99	24,12	30,11
Фаза цветения						
Листья	3,18	2,15	2,51	5,28	7,84	13,12
Стебли	3,82	3,40	1,01	0,54	8,23	8,77
Корни	8,78	7,44	9,71	6,90	25,93	32,83
Фаза стеблевания						
1948 г., второй год жизни						
Листья	2,66	2,27	3,34	10,58	8,27	18,85
Стебли	3,03	2,33	1,15	1,16	6,51	7,67
Корни	4,20	6,41	5,79	4,18	16,40	20,58
Фаза бутонизации (второй укос)						
Листья	1,95	3,21	4,34	нет	9,50	9,50
Стебли	2,69	1,41	1,15	1,26	5,25	6,51
Корни	6,49	10,27	6,90	3,83	23,66	27,49

и Юдин, 1956). Известно, что углеводный обмен изменяется в течение суток, так как он находится в тесной зависимости от суточной и сезонной активности ферментов. У клевера и люцерны суточная динамика у разных сортов изучена еще недостаточно.

При общей направленности углеводного обмена (отток в корни) у клевера красного и люцерны в ходе вегетации наблюдаются различия в изменениях углеводов по фракциям и в их соотношении. Характеризовать углеводный обмен бобовых преобладанием той или иной фракции растворимых углеводов, как у злаков, нельзя (особенно у люцерны).

Изменение содержания углеводов у многолетних трав в процессе их индивидуального развития до сих пор мало изучены (Ларин и др., 1951; Потапов, 1964, и др.).

У клевера красного и люцерны в стеблях, корнях и соцветиях среди углеводов преобладает фракция моносахара-

ров. В стеблях их содержание выше в 6—7 раз и более, чем в листьях клевера; в корнях — в 2—3 раза больше, чем в стеблях (оба вида). Среди углеводов в корнях обоих видов наибольшее количество приходится на долю фракции мальтозы, при этом у люцерны ее больше, чем у клевера (Сметанникова, 1951а, 1967; Корякина, 1953; Сметанникова и Юдин, 1956).

Сорта бобовых значительно различаются между собой по содержанию клетчатки, особенно сорта люцерны (Смирнова-Иконникова, 1950б; Ходасевич, 1959, 1961б; Кристалне, 1964б, и др.). В клевере красном клетчатки содержится значительно меньше, чем в люцерне (Смирнова-Иконникова, 1950б; Ходасевич, 1959, 1961б).

Оба представителя бобовых богаче углеводами в молодом возрасте, у большинства сортов их содержание увеличивается до фазы цветения, а затем снижается. У некоторых сортов (например, украинские люцерны) оно находится в течение вегетации растений на одном уровне и почти не меняется по фазам (Смирнова-Иконникова, 1950б; Ходасевич, 1961, и др.).

Изменения содержания углеводов в течение вегетации клевера красного и люцерны происходят за счет разных фракций: до фазы цветения — за счет крахмала и сахаров (максимум в начале вегетации, минимум — в конце ее), в фазах цветения и отцветания — за счет снижения сахаров и повышения гемицеллюлозы. Все изменения в углеводном обмене происходят в зависимости от природы растений, погодных условий, агротехники и т. п.

В отличие от клевера красного в листьях люцерны в начале вегетации на высоком уровне содержится и сахароза, у клевера она является более стабильной и содержание ее невелико. У люцерны в разных органах на отдельных этапах вегетации доминируют различные фракции углеводов (Сметанникова, 1951, 1967; Сметанникова и Юдин, 1956). В тех случаях, когда содержание фракции мальтозы снижается (например к осени), одновременно повышается содержание сахарозы, и, наоборот; в такой же обратной зависимости между собой находятся фракция мальтозы и крахмал и т. п. По данным М. И. Смирновой-Иконниковой (1950б), С. А. Каспаровой и С. М. Вартапетян (1946, 1947), во всех изменениях углеводного обмена (суточный и сезонный ход) люцерны ведущую роль играют дисахара.

По данным В. Ф. Корякиной (1964), органы клевера богаче углеводами в первый год жизни, чем во второй год. Однако А. А. Комулайнен и Ю. Е. Новицкая (1956) в условиях Петрозаводска отмечают у клевера красного повышение содержания углеводов с годами жизни. В отношении люцерны по годам жизни сведений по углеводному обмену также немного, и они носят отрывочный характер (Ларин и др., 1951;

Епикова, 1951; Сметанникова, 1951; 1967; Сметанникова и Юдин, 1956; Курбатова, 1960). Содержание растворимых углеводов во второй год жизни люцерны во все фазы вегетации выше, чем в первый год: в фазе стеблевания в первый год — 3,3, во второй — 13,9%; в фазе бутонизации соответственно — 2,7 и 14,0; в фазе цветения — 4,7 и 15,4% на абсолютно сухое вещество; то же наблюдается в отаве (Курбатова, 1960).

Помимо наследственной природы растения на углеводный обмен большое влияние оказывают внешние условия. Увеличение количества осадков по-разному сказывается на химическом составе обоих представителей бобовых в зависимости от повышения или понижения температуры воздуха в это время. При одновременном повышении температуры и увеличении количества осадков содержание растворимых углеводов и в клевере и люцерне повышается, при снижении температуры и повышении влаги, наоборот, понижается (Курбатова, 1960).

На Карельском перешейке в периоды засухи в условиях водного дефицита отмечается снижение содержания углеводов, в частности крахмала, в листьях клевера красного (Корякина, 1953). Особенно значительные изменения наблюдались в загущенных посевах (5×5 см), где растения клевера в засушливый год содержали крахмала в 14 раз меньше, чем на второй год при благоприятной влажности.

При улучшении водоснабжения клевера красного в его листьях увеличивается содержание моносахаров (с 1,74 до 2,19%), а количество сахарозы и гемицеллюлозы понижается (соответственно с 3,18 до 2,11 и с 0,51 до 0,42% на абсолютно сухой вес) (Знаменский, 1948)¹.

При прочих равных условиях углеводный обмен клевера и люцерны сильнее всего реагирует на изменение освещенности (Сметанникова, 1951б, 1953; Корякина, 1956, 1959). Специальные исследования (Сметанникова, 1951б) показали, что при сниженной напряженности света происходит резкое падение в содержании углеводов во всех органах клевера, люцерны и других растений. Наибольшее снижение наблюдается в содержании крахмала. Количество сахарозы в корнях и листьях практически остается без изменения, а в стеблях даже несколько повышается (отток сахаров задерживается). Значительное участие в травостое овсяницы луговой (80—90%), когда она занимает нижний ярус, оказывает благоприятное влияние на повышение содержания углеводов в листьях люцерны за счет лучшей освещенности ее. В вегетативную фазу отток из листьев в корни слабее у растений из травосмесей, чем в чистом посеве. По-видимому, значительная

¹ Об изменении углеводного обмена при перезимовке клевера и люцерны говорится в разделе о зимостойкости.

часть углеводов идет на образование надземной массы (в том числе и механических тканей), которая у растений люцерны из травосмесей с малым ее участием развита гораздо мощнее, чем у люцерны из других вариантов опыта (50—80% люцерны).

Влияние интенсивности света на углеводный обмен клевера красного (табл. 110) исследовалось при разной площади питания растений и при регулировке затенения их марлевыми покрывками (Корякина, 1964). Оптимальной для накопления углеводов в листьях (Карельский перешеек) оказалась ширина междурядий в 40 см, минимальное содержание углеводов было при междурядьях в 20 см. Несмотря на лучшую освещенность растений в изреженном травостое (междурядия 80 см), сумма углеводов в них была ниже, чем у растений более загущенного посева (40 см). Разумеется, при изменении ширины междурядий помимо освещенности меняется также и ряд других условий. Так, при сравнении листьев разных ярусов различная освещенность явно влияет на содержание сахаров в тканях растений.

Изменения в углеводном обмене у разных видов, форм и сортов бобовых отчетливее заметны в годы с менее благоприятными условиями для роста трав; в частности, в период засухи природные особенности их проявляются резче, а в благоприятные годы сглаживаются. Так, в засушливые годы люцерна тьяньшаньская содержит больше сахаразы, чем менее засухоустойчивая гибридная (Сметанникова, 1967, и др.).

При интродукции растений в новые условия произрастания у них резко изменяется динамика углеводного обмена. Растения люцерны в первые годы жизни характеризуются более резкими и нередко скачкообразными изменениями в содержании фракций углеводов в течение вегетации и крутым падением их к концу вегетации. С годами эти изменения приобретают более плавный характер, и различия между исходными и репродуцируемыми формами сглаживаются; при этом интродуцируемые растения по углеводному обмену приближаются к местным репродукциям или к более приспособленным к данным условиям формам и сортам. У последних кривые показателей содержания всех углеводов и отдельных фракций имеют более плавный характер, а к осени не наблюдается резкого снижения, как у интродуцируемых растений.

Различен и отток углеводов в корни: у приспособленного сорта Северная гибридная 69 он сильнее, чем у тьяньшаньской, а из тьяньшаньских форм у более приспособленной московской репродукции сильнее, чем у дикаря. В процессе приспособления к условиям увлажненного климата содержание клетчатки у интродуцируемой тьяньшаньской люцерны при пересевах снижается и приближается в этом отношении к местным популяциям (Кристалке, 1964б). Однако особенности сортов и

Таблица 110

Содержание углеводов (в % на сухой вес) в листьях клевера красного в фазе цветения
в зависимости от интенсивности освещения
(по Корякиной, 1964)

Варианты опыта	Ширина между- рядий, см	Ярус сверху	Освещен- ность, лк	Фракция моноса- харов	Сахароза	Фракция мальтозы	Сумма сахаров	Крахмал	Всего углеводов
Контроль	20	I	37 800	1,70	2,00	2,1	5,80	5,40	11,20
»	»	II	20 700	1,40	1,20	2,0	4,60	2,50	7,10
Затенение марлей	20	I	13 860	2,10	1,40	2,3	5,80	5,35	11,15
» »	»	II	7 560	2,05	1,30	2,2	5,55	2,10	7,65
Контроль	40	I [*]	45 000	3,00	2,50	1,8	7,30	10,50	17,80
»	»	II	15 120	2,60	1,20	2,1	5,90	5,70	11,60
Затенение марлей	40	I	31 500	3,00	1,60	2,8	7,40	7,30	14,70
» »	»	II	12 960	2,80	1,10	2,4	6,30	4,90	11,20
Контроль	80	I	52 380	2,40	1,75	2,2	6,35	6,90	13,25
»	»	II	24 840	2,60	1,50	2,8	6,90	3,70	10,60
Затенение марлей	80	I	37 800	2,15	1,90	4,5	8,55	5,30	13,85
» »	»	II	19 260	2,40	1,40	2,6	6,40	5,00	11,40

видов по уровню содержания углеводов, их динамике, реакции на окружающие условия все же сохраняются. Подробно с этим вопросом можно познакомиться в работах С. Х. Кристалки (1964) и А. И. Сметанниковой (1967).

При продвижении бобовых на север в них увеличивается содержание клетчатки (Н. Г. Соловьев, 1936, 1940; Смирнова-Иконникова, 1950б, и др.). Однако высокое содержание ее отмечается некоторыми исследователями и на юге страны (Попов и Елкин, 1935). Соответствующей агротехникой (загущенные посевы, удобрение, укусы в более молодом возрасте растений и др.) можно уменьшить количество клетчатки в растении.

Большие изменения в углеводном обмене растений происходят при скрещивании разных видов и форм. Изменения в содержании углеводов у исходных и гибридных растений люцерны изучались на Майкопской опытной станции ВИР им. Вавилова. Оказалось, что скрещивание менее устойчивых форм и видов с более устойчивыми может давать растения с повышенной способностью накапливать углеводы в корнях, но с меньшим содержанием растворимых фракций. У некоторых гибридов уменьшается по сравнению с родителями содержание моносахаров (или оно становится промежуточным), увеличивается количество дисахаров, намного возрастает содержание гемицеллюлозы, что способствует повышению зимостойкости гибридов (Смирнова-Иконникова, 1950б); у других — накопление углеводов идет энергичнее, чем у исходных форм (своеобразный гетерозис). Изучение водоудерживающей способности, транспирации, термостойкости белковой вытяжки из листьев и ряда других физиологических показателей у исходных форм и гибридов показало, что в одних случаях их значения у гибридов повышаются, в других — имеют средние величины, и, наконец, в отдельных случаях у гибридных форм наблюдалось снижение физиологической активности по сравнению с исходными формами. Это зависит от вида и формы, взятых в качестве материнского растения, и их филогенетического родства (Синская, 1950, 1964; Сметанникова, 1950, 1967).

Влияние приемов агротехники на содержание углеводов. Наиболее подробно углеводный обмен клевера красного и люцерны исследовался в зависимости от густоты стояния растений в чистых посевах и травосмесях, процентного участия компонентов в травостое при одинаковой площади питания, сроков посева и степени освещенности на Карельском перешейке (Корякина, 1953, 1959, 1964; Сметанникова, 1951, 1953; Сметанникова и Юдин, 1956).

Изменения взаимоотношений между компонентами в травосмеси оказывают более сильное влияние на углеводный обмен люцерны, чем клевера красного, при этом варьируют не

только общая сумма углеводов, но и отдельные их фракции.

Содержание углеводов значительно меняется в зависимости от густоты стояния растений. У клевера первого года жизни оно выше при площади питания 20×20 см и меньше при загущении (5×5 и 10×10 см). В загущенных посевах (5×5 , 10×10 см) содержание углеводов от вегетативной фазы к фазе цветения повышается, при более разреженном стоянии растений (20×20 см) — снижается.

Во второй год жизни содержание углеводов в листьях клевера в ходе вегетации уменьшается, но тоже в различной степени в зависимости от густоты стояния. Особенно резкий скачок в снижении углеводов отмечен при площадях питания 5×5 и 20×20 см. При площади питания 10×10 см содержание углеводов снижалось слабее и более плавно.

Наибольшие сдвиги в углеводном обмене клевера, связанные с густотой посева, обнаруживаются в крахмале, затем в моносахарах и сахарозе; самой стабильной оказалась фракция мальтозы. В смешанном посеве листья клевера имеют больше моносахаров, сахарозы и крахмала, чем в чистом посеве, что можно объяснить лучшим ростом его в смеси со злаком. Последнее указывает на наличие прямой связи между углеводным обменом и урожайностью растений и подчеркивает преимущества посева клевера красного со злаком (Корякина, 1964).

На углеводный обмен бобовых оказывает значительное влияние вид злакового компонента и его процентное участие в травостое (Сметанникова, 1951, 1953; Сметанникова и Юдин, 1956).

Покровные растения ухудшают углеводный обмен клевера красного: замедляют использование сахаров на ростовые процессы, снижают фотосинтез, усиливают гидролитические процессы в период засухи (Алексеев, Васильева и Старцева, 1959).

Значение углеводов не исчерпывается тем, что они являются важной составной частью растительных кормов, их обмен представляет одну из наиболее существенных сторон всего обмена веществ в самих растениях. Процесс синтеза белка сопровождается использованием большого количества углеводов (Оглезнева, 1963б, и др.). В растениях наблюдается обратная зависимость между накоплением протеинов и растворимых углеводов. В литературе имеются указания на прямую связь между максимальным накоплением хлорофилла и содержанием растворимых углеводов в клевере (Корякина, 1959; Дараган-Суцова и Сметанникова, 1963, и др.). Установлена также прямая связь между содержанием углеводов и урожайностью надземной массы у клевера красного (Корякина, 1959; Алексеенко, 1960; Умаров, 1962, и др.).

Витамины

Витамины играют исключительно важную роль не только в животном организме, но также и в растениях: превращение веществ и усвоение минеральных и органических соединений, синтез и превращение аминокислот происходят в растении при непосредственном участии витаминов (Овчаров, 1958).

Витамин С (аскорбиновая кислота)

Исследований по содержанию витаминов в кормовых бобовых травах довольно много. В основном они касаются каротина и витамина С, хотя в люцерне найдены витамины А, В₁, В₂, С, Д, Е, К, РР (Букин, 1940; Смирнова-Иконникова, 1950б; Лубенец, 1956). Однако у клевера и люцерны до сих пор недостаточно изучены сортовые и видовые различия, влияние возраста растений, сезонная и суточная динамика витамина С (Гелчинская, 1938; Смирнов и Кургатников, 1938; Г. А. Смирнова, 1949; Культурная флора СССР, 1950; Журавлев, 1955; Корякина, 1959; Умаров, 1960, 1962; Сметанникова, 1962, и др.), а также изменчивость его содержания в зависимости от условий произрастания (агротехника, метеорологические условия и т. п.), места происхождения семян и т. д.

Данные по содержанию витамина С, полученные разными авторами на одних и тех же видах растений, иногда трудно сравнимы между собой, так как исследуются разновозрастные растения, материал для анализа берется в разные календарные сроки и без точного указания фазы вегетации. У бобовых многолетних трав бывает затруднительно устанавливать идентичность фаз в силу растянутости последних и «налегания» друг на друга; на результаты анализов влияет также постоянное появление молодых побегов (особенно у люцерны), отвлекающих пластические вещества от более старых. Содержание витамина С в люцерне изучалось в Ленинградской области (Гелчинская, 1938; Смирнова-Иконникова, 1950а, 1956б; Сметанникова, 1962), в Белорусской ССР (Ходасевич, 1961б), в Подмосковье (Г. А. Смирнова, 1948, 1949), Латвийской ССР (Кристкалне, 1959, 1962, 1964б), в Новосибирске (В. С. Федорова, 1946), Узбекистане (Кирсанова, 1944, 1946), Казахстане (Владимирова, 1966).

При исследовании содержания витамина С в клевере красном и люцерне в разных почвенно-климатических зонах (Алматинская область) обнаружено, что наибольшее количество аскорбиновой кислоты накапливается у этих растений в предгорной зоне, меньше — в полупустынной зоне и минимум — в высокогорной (Владимирова, 1966).

Содержание витамина С в различных сортах клевера красного исследовалось в Ленинградской области (Журавлев,

Мартинсон, 1943; Смирнова-Иконникова и Лаврова, 1950; Корякина, 1959, 1964; Умаров, 1960, 1962, и др.). Оказалось, что в Красноуфимском сорте его больше, чем в Псковском и Ярославском.

По содержанию витамина С бобовые занимают первое место по сравнению со злаками и разнотравьем (Владимирова, 1966). Особенно богата витамином С люцерна. Пожалуй, только корни хрена стоят в этом отношении выше (Смирнов, Овчаров, 1960). Многие сорта люцерны по количеству аскорбиновой кислоты в полтора-два раза превосходят клевер красный. На Ленинградском питомнике ВИР в период бутонизации разные сорта люцерны содержали (округленно) 616—759 мг% витамина на сухое вещество, или 186—225 мг% на сырое вещество листьев, клевер в ту же фазу соответственно имел 469—502 и 144—173 мг% (Смирнова-Иконникова, 1950б; Смирнова-Иконникова и Лаврова, 1950) (табл. 111 и 112). Аналогичные данные приводятся Э. В. Ходасевич (1961б) для Белоруссии.

У клевера красного аскорбиновая кислота почти вся находится в дегидроформе или восстановленная форма настолько быстро окисляется, что почти не поддается учету. У люцерны в листьях аскорбиновая кислота содержится в восстановленной форме, в стеблях — почти вся в дегидроформе (Энгельгардт и Букин, 1937; Смирнова, 1948).

Содержание витамина С в листьях обоих видов превышает его содержание в стеблях: у клевера красного в 4—5 и даже в 6—15 раз, у люцерны — в 3—4, иногда в 6 и больше раз (Г. А. Смирнова, 1948, 1949; Смирнова-Иконникова и Лаврова, 1950; Журавлев, 1958; Сметанникова, 1962, и др.). Корни люцерны посевной, лишенные надземных органов, обладают относительно высокой способностью синтезировать аскорбиновую кислоту (Смирнов, 1956; Бардинская, Смирнов и Сафронов, 1959; Смирнов и Овчаров, 1960).

При высушивании в обычных хозяйственных условиях клевер теряет витаминов больше, чем люцерна (Тарковский и Константинова, 1951; Журавлев, 1955, и др.). По И. В. Ларину с сотр. (1951), при сушке витамин С не сохраняется; по другим данным, в сене витамины сохраняются только при сушке в валках и на вешалах; в опытах при быстрой искусственной сушке потери витамина С составляют 75% (Смирнова-Иконникова, 1950б; Журавлев, 1955, и др.).

Витамина С содержится больше в светлоокрашенных растениях, чем в темно-зеленых (Смирнова-Иконникова и Лаврова, 1950).

В течение дня и суток содержание витамина С в обоих видах изменяется. В листьях люцерны максимум его отмечается в утренние часы, в полдень содержание его снижается под влиянием высокой температуры и прямых солнечных лу-

Изменчивость содержания витамина С и каротина в различных сортах клевера красного в течение вегетационного периода (в мг %) (по Смирновой-Иконниковой и Лавровой, 1950)

Фаза развития	Витамин С в сыром веществе		Каротин в сыром веществе		Витамин С в сухом веществе		Каротин в сухом веществе	
	листья	стебли	листья	стебли	листья	стебли	листья	стебли
Псковский								
Бутонизация	143,60	17,63	15,73	1,79	469,30	72,85	51,40	7,39
Начало цветения	101,00	20,26	16,29	1,24	310,00	65,35	49,97	4,00
Полное цветение	138,20	20,00	10,58	1,41	432,00	62,89	33,06	4,43
Созревание	40,00	5,58	10,59	1,09	63,29	8,45	16,75	1,50
Ярославский								
Бутонизация	147,70	23,25	15,27	1,22	495,70	91,53	51,24	4,80
Начало цветения	117,50	31,40	13,82	3,37	349,80	103,3	41,13	11,08
Полное цветение	135,10	9,99	12,69	1,32	462,60	34,45	43,45	4,55
Созревание	25,44	5,00	7,45	следы	35,43	8,19	10,37	следы
Краснофимский								
Бутонизация	173,00	24,12	14,57	1,84	502,80	77,30	42,35	5,89
Начало цветения	117,90	22,63	11,91	1,80	393,00	62,17	39,70	4,94
Полное цветение	113,00	22,46	10,17	1,21	386,90	82,57	34,83	4,44
Созревание	83,86	10,87	10,14	1,57	181,50	19,98	21,95	2,88

Изменчивость содержания витамина С и каротина в различных популяциях люцерны в течение вегетационного периода (в мг %), Ленинградский питомник, 1936 г.
(по Смирновой-Иконниковой, 1950 б)

Фаза развития	Витамин С в сыром веществе		Каротин в сыром веществе		Витамин С в сухом веществе		Каротин в сухом веществе	
	листья	стебли	листья	стебли	листья	стебли	листья	стебли
<i>Medicago sativa</i> , Украинский гибридный экотип								
До бутонизации . . .	—	—	13,05	0,63	—	—	46,27	4,14
Бутонизация	185,96	1,65	13,85	0,80	759,02	6,18	56,53	3,00
Начало цветения . . .	260,70	35,68	12,45	1,14	802,15	18,14	38,34	3,77
Полное цветение . . .	232,98	31,93	12,94	2,52	682,23	69,73	38,06	5,50
Созревание	68,00	19,70	11,66	1,88	174,36	51,03	29,89	4,87
<i>M. asiatica</i> , subsp. <i>turkestanica</i> , Среднеазиатская								
До бутонизации . . .	157,89	2,62	13,86	1,11	611,97	12,72	53,71	5,39
Бутонизация	230,17	29,21	10,06	0,92	733,02	90,16	32,04	2,84
Начало цветения . . .	129,47	13,77	11,12	1,63	389,97	41,47	33,49	4,91
Полное цветение . . .	117,54	22,80	7,73	0,94	360,55	67,85	23,71	2,80
Созревание	50,03	22,10	9,32	1,33	114,84	45,38	18,13	2,73
<i>M. falcata</i> , Омская желтая								
До бутонизации . . .	155,43	1,10	12,70	0,98	476,78	3,97	38,96	3,54
Бутонизация	224,91	40,09	11,91	2,03	616,19	113,39	32,63	5,77
Начало цветения . . .	218,24	32,24	8,82	1,35	524,63	58,90	21,20	2,46
Созревание	47,98	17,72	12,66	1,11	106,15	34,41	28,01	2,15
<i>M. quasifalcata</i> , Серпообразная (майкопский предгорный экотип)								
До бутонизации . . .	233,68	2,10	13,81	0,91	828,65	11,60	48,97	5,03
Бутонизация	250,52	38,86	10,61	0,96	677,08	119,93	28,67	2,96
Начало цветения . . .	195,09	29,65	—	—	563,84	85,69	—	—
Полное цветение . . .	144,21	19,12	7,92	0,99	500,72	57,93	27,50	3,00
Созревание	29,23	9,42	9,74	4,41	57,31	18,43	19,10	8,63

чей, способствующих окислению аскорбиновой кислоты в необратимые формы. По данным Г. А. Смирновой (1948, 1949), аскорбиновой кислоты у люцерны содержалось: в листьях в 6 час — 140 мг%, в 12 и 18 час — 132,7 мг%; в стеблях в те же часы — 54,0, 30,7 и 41,0 мг% на сырое вещество. На Карельском перешейке (Сметанникова, 1962) в дневном ходе накопления витамина С в листьях люцерны отмечаются два максимума — в 8 и 18 час (утренний значительно выше вечернего) и минимум — в 14 час. При этом аскорбиновой кислоты содержалось: в 8 час — 559,5, в 10 час — 150,1, в 14 час — 172,3 и в 18 час — 183,4 мг%.

Максимум в содержании аскорбиновой кислоты у бобовых наблюдается в молодых растениях. По данным одних авторов, он приходится на фазу бутонизации (Смирнова-Иконникова, 1950а, 1950б; Смирнова-Иконникова и Лаврова, 1950), по данным других, он отмечается до бутонизации, в фазе стеблевания (Г. А. Смирнова, 1948, 1949; Ходасевич, 1961б; Сметанникова, 1962; Умаров, 1962; Кристкалне, 1964а). В период начала цветения у одних видов и сортов люцерны происходит резкое снижение количества аскорбиновой кислоты, у других — такого падения не наблюдается или синтез ее даже повышается. К концу вегетации содержание витамина С является минимальным за весь вегетационный период, у большинства видов и сортов оно снижается резко — в 4—5 (табл. 111, 112) (Смирнова-Иконникова, 1950б) и даже в 8—9 раз (Ходасевич, 1961б). Х. У. Умаров (1962) наблюдал максимум витамина С в клевере красном в фазе стеблевания и сильное снижение в фазе зеленых бутонов, так же как это наблюдали раньше на люцерне Г. А. Смирнова (1948, 1949), А. И. Сметанникова (1962), С. Х. Кристкалне (1962, 1963).

В Подмоскowie не отмечалось такого резкого падения в содержании аскорбиновой кислоты в ходе вегетации люцерны, как это было на Карельском перешейке и в Латвии. Часто у растений второго года жизни на Карельском перешейке (Сметанникова, 1962) наблюдались два максимума (первый — в фазе стеблевания, второй — в фазе массовой бутонизации) и два минимума (в фазе зеленых бутонов и в фазе начала цветения). Эти изменения можно объяснить метеорологическими условиями в год наблюдений (высокая температура почвы в утренние часы и низкая ее влажность).

Снижение содержания витамина С после завершения стеблевания, видимо, характерно для динамики этого показателя в ходе вегетации люцерны, колебания же абсолютного уровня содержания происходят под влиянием окружающих условий. Максимум витамина С совпадает с периодом активного роста (у люцерны — в фазе стеблевания, у клевера — в фазе бутонизации). Содержание аскорбиновой кислоты повышается также при подготовке растения к репродуктивным процессам.

Известно, что активное преобразование питательных веществ и перемещение их в репродуктивные органы протекают при участии витамина С как агента окислительно-восстановительных процессов (Овчаров, 1958).

При отрастании растений после первого укуса во второй и третий годы жизни люцерны витамин С в ее листьях накапливается быстро и достигает почти такого же уровня, как в молодом возрасте растения до первого укуса. В зависимости от сорта в них содержатся 146—185 мг% во второй и 264—313 мг% аскорбиновой кислоты в третий год (Сметанникова, 1962). То же наблюдали в Подмоскowie Г. А. Смирнова (1948, 1949) и в Латвии С. Х. Кристкалне (1959, 1962). Видимо, в молодом возрасте С-витаминная активность листьев максимальна (Г. А. Смирнова, 1949; Овчаров, 1958, и др.). Однако на величину ее большое влияние оказывают метеорологические условия. При недостатке влаги и повышенной температуре воздуха и почвы наблюдается снижение витамина С (Кирсанова, 1944; Г. А. Смирнова, 1948, 1949; Сметанникова, 1962). Излишек влаги в почве также приводит к падению содержания аскорбиновой кислоты в растениях (Егоров, 1954), хотя и разному у растений разного географического происхождения.

Содержание витамина С (в мг% на сырое вещество) в люцерне сорта Гримм-Зайкевич (табл. 113) было: в 1945 г.

Таблица 113

Содержание витамина С в люцерне Гримм-Зайкевича по годам жизни (в мг % на сырой вес), Подмоскowie (по Г. А. Смирновой, 1949)

Фаза развития	1-й год жизни, 1944 г.		2-й год жизни, 1945 г.		3-й год жизни, 1946 г.	
	листья	стебли	листья	стебли	листья	стебли
Начало роста стеблей	460,0	73,5	289	95	155,0	63
Образование соцветий	333,3	73,0	164	61	139,8	53
Цветение	250,0	51,6	134	35	130,0	40

в растениях 1-го года жизни — 179, 2-го — 134; в 1946 г. в растениях 2-го года жизни — 168 (больше, чем в 1945 г.), 3-го — 129 (меньше, чем в 1945 г.); в 1947 г. — в растениях 1-го года жизни 121,8, 2-го — 53,5 мг%, т. е. меньше, чем и в 1945 и в 1946 гг., что, видимо, можно объяснить метеорологическими особенностями 1947 г. (Г. А. Смирнова, 1948, 1949).

На Карельском перешейке в засушливый 1956 г. (Сметанникова, 1962) накопление аскорбиновой кислоты в растениях

второго и третьего годов жизни у одних и тех же видов и сортов выражалось сходными кривыми. Результаты этих исследований согласуются с данными других авторов о снижении количества витамина С при недостатке влаги в почве и повышенной температуре воздуха и почвы (Кирсанова, 1944; Г. А. Смирнова, 1948, 1949).

Различия в содержании витамина С у изучавшихся видов и сортов бобовых (люцерна) ярче выражаются в динамике его накопления по фазам роста и развития растений. Наибольшим содержанием аскорбиновой кислоты и более выровненным ходом в начале вегетации характеризуются гибридные растения, в желтой люцерне чаще ее меньше, чем в синей; в фазе бутонизации различия между видами и сортами сглаживаются (Сметанникова, 1962, и др.).

Накопление аскорбиновой кислоты заканчивается осенью быстрее в раннеспелых сортах люцерны, чем в позднеспелых (Г. А. Смирнова, 1949; Кристкалне, 1962). Различия между сортами и видами люцерны по содержанию витамина С наиболее резко выражены в годы с неблагоприятными условиями. У дикорастущих видов при культивировании содержание витамина повышается по сравнению с теми же видами, произрастающими в природных местообитаниях.

Содержание витамина С у интродуцируемой люцерны изучалось В. С. Федоровой (1946), С. Х. Кристкалне (1959, 1962, 1964), А. И. Сметанниковой (1962, 1967) и др. Исследованиями установлено, что у люцерны тяньшаньской в условиях Ленинградской области, Латвийской ССР и Новосибирска содержится значительное количество витамина С, и в этом отношении она не уступает местным популяциям и сортам люцерны, более приспособленным к данным условиям. При интродукции в листьях люцерны содержание аскорбиновой кислоты вначале даже увеличивается. При этом разница между репродукциями разных лет заметна яснее в начале роста растений, особенно на первом году жизни, с годами она сглаживается под влиянием местных условий. Эти изменения отчетливее при пересеве люцерны тяньшаньской семенами местных репродукций. У вновь интродуцируемой люцерны (исходная дикорастущая) содержание витамина С характеризуется довольно сильным падением в период бутонизации или начала цветения и ярко выраженными максимумами в фазах начала стеблевания или стеблевания и в фазе массовой бутонизации независимо от климатических условий. У местных, более приспособленных к данным условиям популяций люцерны ход накопления аскорбиновой кислоты более или менее сглажен, ее содержание понижается от начала к концу вегетационного периода постепенно. После сравнительно длительной интродукции, на 4—5-й годы, динамика витамина С у люцерны становится более близкой к местным популяциям, харак-

теризующимся плавным падением содержания аскорбиновой кислоты в течение вегетационного периода.

Просматривая цифры содержания витамина С, приводимые М. И. Смирновой-Иконниковой (1950б), можно также отметить резкое снижение его содержания к началу цветения у менее приспособленного к условиям Ленинградской области сорта Среднеазийской люцерны (с 250 до 129 мг% на сырое вещество) и отсутствие такого резкого снижения в фазе цветения у более пластичных гибридных форм (желтая омская). У последних наблюдается даже некоторое повышение синтеза витамина С в это время (у гибридной Украинской с 186 до 216 мг% на сырое вещество).

Данных по влиянию агротехники на накопление аскорбиновой кислоты клевером и люцерной в литературе очень мало. Г. А. Смирнова (1949) отмечает положительное воздействие притенения люцерны покровным растением или компонентами травосмеси (262 мг% витамина С под покровом овса и 179 мг% в беспокровном посеве). В двойных травосмесях с тимофеевкой луговой в листьях люцерны витамина С больше (207,4 мг% в начале стеблевания и 241,3 мг% — в фазе образования соцветий), чем в чистом посеве (в те же фазы — 143,5 и 139,6 мг%). Больше аскорбиновой кислоты содержится в листьях люцерны и в тройной травосмеси с красным клевером и тимофеевкой (163,8) по сравнению с чистым посевом (153,5 мг%).

На Карельском перешейке такой ясной картины в этом отношении не наблюдалось (Сметанникова, 1962, 1967). В отдельные фазы развития витамина С содержалось больше в листьях люцерны из травосмесей, что зависело от процентного участия компонентов в травостое. В травосмесях с преобладанием люцерны содержание витамина С в ее листьях во время цветения было более высоким, в другие же фазы витамина больше оказывалось в растениях чистого посева (Сметанникова, 1962). Для накопления аскорбиновой кислоты в листьях люцерны имеет значение вид злакового компонента. Так, присутствие овсяницы луговой оказывало более благоприятное влияние, чем тимофеевки луговой (Сметанникова, 1962). Возможно, здесь играла роль степень освещенности люцерны, которая была несколько выше при выращивании с овсяницей луговой (занимавшей нижний ярус), чем с тимофеевкой.

Наиболее подробно содержание аскорбиновой кислоты, глутатиона и иодвосстанавливающая активность тканей листьев клевера красного изучены в течение двух лет в чистом посеве и в смеси с тимофеевкой Х. У. Умаровым (1960, 1962) на Карельском перешейке. Активность окислительно-восстановительных процессов, особенно глутатиона, и иодвосстанавливающая способность под влиянием условий травосмеси

в общем снижались (затенение злаком), меньшие изменения, иногда очень слабые, наблюдались в содержании витамина С. Исключение составляла фаза зеленых бутонов, когда витамина С было больше в растениях травосмеси, что, возможно, связано с оттоком пластических веществ в головки и обилием последних (в чистом посеве в среднем 16 шт. на 1 растение, в травосмеси — только 7). Все три показателя изменялись по фазам развития клевера в чистом посеве и травосмеси по-разному, но закономерно. В генеративную фазу различия между растениями клевера в чистом и смешанном посевах проявляются наиболее резко. Молодые листья клевера первого года жизни в начале вегетации содержат больше витамина С и глутатиона и имеют более высокую иодвосстанавливающую активность тканей по сравнению с листьями в генеративной фазе.

Закономерных изменений в связи со сроками посева в накоплении аскорбиновой кислоты в листьях клевера красного и в иодвосстанавливающей активности их тканей на второй год жизни растений не наблюдалось, при этом максимум витамина С совпадал с фазами стеблевания или бутонизации, наивысшая иодвосстанавливающая активность чаще приходилась на фазу начала цветения (Корякина, 1959).

Вопросы о влиянии травосмесей и их состава, а также площади питания растений на содержание аскорбиновой кислоты и глутатиона и на иодвосстанавливающую активность в обоих видах бобовых нуждаются в дальнейшем изучении.

Влияние удобрений и микроэлементов на содержание витамина С рассматривается после разделов о каротине и хлофилле.

К а р о т и н

Каротин является предшественником витамина А (провитамин А). Известно, что витамин А способствует повышению сопротивляемости животных к инфекционным заболеваниям, снижению яловости, увеличению приплода и повышению его жизнеспособности. Содержание каротина в молоке и масле находится в прямой зависимости от содержания его в корме.

Роль каротина в самом растении определяется его связями с окислительно-восстановительными процессами, фотосинтезом, ростом растений, их размножением и т. д.

Работами советских авторов установлено, что количество каротина в клевере и люцерне колеблется в зависимости от видовых и сортовых особенностей растений, метеорологических условий года, удобрений и других приемов агротехники, а также меняется в ходе роста и развития растений (см. табл. 111 и 112).

Исследования показывают, что окраска листьев может служить косвенным признаком химического состава растения,

так как между содержанием протеина и каротина в кормовых травах имеется прямая коррелятивная связь (Журавлев, 1955). На связь между содержанием белка в растении, его окраской и содержанием каротина указывают М. И. Смирнова (1939), М. И. Смирнова-Иконникова и Г. А. Катанская (1950), работы Майкопской опытной станции ВИР (Синская, 1964 и др.). Растения обоих видов с темно-зеленой окраской имеют в полтора раза больше сырого протеина и в два раза больше сухой массы по сравнению с растениями светло-зеленой окраски, выращенными в тех же условиях.

Наиболее богаты каротином листья, особенно молодые, растущие, у клевера красного в них содержится в 3—10 (Смирнова-Иконникова, 1950, 1950б, и др.) и даже в 13—20 раз (Журавлев, 1940, 1955) больше каротина, чем в стеблях. В листьях люцерны его в 7—10 и более раз больше, чем в стеблях (Смирнова-Иконникова, 1950а, 1950б; Радзевенчук, 1958; Сметанникова, 1962, 1966б).

Максимальное количество каротина в листьях клевера и люцерны накапливается как на юге, так и в нечерноземной зоне в утренние часы, когда листья наиболее богаты влагой (Старец, 1948, 1949, и др.). По данным Е. М. Журавлева (1955) и Е. М. Журавлева и Г. А. Пановой (1959а), к 10 час содержание каротина (на сухое вещество) в клевере красном падает на 9—14%, а к 14 час — на 22—23% по сравнению с более ранними часами. После 14 час оно постепенно повышается, но не достигает уровня, наблюдаемого в утренние часы. На Карельском перешейке в листьях люцерны (Сметанникова, 1962) в течение дня в содержании каротина также обнаружено два максимума, при этом второй ниже утреннего (табл. 114). Однако в зависимости от природных особенностей люцерны, фазы развития растений и метеорологических условий он может сдвигаться в течение дня на другие часы

Таблица 114

Изменение содержания каротина в листьях люцерны в течение дня (в мг % на сырой вес), Карельский перешеек (по Сметанниковой, 1962)

Сорт	8 час	13 час	16 час	19 час	Фаза развития
Северная гибридная	40,2	19,2	15,9	36,0	конец стеблевания
Тяньшаньская исходная	51,1	21,8	19,7	34,3	то же
Тяньшаньская московской репродукции	37,7	27,8	38,5	25,7	»
Желтая из Якутии	27,4	40,2	28,9	34,4	зеленые бутоны
Курская желтогибридная	29,7	17,1	27,9	27,2	то же

(Сметанникова, 1962). В яркие солнечные дни разница в содержании каротина в дневной динамике выступает более резко, чем в пасмурные, дождливые (Журавлев и Панова, 1959).

Литературные данные по содержанию каротина в листьях клевера и люцерны в разное время вегетации противоречивы: одни исследователи максимальное количество каротина наблюдали в наиболее ранние фазы, другие — в период цветения, в некоторых случаях максимум каротина отмечался в листьях самых молодых растений (Журавлев, 1940, 1955; Старец, 1948, 1949; Сметанникова, 1962, и др.).

В клевере красном (см. табл. 111) максимум каротина накапливается в период, предшествующий цветению (Virtanen, 1935; Журавлев, 1943; Мироненко, 1949). По данным М. И. Смирновой-Иконниковой и М. Н. Лавровой (1950), больше всего каротина содержится в листьях клевера в фазе бутонизации (при пересчете на сухой вес) или в фазе начала цветения (на сырой вес); по данным В. Ф. Корякиной (1964), — в фазе бутонизации — начала цветения. К фазе полного цветения и к концу вегетации содержание каротина резко снижается и в конце вегетации является минимальным (Журавлев, 1943; Смирнова-Иконникова и Лаврова, 1950, и др.).

В люцерне (табл. 112 и 115) каротина больше всего до фазы бутонизации или в фазе бутонизации, в зависимости от вида и сорта (Смирнова-Иконникова, 1950а, 1950б; Радзевенчук, 1958), к фазе бутонизации его содержание значительно падает. Но у некоторых сортов (например, сорт Украинская) оно мало меняется по фазам вегетации растений. А. В. Мироненко (1949) и Э. В. Ходасевич (1960б, 1961б) отмечают максимум каротина у люцерны в Белоруссии в фазе начала бутонизации или начала цветения. В Таджикистане (Старец,

Таблица 115

Содержание каротина по годам жизни и по фазам развития в листьях люцерны в Ленинградской области (в мг на 100 г сырого и сухого веса) (по Радзевенчук, 1958)

Фаза развития	1954 г.						1955 г.					
	дата	1-й год пользования			дата	2-й год пользования			3-й год пользования			
		на сырой вес	на сухой вес	% воды		на сырой вес	на сухой вес	% воды	на сырой вес	на сухой вес	% воды	
Кущение	27/V	2,3	16,2	83,3	6/VI	4,0	26,0	84,8	4,0	26,0	84,6	
Стеблевание	10/VI	3,1	10,4	83,0	11/VI	4,2	27,6	84,7	4,1	23,8	82,6	
Бутонизация	16/VI	5,0	28,7	82,6	3/VI	14,5	22,5	82,4	6,8	33,1	79,5	
Цветение	13/VII	3,7	15,4	69,0	8/VIII	4,5	13,0	66,3	3,0	8,5	65,0	

1948), на Карельском перешейке (Сметанникова, 1962) и в Западной Сибири (Пленник, 1963) максимум каротина отмечен в фазе стеблевания, снижение наблюдается во время формирования соцветий, продолжается в фазе бутонизации и дальше в период цветения. А. И. Шейна (1958а) установила, что в менее благоприятных условиях произрастания (Петрозаводск) каротина меньше всего до фазы бутонизации, больше всего в фазе бутонизации и несколько меньше при цветении растений, после чего оно быстро снижается. В отдельные годы при благоприятных условиях погоды на протяжении всего вегетационного периода максимум в синтезе каротина наблюдается во время усиленного нарастания вегетативной массы люцерны и незадолго до наступления фазы цветения (точнее — в момент появления сформировавшихся бутонов), что отмечалось и на Карельском перешейке (Сметанникова, 1962).

Каротин содержится на достаточно высоком уровне и в отаве обоих видов бобовых (Журавлев, 1943; Попов и др., 1944; Сметанникова, 1962). В клевере красном (в Вологодской области) его в среднем 151 мг/кг (Попов и др., 1944). По данным Е. М. Журавлева (1943), в фазе бутонизации отавы клевер имеет 186 мг/кг каротина, в фазе начала цветения — 178, в фазе цветения — 99 мг (Ленинградская область). В листьях люцерны (Сметанникова, 1962, Карельский перешеек) в фазе бутонизации отавы каротина обнаружено 183 мг/кг сырого вещества, что в 1,5 раза больше, чем в фазе бутонизации до укоса (136 мг/кг).

Изменения в содержании каротина в листьях люцерны по годам жизни иллюстрирует табл. 115.

На содержание каротина в обоих видах большое влияние оказывают метеорологические условия, в неблагоприятные годы природные различия между видами и сортами люцерны, а также репродукциями из семян разного географического происхождения выявляются отчетливее. Оптимальные условия увлажнения растений стимулируют образование каротиноидов в листьях клевера в фазах розетки и бутонизации и усиливают их отток в фазах стеблевания, цветения и побурения головок (Васильева, 1956). В засушливый 1956 г. на Карельском перешейке уровень синтеза каротина был обусловлен прежде всего метеорологическими условиями: минимум его содержания в листьях люцерны совпал с периодом повышения температуры и снижения влажности почвы как у растений второго, так и третьего года жизни. В. А. Кирсанова (1944, 1946) в условиях Узбекистана обнаружила максимум каротина в люцерне в более прохладное время и снижение его содержания в период жаркой погоды.

Видовые и сортовые различия резко проявляются в динамике накопления каротина в процессе вегетации, иногда они

особенно заметны в фазе цветения (Сметанникова, 1962, 1967). Виды, сорта и формы люцерны и репродукции из разных географических пунктов различаются между собой степенью плавности кривой показателей содержания каротина в течение дня и вегетационного периода (Сметанникова, 1962, 1967).

На содержание каротина в бобовых растениях большое влияние оказывают сроки посева, особенно в первый год жизни, позже различия сглаживаются (люцерна) (Корякина, 1959; Сметанникова, 1962).

Повышению синтеза каротина в листьях люцерны способствует хорошо развитая корневая система (Савельев, 1960). У пересаженных растений, у которых она значительно мощнее по сравнению с растениями, выращенными из семян, содержание каротина повышается с 27,8 до 33,0 мг%.

При окультуривании и пересевах в новых условиях произрастания дикорастущих форм люцерны содержание каротина в них увеличивается (Сметанникова, 1962, 1967).

Данных о влиянии условий травосмесей на содержание каротина в клевере и люцерне в литературе почти нет. Известно, что при совместном посеве бобовых со злаковыми травами в зеленой массе последних количество каротина повышается, а в люцерне — понижается (Халилов, 1956).

Зеленые пигменты

Хлорофилл имеет существенное кормовое значение (Тютюнников, 1962) и является общетонизирующим средством (Сидорин, 1945).

Функции хлорофилла в жизни растений важны и разнообразны. Он поглощает световую энергию, необходимую для восстановления углекислого газа в процессе фотосинтеза, участвует в первичном синтезе органического вещества, играет роль во вторичных изменениях веществ (Тимирязев, 1948, и др.). Установлены связи между количеством хлорофилла в растениях и дневным ходом фотосинтеза и многими другими процессами (Бузовер, 1959, и др.).

Данных в литературе по содержанию хлорофилла в клевере красном и люцерне мало, недостаточно изучена динамика накопления его в ходе вегетации растений у разных видов и сортов (Beck a. Redman, 1940; Власюк и Климовицкая, 1952; Климовицкая, 1952; Корякина, 1959, 1964; Умаров, 1962; Сметанникова, 1964, 1965, 1967, и др.).

Содержание хлорофилла у обоих видов в течение дня меняется. Максимум накопления наблюдается в утренние часы и совпадает с максимальным обводнением тканей листьев (Журавлев и Панова, 1959; Сметанникова, 1967). Исключением составляет клевер красный в конце цветения, у которого

хлорофилла содержится больше (на 5,8%) в вечернее время, чем утром (Журавлев и Панова, 1959). Возможно, это связано с сортовыми различиями, а также и с условиями внешней среды.

В молодых листьях разных видов люцерны на одном и том же растении хлорофилла содержится больше (в разные фазы — от 345,5 до 461,9 мг% на сырое вещество), чем в старых (212,5—412,6 мг%) (Сметанникова, 1967). Имеются сведения об изменении количества хлорофилла в листьях разных ярусов у клевера красного (Корякина, 1964).

В листьях хлорофилла синтезируется больше, чем в стеблях: у клевера в фазе стеблевания в 3, в фазе цветения — в 7,3 раза (Журавлев, Меженко и др., 1959). То же отмечается и для люцерны.

Синтез хлорофилла и уровень его содержания зависят от вида, формы и сорта, а также от условий произрастания.

В ходе вегетации растений содержание хлорофилла в них меняется. По некоторым данным, максимум его содержится в листьях обоих видов в период цветения, после чего начинается снижение (Власюк и Климовицкая, 1952). По другим сведениям (Корякина, 1959), у клевера красного во второй год жизни при разных сроках посева максимум в содержании хлорофилла наблюдается в фазе стеблевания (287 мг% на сухое вещество), в фазе бутонизации и начала цветения его меньше (260 мг%), а в фазе цветения и отцветания он содержится в минимуме (166 мг%). У люцерны (Сметанникова, 1964, 1966, 1967) по годам жизни повышения и понижения в содержании хлорофилла приходится на разные фазы вегетации растений. В большинстве случаев максимум содержания этого пигмента совпадает с периодом генеративного развития. Однако в зависимости от условий среды и состояния растений максимум хлорофилла в его листьях может сдвигаться в сторону более ранней или поздней фазы (Горбунова, 1956; Сметанникова, 1965, 1967). Различия в динамике хлорофилла по годам жизни у люцерны возможно объяснить не только природой растения, но и различной длительностью и неравномерностью прохождения фаз роста и развития (Сметанникова, 1967).

На Карельском перешейке в первый год жизни люцерны (в 1954 г.) хлорофилла содержалось в фазе бутонизации меньше (179,9—200,9 мг%), чем в фазе отцветания, когда был отмечен максимум (300,0—330,1 мг% на сырое вещество). В 1956 г. при иных метеорологических условиях на соседнем участке у растений также первого года жизни максимум хлорофилла был отмечен в фазе появления зеленых бутонов (446,6—533,4 мг%), минимум же был в фазе цветения (192,9—231,1 мг%). Во второй год жизни люцерны, в 1955 г. максимум синтеза хлорофилла совпадал с фазой зеленых бу-

тонов (392,0—552,0 мг%) или фазой стеблевания (595,0 мг%). Совершенно иная картина наблюдалась у растений второго года жизни в засушливый 1955 г. В этот год в синтезе хлорофилла у люцерны отмечено три подъема: в фазе стеблевания (у разных видов и репродукций 263,0—291,9 мг%), фазе бутонизации (217,5—288,1 мг%) и максимальный в фазе цветения (280,7—345,1 мг%). Минимумов было два: в фазе конца стеблевания (194,9—216,8 мг%) и в фазе начала цветения (192,9—213,8 мг%). В этот год в листьях люцерны третьего года жизни в содержании хлорофилла наблюдались аналогичные колебания: подъемы — в фазе стеблевания (326,4—456,0 мг%), фазе бутонизации (217,1—353,4 мг%) и фазе цветения (438,1—560,9 мг%); снижения — в фазах начала бутонизации (163,5—266,1 мг%) и начала цветения (201,0—273,7 мг%).

Два максимума в содержании хлорофилла, видимо, соответствуют двум моментам в жизни обоих бобовых растений: первый — максимальной энергии роста и второй — репродуктивной фазе. Раньше это отметил Нагасима (Nagasima, 1939) на других растениях. По-видимому, понижение в содержании хлорофилла в начале фазы бутонизации и цветения можно объяснить тратой его на образование и рост генеративных органов: у более обильно цветущих форм и репродукций хлорофилла было меньше.

При отрастании после укуса у обоих видов бобовых (и особенно у люцерны) накапливается много хлорофилла — больше, чем при весеннем отрастании и до укуса: в 1959 г. до укуса было 330,9—347,2 мг% на сырое вещество, а в отаве — 380,6—600,3 мг%. Последнее указывает на повышенную физиологическую активность люцерны в это время (Сметанникова, 1967).

При интродукции люцерны тяньшаньской на Карельском перешейке (Сметанникова, 1965, 1967) в одних и тех же условиях выращивания у растений первого и второго годов жизни хлорофилла содержалось больше в листьях исходной формы (дикарь), чем в листьях растений московской репродукции. В 1954 г. у первой в фазе бутонизации было 200,9, в фазе отцветания — 330,1 мг% хлорофилла, у второй соответственно 179,9 и 300,0 мг% (на сырое вещество). В 1955 г. наблюдалась аналогичная картина (табл. 116), за исключением фазы окрашенных бутонов, когда хлорофилла было больше у растений московской репродукции (более активный рост, чем у дикаря). На другом участке (табл. 117) в 1959 г. во второй год жизни люцерны хлорофилла синтезировалось больше в растениях московской репродукции, за исключением фазы начала цветения, когда его содержание было меньше, чем в листьях дикаря, видимо, за счет более обильного цветения репродуцируемых растений. На этом участке растения

Содержание хлорофилла в листьях люцерны второго года жизни (в мг % на сырое вещество). Карельский перешеек, участок 1-й, 1955 (по Сметанниковой, 1967)

Образец	Стеблевание, 18/VI	Бутонизация, 25/VII		Плодоношение	Отцветание
		зеленые бутоны	окрашенные бутоны		
2/IX					
Тяньшаньская исходная (дикарь)	323,4	447	308,0	305,7	345,5
То же, московская репродукция	313,0	392	340,0	212,5	389,9
Северная гибридная 69, репродукция Отрядного, 1952 г.	595,0	559	551,7	312,8	452,0
То же, 1953 г.	449,9	552	442,7	412,6	540,0

исходной формы имели светло-зеленую окраску листьев по сравнению с растениями московской репродукции (возможно, это зависело от недостатка клубеньков на корнях дикаря).

В первые два года жизни у менее приспособленной к местным условиям тяньшаньской люцерны хлорофилла синтезировалось значительно меньше, чем у Северной гибридной 69. На третий год жизни различия по содержанию хлорофилла в листьях между исходной формой и московской репродукцией сгладились как по сравнению с предыдущими годами, так и в сравнении с более приспособленным сортом Северная гибридная 69. Однако и на третий год в начале вегетации хлорофилла было несколько больше у дикаря, чем у московской репродукции. Видимо, в начале вегетации и в более молодом возрасте дикая природа вида проявляется сильнее. На пятый год жизни хлорофилла было также больше в листьях московской репродукции. На шестой год закономерных различий в этом отношении между дикарем и растениями московской репродукции не наблюдалось, хотя и отмечалось несколько сниженное содержание этого пигмента в молодом возрасте у исходной формы в противовес первым годам, когда синтез хлорофилла был выше у дикаря. Можно сказать, что с возрастом растений различия между ними сглаживались под влиянием местных условий, а под влиянием культуры содержание хлорофилла в листьях дикой люцерны увеличивается.

Исследований отношения количества зеленых пигментов к сумме желтых и к каротину отдельно, а также отношения ксантофилла к каротину в листьях, стеблях и целых растениях многолетних бобовых трав почти нет. У красного клевера эти отношения варьируют в широких пределах (Журавлев, Меженко и др., 1959).

Между накоплением хлорофилла и содержанием растворимых углеводов у клевера существует прямая связь, особенно в начальном периоде роста и развития растений. Максимальное содержание моносахаров и сахарозы в листьях клевера раннеиюньского и июльского посевов соответствует максимальному количеству в них хлорофилла (фаза стеблевания). У растений позднего июльского посева наблюдается обратная картина: минимальное количество сахаров соответствует минимальному содержанию хлорофилла (Корякина, 1959). На прямую связь между максимальным накоплением хлорофилла и содержанием растворимых углеводов в клевере указывают и другие исследователи (Климовицкая, 1952; Умаров, 1962; Дараган-Суцова, Сметанникова, 1963).

Установлено, что между содержанием белка и хлорофилла в листьях люцерны имеется прямая связь (Сметанникова, 1965, 1967, и др.). Существует прямая связь между накоплением хлорофилла и интенсивностью дыхания (Умаров, 1962) (см. табл. 123).

Содержание хлорофилла в растениях изменяется под влиянием агротехнических приемов. Так, у люцерны хлорофилла содержится больше в покровных посевах (371,6—436,3), чем в беспокровных (347,8 мг% на 1 кг сухого вещества). При этом играет роль густота стояния покровного растения: при высеве последнего из расчета 1,4 ц/га в люцерне было обнаружено 371,6 мг% хлорофилла, а при высеве 2,1 ц/га — 436,3 мг%. Следовательно, при более загущенном посеве содержание хлорофилла в люцерне увеличивалось. В листьях клевера пониженное освещение под загущенным покровом озимой ржи вызывало частичную депрессию фотосинтетического процесса и уменьшение содержания хлорофилла (Прокотов, 1955).

Степень освещенности растений в чистых посевах и травосмесях также играет роль в синтезе хлорофилла. По данным Х. У. Умарова (1962), в растениях клевера красного хлорофилла содержится больше в двойной травосмеси с тимофеевкой луговой (по 50% каждого компонента), чем в чистом посеве, так как притенение бобового растения злаком слабее, чем в чистом посеве взаимное притенение растений клевера друг другом. В. Ф. Корякина (1964) наблюдала несколько пониженное содержание хлорофилла в листьях клевера в травостое с ежой сборной по сравнению с клевером из чистого посева. При затенении растений клевера одним слоем марли и при разной площади питания содержание хлорофилла было ниже, чем в условиях естественного освещения (табл. 117). Однако не следует забывать при этом, что на содержание хлорофилла в сочетании с освещенностью травостоя большое влияние оказывает и обводненность листьев (Сметанникова, 1967).

В накоплении хлорофилла большую роль играет степень мощности корневой системы (Савельев, 1960). У пересаженных растений люцерны содержание хлорофилла выше (на 37%), чем у растений, выращенных из семян, что положительно сказывается на ее физиологической активности (возрастание интенсивности фотосинтеза и других процессов).

Влияние покровного растения, площади питания, соотношения компонентов в травостое, сроков посева и другие вопросы агротехники в связи с синтезом хлорофилла требуют дальнейшего изучения.

Таблица 117

Содержание хлорофилла в листьях клевера красного в фазе цветения в различных условиях освещения, Карельский перешеек (по Корякиной, 1964)

Варианты опыта	Ширина междурядий, см	Освещенность, лк	Содержание хлорофилла, мг на 10 см ² площади листа
Контроль (естественный день) . . .	20	37 800	0,51
Затенение (1 слой марли)	20	13 860	0,44
Контроль	40	45 000	0,59
Затенение	40	31 500	0,55
Контроль	80	52 380	0,74

Влияние удобрений на содержание витамина С и пигментов у клевера и люцерны. Известно, что для образования растительных пигментов необходимо определенное соотношение в содержании калия, магния и кальция. Недостаток этих элементов в почве снижает синтез каротиноидов. Особенно важно содержание в почве азота. Однако избыток перечисленных элементов оказывает отрицательное воздействие на содержание каротина (Радзевенчук, 1958).

О влиянии удобрений на накопление хлорофилла и каротина в растении литературных данных очень мало, а имеющиеся часто противоречивы (Миرونенко, 1949). Е. М. Журавлев (1955) подчеркивает, что количество каротина в кормовых травах зависит от плодородия почвы и вида минеральных удобрений. Влияние внесения удобрения на содержание пигментов лучше изучено у клевера; люцерна в этом отношении исследована слабо.

На различных фонах минерального питания количество каротина в красном клевере изменяется незначительно, в то же время в люцерне оно колеблется в широких пределах. Заметно повышают содержание каротина в люцерне фосфорно-калийные удобрения (Миرونенко, 1949; Журавлев, Мартин-

сон, 1950; Журавлев, Меженко и др., 1959). Определенно и резко выявилось положительное действие азота на содержание каротина в свежей траве люцерны: на неудобренном фоне каротина было 4,36, а на удобренном — 8,10 мг% (Журавлев, Голубенцева, Мартинсон, 1939). Содержание каротина в бобовых травах при внесении азота повышается, если в почве отсутствуют клубеньковые бактерии, свойственные данному виду растения (Журавлев, 1955).

Благоприятное влияние на повышение содержания каротина оказывают борные удобрения, особенно бор-магнийсulfат. Внесение последнего из расчета 3 кг на 1 га дало повышение в содержании каротина по сравнению с контролем в первый год на 29% (с 290 до 374 мг на 1 кг сухих листьев), во второй — на 32% (с 430 до 566 мг) (Миرونенко, 1949).

Данных по влиянию бора на физиологические и биохимические процессы у люцерны очень мало. А. И. Шеина (1958а, 1958б) изучала влияние бора на Северную гибридную люцерну при намачивании семян в растворе борной кислоты, при внекорневой подкормке и при внесении бора в почву. Все приемы дали положительный эффект. Лучшие результаты получены при обработке борной кислотой (0,005%-ный раствор) семян и при внекорневой подкормке ею (0,01%). В листьях подопытных растений в фазе бутонизации содержалось 29,9, в фазе цветения — 23,8 мг% каротина на сырое вещество, в контроле (опрыскивание чистой водой, посев сухими семенами) было соответственно 18,53 и 17,49 мг%; при обработке борной кислотой (0,005%) и внесении бора в почву из расчета 0,5 мг на 1 м² содержание его в листьях повышалось еще больше: до 30,37 мг% в фазе бутонизации и до 24,94 мг% в фазе цветения.

Внесение бора сказывалось положительно на содержании каротина в люцерне и на следующий год. В год применения борных удобрений содержание витамина С в люцерне повысилось в фазе бутонизации с 205,2 (контроль) до 248,3—284,6 мг% на сырое вещество, а в фазе цветения соответственно со 133,8 до 164,7—199,8 мг%. На следующий год содержание витамина С по сравнению с первым годом в фазе бутонизации возросло, при этом повышение было сильнее у опытных растений.

Подкормка микроэлементами (бором, цинком, молибденом) даже в период цветения оказывает стабилизирующее действие на содержание витаминов в более поздние фазы вегетации (Шеина, 1958б; Пленник, 1963). В фазе цветения у растений, получивших молибден, было (округленно) 522 мг% витамина С, у получивших цинк — 538 мг%, в контроле же было 502 мг%; в фазе зеленых плодов максимальную прибавку дала подкормка цинком — 469 мг% (вместо 312 мг% в контроле).

Влияние различных систем удобрения на содержание хлорофилла и урожай сена изучалось на Украине, под Москвой и в Пензенской области. Максимум хлорофилла в листьях клевера и люцерны наблюдается на фоне органических удобрений или в сочетании их с минеральными (Власюк и Климовицкая, 1951а, 1952; Климовицкая, 1952; Колесникова, 1962, 1963). Обнаружена прямая связь между содержанием хлорофилла и величиной урожая сена. Без удобрения урожай сена люцерны составлял 56,4 ц/га, по минеральному удобрению (по 50 кг азота и фосфора и 60 кг калия) — 75,6 ц/га, по органическому удобрению (внесение навоза) — 98,7 ц/га, при полной норме минеральных удобрений — 116,9 ц/га. Хлорофилла в листьях соответственно было: 2,25; 2,90, 3,28 и 3,35 мг% на сырое вещество.

В целом влияние минеральных удобрений на содержание хлорофилла слабее, чем на содержание каротина (Журавлев, 1955; Журавлев и др., 1959).

ФОТОСИНТЕЗ

Интенсивность фотосинтеза у клевера и люцерны изучена далеко недостаточно. Имеются немногочисленные исследования по интенсивности и продуктивности фотосинтеза у отдельных сортов и видов клевера и люцерны, единичные опыты в

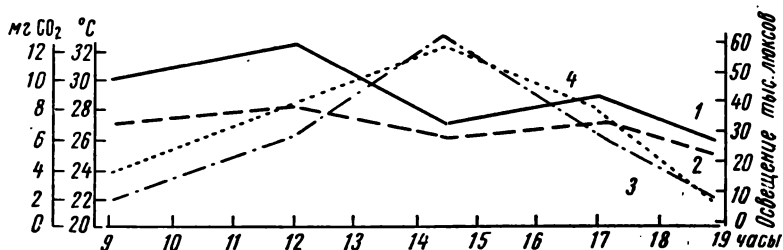


Рис. 12. Дневной ход интенсивности фотосинтеза у люцерны в чистом и смешанном посевах (в мг CO₂ на 1 дм² листьев на 1 час), Ленинградская область (по Алексеенко, 1960):

1 — чистый посев; 2 — травосмесь; 3 — температура воздуха; 4 — освещенность в тыс. люксов

чистых посевах и травосмесьях, а также по влиянию степени освещенности и засоления на фотосинтез; изучалось изменение хода фотосинтеза при интродукции люцерны (Сметанникова, 1950а, 1951а, 1951б, 1953; Корякина, 1951, 1959; Сикстель, 1955; Шаин и Мельникова, 1958; Алексеенко, 1958б, 1960; Савельев, 1960; Душечкин, 1962; Умаров, 1962, 1964; Азизбекова, 1964, и др.).

Кривая интенсивности фотосинтеза у клевера и люцерны в течение дня, как правило, имеет две вершины с понижением

(депрессией) в полуденные или послеполуденные часы (рис. 12). Снижение интенсивности фотосинтеза в полуденные часы в условиях Ленинградской области слабее у люцерны, чем у красного клевера (Алексеевко, 1960). Видимо, это связано с ее большей засухоустойчивостью (Жемчужников и Сказкин, 1928; Жемчужников и Сикстель, 1935). Повышение температуры воздуха и увеличение освещенности до известных пределов усиливают ассимиляцию углекислоты, но при сильной освещенности и высокой температуре воздуха устьица частично закрываются, что снижает поглощение CO_2 и продуктивность фотосинтеза (Алексеевко, 1967). Снижение фотосинтеза в дневные часы объясняется также падением содержания углекислоты в воздухе внутри травостоя из-за усиленного поглощения ее растениями. Кроме того, при интенсивном фотосинтезе происходит замедление оттока ассимилятов из листьев, что также снижает интенсивность фотосинтеза (Курсанов, 1933; Тошевинова, 1936; Максимов, 1948). После полудня при снижении освещенности устьица вновь широко раскрываются, отток веществ из листьев усиливается и интенсивность фотосинтеза возрастает. К вечеру интенсивность его опять понижается.

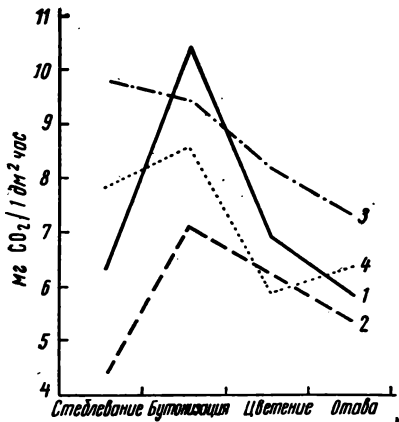


Рис. 13. Сезонный ход интенсивности фотосинтеза у клевера и люцерны в чистых посевах и травосмесях (в мг CO_2 на 1 дм² листьев за 1 час). Ленинградская область (по Алексеевко, 1960): 1 — клевер в чистом посеве; 2 — клевер в травосмеси; 3 — люцерна в чистом посеве; 4 — люцерна в травосмеси

Изучение сезонного хода фотосинтеза у клевера и люцерны показало, что этот процесс закономерно изменяется в связи с развитием и ростом растений (рис. 13). Интенсивность его выше в начале вегетации растений и достигает максимума у клевера в фазе стеблевания, а у люцерны в фазе бутонизации (до начала цветения), т. е. в период активного роста растений, а затем снижается (Сметанинова, 1951а, 1951б; Алексеевко, 1958б, 1960; Умаров, 1962, 1964; Азизбекова, 1964). Такой ход фотосинтеза у люцерны наблюдается в течение вегетационного периода и на севере, и на юге страны.

Подъем фотосинтетической активности в фазе бутонизации может быть объяснен увеличенным потреблением пластических веществ при формировании бутонов и вследствие этого быстрой разгрузкой листьев от ассимилятов (отток).

Фотосинтез у каждого вида растения проходит при определенной напряженности освещения. Снижение освещенности до 10 тыс. лк вызывает значительное ослабление и даже полное прекращение ассимиляции углекислоты красным клевером (Фаттахова, 1955). В зависимости от метеорологических условий (засуха) некоторое притенение злаковым компонентом положительно сказывается на интенсивности фотосинтеза клевера (Умаров, 1962). Притенение до определенной степени влияет на открытость устьиц и в связи с этим положительно действует на фотосинтез (Алексеенко, 1960; Умаров, 1962, 1964).

В благоприятные по метеорологическим условиям годы притенение снижает потенциальный фотосинтез у клевера; в сухую и жаркую погоду лимитирующим фактором оказывается низкая обводненность листьев: чем выше обводненность, тем выше интенсивность фотосинтеза (Фаттахова, 1955). А. М. Алексеев (1954) считает, что интенсивности фотосинтеза благоприятствует несколько повышенная активность воды, находящейся в ассимилирующих клетках.

Реакция на значительное снижение освещения у клевера красного и люцерны очень сильная (табл. 118). Привес абсолютно сухого вещества на 1 дм² площади листьев по сравнению с начальным весом у обоих видов при притенении (3 слоя марли) в 2 раза ниже, чем при естественном освещении. Интенсивность ассимиляции у люцерны выше, чем у клевера красного, в 2,5 раза на естественном освещении и в 3,3 раза — при притенении марлей (Сметанникова, 19516).

В полевых условиях при различной освещенности, создаваемой естественным притенением растений друг другом, интенсивность фотосинтеза меняется по-разному, в зависимости от площади питания растений и разного процентного участия злака в травосмеси (Сметанникова, 19516). У люцерны в травосмеси, где она составляла 10% (90% — овсяница луговая), но занимала верхний ярус и поэтому была хорошо освещена, привес абсолютно сухого вещества единицы площади листочков был выше (33,3% в травосмеси против 14,1% в контроле), чем в контроле (100% люцерны), где растения образовывали сомкнутый травостой, сильнее притенялись, и энергия ассимиляции у них была в 2 с лишним раза ниже, чем в травосмеси (содержание воды в листьях люцерны в обоих вариантах опыта было одинаковым). Ассимиляция хорошо освещенных растений люцерны составляла по отношению к затененным 265% в сосудах и 202% в полевых условиях.

Отрицательное влияние притенения сильнее сказывается на корневой системе, чем на надземной массе растений (Новицкий, 1949; Сметанникова, 19516; Girst, Mott, 1957, и др.). Снижение интенсивности освещения замедляет отток пластических веществ из надземных частей в корневую систему,

Ассимиляция у клевера и люцерны первого года жизни при разной напряженности света, Карельский перешеек, 1947 г.
(по Сметанниковой, 1951б)

Освещение	Вес абсолютного сухого вещества 1 дм ² листьев, мг			Прибыль в весе за 8 час, мг	Убыль в весе за 8 час (от- ток и ды- хание), мг	Общий при- вес сухого вещества за 8 час, мг	Ассимиляция (привес абсолютно сухого ве- щества за 1 час на 1 дм ² листьев) мг	Привес сухого ве- щества, % к перво- начальному весу 1 дм ² листьев	Содержание воды в листьях, % на абсо- лютно сухое вещест- во
	на свету		в темноте						
	7 час 30 мин	15 час 30 мин	15 час 30 мин						
Клевер красный Боровичский									
Естественное	447,0	469,4	413,9	22,4	33,1	55,5	6,94	12,4	358
Слабое (3 слоя марли)	191,0	201,0	188,8	10,0	2,2	12,2	1,52	6,4	644
Люцерна сорт Гримм-Омский									
Естественное	378,0	503,3	469,0	125,3	40,0	125,3	15,7	33,1	286
Слабое (3 слоя марли)	232,1	243,0	205,0	10,9	27,0	38,0	4,75	16,4	272
Естественное в травосмеси (10 % люцерны)	342,0	431,0	317,0	89,0	25,0	114,0	13,0	33,3	277
Чистый посев	305,0	348,0	327,0	43,0	0	43,0	5,4	14,1	261

большая их доля перехватывается надземными органами, поэтому корневая система у более затененных растений слабее, чем у растений при хорошей освещенности (Сметанникова, 1951б, 1967; Новиков и Шустова, 1952, и др.). В. И. Душекин (1962) считает, что различия в интенсивности фотосинтеза между сортами клевера красного возникают иногда вследствие различной быстроты роста корней и различной глубины их проникновения в почву. Растения с менее глубокой корневой системой больше страдают от засухи и сильнее снижают фотосинтез.

У притененных растений клевера и люцерны, особенно у последней (Новицкий, 1949; Сметанникова, 1950а, 1951а, 1951б), задерживается цветение и плодоношение, снижается число соцветий и цветков в них, замедляется рост, повышается содержание воды в листьях, снижаются водоудерживающая способность и накопление углеводов, в результате уменьшается продуктивность надземной массы и семян (Сметанникова, 1951б). Аналогичные данные по влиянию притенения на клевер красный приводятся в табл. 119.

Таблица 119

Число соцветий клевера красного (на одно растение) в зависимости от степени притенения
(по Корякиной, 1964)

Способ посева	Ширина междурядий, см	Затененность, ак	Число соцветий
Чистый посев, контроль . . .	20	37 800	20
Притенение марлей в 1 слой	20	13 860	11
Контроль	40	45 000	40
Притенение марлей в 1 слой	40	31 500	34
Смешанный посев — клевер + овсяница луговая	20	48 600	53

Причины изменения интенсивности фотосинтеза у растений при неблагоприятных условиях освещения пока не ясны. Высказывается мнение (Чесноков, Рахимов, 1964), что при затенении ослабляется формирование ферментных систем, связанных с фиксацией углекислоты, может изменяться толщина пластинки листа, в результате чего на единицу поверхности будет приходиться меньшее количество пигментов и ферментативных систем; может нарушаться нормальное формирование структуры хлоропластов и нормальное соотношение пигментов в хлоропласте или ослабляться их связь с белками и липопротеидами.

Продолжительность дневного освещения, при котором растение произрастает, влияет на общую ассимиляционную площадь листьев и у клевера, и люцерны. У клевера красного на

Карельском перешейке она составляла в среднем на одно растение: на естественной длине дня — 600 $см^2$, при 16-часовом дне — 691 $см^2$ и соответственно при 15 — 680, при 14 — 538, при 13 — 360, при 12 — 303 и при 10-часовом дне — только 148 $см^2$ (Жорякина, 1964). Аналогичные данные имеются по люцерне (Сметанникова, 19516).

Виды разного географического происхождения при выращивании в одинаковых условиях характеризуются разной интенсивностью фотосинтеза. При перенесении люцерны из одних эколого-географических условий в другие происходят изменения в активности этого процесса (табл. 120).

Таблица 120

Интенсивность фотосинтеза у люцерны тьяншаньской при интродукции (привес абсолютно сухого вещества за 1 час в мг на 1 $дм^2$ площади листьев), Карельский перешеек, 1959 г. (по Сметанниковой, 1965, 1967)

Фаза развития	Исходная форма (дикарь)		Московская репродукция *			Состояние погоды	
	год жизни						
	1-й	2-й	6-й	1-й	2-й		6-й
Полное цветение, 15/VII	41,3	22,7	25,5	36,4	40,5	37,0	ясно, 14,6 — 21,0°C ясно, переменн, 9 — 12 час, 16,4 — 17,6°C
Полное цветение и отцветание, 21/VII	17,6	8,1	25,9	20,9	21,4	35,2	
Зеленые плоды и цветение, 31/VII	29,8	11,4	8,9	21,0	16,3	12,8	ясно, 11,9 — 18,0°C

Растения люцерны при приспособлении к новым условиям отличаются более высокой интенсивностью и особой дневной и сезонной ритмикой фотосинтеза. Интенсивность фотосинтеза у люцерны тьяншаньской в первый год жизни на Карельском перешейке почти всегда выше (в ясные дни) у исходной формы (дикарь), во второй год и старше — у растений московской репродукции. Отток и потеря на дыхание у приспособившейся московской формы активнее по сравнению с исходной (Сметанникова, 1965, 1967). Изменения интенсивности фотосинтеза при пересевах в более влажных условиях (Карельский перешеек, Латвийская ССР) и с годами жизни показывают высокую пластичность люцерны: люцерна тьяншаньская представляет собой ксеромезофит (Кульгасов, 1963, 1967).

Фотосинтетическая деятельность растений в посевах наиболее активно изучается в последние годы (Ничипорович, 1954а, 1954б, 1955, 1956, 1959; Ничипорович с сотр., 1961, и др.), но многолетним бобовым кормовым травам в этом отношении уделяется недостаточное внимание.

Все исследователи отмечают снижение интенсивности фотосинтеза под пологом покровных растений и при загущении покровного посева (Забелло, 1951а, 1951б; Ювенская, 1951; Фаттахова, 1955; Алексеев, Васильева и Старцева, 1960). Т. П. Белова (1956а, 1956б) установила, что в широкорядных посевах клевера, где растения лучше освещены, ассимиляция увеличивается на 15—30%, в итоге повышается урожай надземной массы. То же показано для люцерны (Сметанникова, 1953).

Под действием фосфорно-калийной подкормки происходит повышение интенсивности фотосинтеза у клевера красного (Сулейманов, 1964). По наблюдениям З. С. Азизбековой (1964), процесс фотосинтеза у люцерны весьма чувствителен к предпосевной обработке семян микроудобрениями. Применение комбинированного микроудобрения (МУ) существенно повышает интенсивность фотосинтеза на разнокачественном почвенном засолении: у неудобранных растений (контроль) фотосинтез к концу дня обычно резко снижается, что не наблюдается при обработке микроудобрениями. В таком же направлении действует предпосевная обработка НРВ (нефтяное ростовое вещество).

В литературе указывается, что интенсивность фотосинтеза выше в чистых посевах и ниже в травосмесях (Алексеев, 1960, и др.) (см. рис. 13). Однако это не всегда так (Сметанникова, 1951а, 1951б, 1953; Корякина, 1953; Сикстель, 1955; Умаров, 1962, 1964).

Исследования на Карельском перешейке (табл. 121) веса 1 см^2 листочка¹ у обоих видов бобовых в чистых посевах и травосмесях показали, что нельзя говорить о влиянии условий травосмеси на физиологические процессы компонентов вообще без учета густоты стояния растений, процентного соотношения видов в травостое и т. д. (Сметанникова, 1951а). В случае отрицательного влияния условий травосмеси на тот или иной компонент у него снижаются и показатели фотосинтеза, при положительном влиянии травосмеси интенсивность фотосинтеза у компонентов также повышается (Сметанникова, 1951а; Умаров, 1962, 1964). Продуктивность 1 см^2 пластинки листочков (в мг) люцерны первого, второго и третьего годов жизни в общем выше, чем у клевера красного (за 2 года наблюдений). Эти различия особенно заметны в начале вегетации и в первую очередь в чистых посевах (сплошной рядовой). На третий год жизни разница между люцерной и клевером красным в этом отношении сглаживается, особенно в фазе бутонизации (Сметанникова, 1953).

¹ Вес 1 см^2 листовой пластинки до известной степени может служить показателем продуктивности ассимиляции или фотосинтеза (Сметанникова, 1951а).

Важное значение для интенсивности и продуктивности фотосинтеза имеет структура травостоя (Ларин и Годлевская, 1949; Белякова, 1953; Алексеенко, 1958, 1960, 1967, и др.).

В опытах Л. Н. Алексеенко (1960) интенсивность фотосинтеза у растений клевера и люцерны из травосмесей была ниже (у люцерны на 11,5%), чем в чистых посевах, но площадь листьев в среднем за вегетационный период была боль-

Таблица 121

Вес 1 см² площади листочка бобовых растений при разных способах посева в первый год жизни (1949 г.), период цветения, Карельский перешеек (по Сметаниковой, 1953)

Способ посева	Площадь 1 листочка, см ²	Абсолютно сухой вес 1 см ² листочка, мг
Люцерна		
Сплошной рядовой	2,70	3,1
Широкорядный ленточный	3,26	3,5
Через рядок с овсяницей	3,97	3,3
Гнездовой на фоне сплошного (рядового) посева овсяницы	4,82	4,1
Клевер		
Сплошной рядовой	16,75	2,6
Через ряд с тимофеевкой	17,44	2,8
20% клевера на фоне рядового посева тимофеевки	19,27	2,8

ше (на 55%), что и определило более высокую продуктивность фотосинтеза в травосмесях. В нормально развитых чистых травостоях клевера красного и люцерны большая часть листьев расположена на высоте 50—80 см от поверхности почвы, в травосмесях люцерны или клевера с тимофеевкой 60—65% всех листьев располагается на той же высоте, в травосмесях бобовых с ежой сборной или овсяницей луговой листья равномерно располагаются по всему профилю травостоя. В условиях Ленинградской области интенсивность освещения на высоте 20 см над поверхностью почвы в травостое клевера составляет 1,1%, люцерны — 3,6 и тимофеевки — 9,1% от открытой поверхности. В травосмесях интенсивность освещения за счет более обильной вегетативной массы ниже, чем в чистых посевах, на 15—20%, что вызывает задержку оттока пластических веществ из листьев в корни. Разница в температуре внутри травостоев чистых и смешанных посевов, иногда в несколько градусов, также играет значительную

роль в жизненных процессах растений (Пискунова, 1941; Анакиев, 1946, и др.).

Судя по урожайности (Алексеенко, 1960), наиболее благоприятные условия для роста клевера красного складываются в травосмесях с овсяницей (12,82 кг/м² зеленой массы за 3 года), менее благоприятные — с ежой (11,55 кг/м²), у люцерны более благоприятные условия при произрастании с ежой сборной (12,95 кг/м²) и овсяницей луговой (12,24 кг/м²), менее благоприятные — с тимopheевкой (11,83 кг/м²).

Таблица 122

Площадь и сухой вес листьев клевера красного во 2-й год жизни в зависимости от сроков посева (по Корякиной, 1959)

Площадь и сухой вес листьев	Сроки посева					
	7/V	22/V	7/VI	22/VI	7/VII	22/VII
Площадь 1 листа, см ²	36,6	40,0	36,4	30,8	22,0	16,0
Сухой вес 1 см ² листа, мг	7,50	7,56	9,91	8,31	8,44	8,44
Сухой вес листьев с 1 растения, г	3,71	5,90	5,24	3,20	1,28	0,41

Влияние площади питания и процентного участия в травостое смесей злакового компонента на величину пластинки листочков у клевера красного и люцерны, а также на другие элементы структуры травостоя исследовалось В. Ф. Корякиной (1950) и А. И. Сметанниковой (1950б, 1951а). В первый год жизни люцерны площадь листочков у нее была больше в травосмесях, чем в чистом посеве, причем самая крупная — у растений из травосмесей с 10 и 20% люцерны. Во второй год жизни люцерны наиболее крупные листочки отмечены в травосмесях с преобладанием в них люцерны (80 и 90%), они мало отличались от люцерны чистого посева. У клевера красного в оба года жизни пластинки листочков были крупнее в травосмесях, чем в чистом посеве, причем самые крупные — в травосмесях с 20 и 50% клевера в них.

Размеры пластинки листочка у клевера красного и люцерны с увеличением площади питания растений увеличиваются, возрастает число листьев на побегах (Корякина, 1950; Сметанникова, 1950б, 1953).

Существует прямая связь между урожаем, площадью листьев и весом единицы площади листа у клевера красного при разных сроках посева (табл. 122).

Анализ взаимосвязей и взаимовлияния структуры травостоя, экологических условий и физиологических процессов у бобовых многолетних трав позволяет более обосновано

подходить к подбору компонентов травосмесей и их соотношениям в травостое.

Знакомство с литературными сведениями показывает, что клевер и люцерна в отношении интенсивности и продуктивности фотосинтеза исследованы недостаточно, изучение коснулось единичных видов и сортов этих видов. Можно сказать, что люцерна характеризуется высокой фотосинтетической активностью при интродукции ее в более северные районы. При пересевах в новых условиях интенсивность фотосинтеза у нее повышается и приближается к интенсивности у староместных сортов или более приспособленных к данным условиям. У некоторых видов и сортов люцерны в зоне клеверосеяния интенсивность фотосинтеза выше, чем у клевера красного.

ДЫХАНИЕ

В литературе мало данных по исследованию дыхания у многолетних бобовых трав. Установлено, что интенсивность его выше у бобовых, чем у злаков (Пахомова, 1959; Умаров, 1959). Видимо, это объясняется более высоким содержанием у первых белковых веществ (Джеймс, 1956).

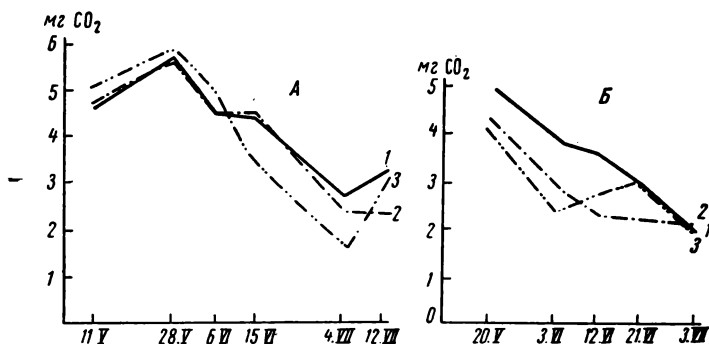


Рис. 14. Интенсивность дыхания клевера и люцерны (в мг CO₂ на 1 г сухого вещества за 1 час), Башкирская АССР (по Пахомовой, 1959):

А — третий год жизни, 1956 г.; Б — четвертый год жизни, 1957 г.
1 — клевер красный Башкирский; 2 — люцерна синегридная Чимшинская 130; 3 — люцерна желтая дикорастущая с поймы р. Белой

У клевера красного по сравнению с люцерной интенсивность дыхания в целом выше (рис. 14). В Башкирии это было заметно в третий год жизни во второй половине вегетации, а в четвертом году в течение всего вегетационного периода (Пахомова, 1959).

В литературе имеются единичные данные об изменении интенсивности дыхания у клевера и люцерны по годам жизни.

У люцерны более высокая его интенсивность отмечается в первый год жизни (рис. 15), в последующие годы она падает (Сметанникова, 1967).

Повышенная интенсивность дыхания у клевера красного и люцерны наблюдается в более молодом возрасте, в период энергичного роста растений — в фазе стеблевания—бутонизации, снижение же совпадает с фазой цветения (Пахомова, 1959; Умаров, 1960; Сметанникова, 1967). Дыхание в молодых

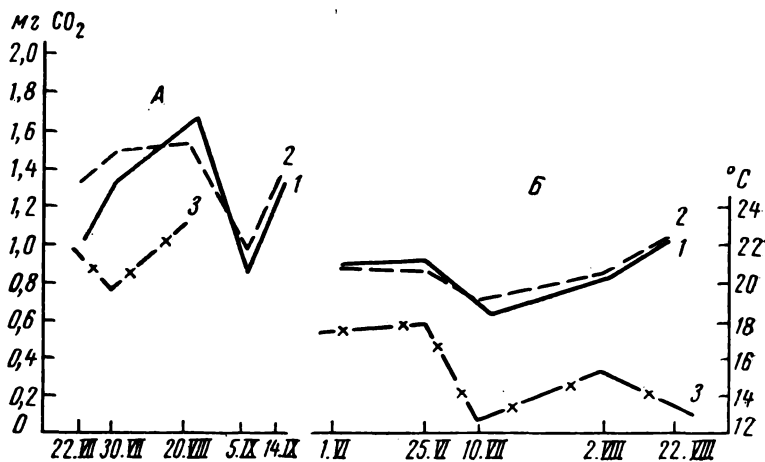


Рис. 15. Интенсивность дыхания люцерны в разные годы жизни (в мг CO₂ на 1 г сырого веса листьев за 1 час), Карельский перешеек, 1956 г. (по Сметанниковой, 1967а):

А — второй год жизни, 1955 г.; Б — третий год жизни, 1956 г.
1 — тяньшанская исходная (дикарь); 2 — московская репродукция этой люцерны; 3 — температура воздуха

листьях многолетних бобовых трав протекает энергичнее, чем во взрослых листьях (Журавлев, 1957; Журавлев с сотр., 1958).

Резкое падение интенсивности дыхания в фазе бутонизации — цветения, видимо, вызывается органообразовательными процессами (формирование бутонов) и синтетическими превращениями притекающих к генеративным органам питательных веществ; возможно, этими же обстоятельствами объясняется пониженная интенсивность дыхания и в фазе кущения (начало образования стеблей), особенно у клевера красного.

Несколько иной ход интенсивности дыхания у люцерны по фазам в условиях Азербайджана установила З. С. Азизбекова (1964). Она наблюдала максимальную интенсивность в фазе цветения, а минимальную — в фазе бутонизации (рис. 16). Видимо, это было связано с температурой воздуха и влажностью почвы, что отразилось на активности ферментов.

С повышением температуры воздуха энергия дыхания у клевера красного возрастает (Шатилов, 1954). Х. У. Умаров (1962) на Карельском перешейке наблюдал минимальную интенсивность дыхания у клевера красного при 17—18°, а максимальную при 22—24°. Однако в засушливый 1959 г. у клевера второго года жизни в фазе бутонизации вместо

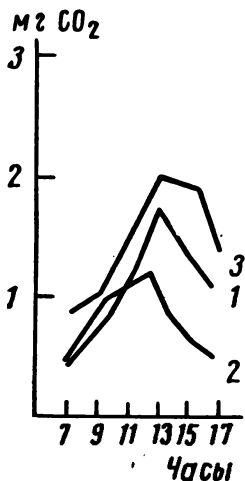


Рис. 16. Интенсивность дыхания люцерны в условиях Азербайджана (в мг CO₂ на 1 г абсолютно сухого вещества) (по Азизбековой, 1964):

1 — кущение; 2 — бутонизация; 3 — цветение

обычного снижения интенсивности дыхания повышалась. Это можно объяснить повышением температуры воздуха в период засухи (Умаров, 1962). Л. М. Пахомова (1959) в Башкирии наблюдала в 1956 г. отчетливое падение интенсивности дыхания у клевера красного и люцерны в начале вегетации и некоторое возрастание в фазе формирования семян в связи с повышением обводненности листьев (дожди). Однако и в 1957 г. во время цветения в период жары также отмечалось некоторое возрастание интенсивности дыхания (см. рис. 14). Видимо, имеет значение степень засухи (температура и влажность). Так, у клевера красного в начале засухи интенсивность дыхания повышается, затем при усилении засухи с повышением температуры она резко снижается (Умаров, 1962).

Интенсивность дыхания у обоих видов находится в прямой зависимости от содержания воды в листьях (Журавлев, 1957; Умаров, 1962). Она повышается при оптимальной влажности почвы и падает при затоплении корневой системы (Знаменский, 1948), а также в дождливые холодные годы (Шейна, 1958).

В благоприятные по увлажнению годы, когда, как правило, травы растут энергичнее, интенсивность дыхания у них значительно выше, чем в более засушливые годы (Пахомова, 1959; Умаров, 1962; Сметанникова, 1967).

Люцерна и клевер красный по-разному реагируют изменением интенсивности дыхания на повышение температурного режима и ухудшение режима влажности почвы. В 1957 г. в Башкирии (Пахомова, 1959) люцерна синегибридная и люцерна желтая сильно понизили интенсивность дыхания и незначительно — обводненность листьев. У клевера в то же время интенсивность дыхания понизилась в меньшей степени и была выше, чем у люцерны, но при этом у него наблюдалось обезвоживание тканей и резкое снижение водоудерживающей способности.

Большое влияние на уровень дыхания клевера красного оказывает интенсивность освещения. Притенение или ослабление освещения по сравнению с естественным снижают интенсивность дыхания у клевера (Умаров, 1962).

Имеются указания на прямую связь интенсивности дыхания у клевера со степенью открытия устьиц (Умаров, 1962, и др.).

Установлена связь интенсивности дыхания у клевера красного с содержанием аскорбиновой кислоты, глутатиона и иодвосстанавливающей способностью листьев в зависимости от года жизни (Умаров, 1959). В первый год между дыханием и этими показателями обнаруживается обратная зависимость (при повышении дыхания восстановительные процессы снижаются); у растений второго года жизни эта связь прямая, т. е. с повышением интенсивности дыхания возрастает содержание аскорбиновой кислоты и глутатиона в листьях и повышается иодвосстанавливающая активность их тканей.

Установлено, что основным источником для дыхания бобовых многолетних трав, как и для большинства растений, являются сахара (Авдонин и Лебедева, 1965), хотя могут использоваться и запасные вещества — крахмал и гемицеллюлоза.

Интенсивность дыхания клевера красного, по некоторым данным, находится в прямой зависимости от содержания хлорофилла (табл. 123).

По данным А. Ф. Маринчик и А. Т. Курбатовой (1960), сорта клевера красного различаются между собой по энергии дыхания: у южного двуукосного клевера дыхание более вы-

Таблица 123

Влияние содержания хлорофилла (в мг % на абсолютно сухое вещество) на интенсивность дыхания (в мг CO₂ за 1 час) листьев клевера красного разных лет жизни (по Умарову, 1962)

Варианты опыта	Фаза кущения		Фаза стеблевания	
	интенсивность дыхания	содержание хлорофилла	интенсивность дыхания	содержание хлорофилла

1958 г. (второй год жизни)

Чистый посев	101	367	82	382
В смеси с тимopheевкой (50%) . .	129	417	95	445

1959 г. (третий год жизни)

Чистый посев	94	390	125	460
В смеси с тимopheевкой (50%) . .	101	485	125	650

сокое по сравнению с позднеспелым, зимостойким Бийским. У люцерны интенсивность дыхания также меняется в зависимости от вида и сорта (Пахомова, 1959; Сметанникова, 1967).

Интенсивность дыхания клевера красного в чистом посеве и травосмеси по годам жизни меняется по-разному (Умаров, 1962). В первый год жизни и в первую половину вегетации второго года она выше у клевера из травосмеси (50% тимофеевки), во вторую же половину — выше у клевера из чистого посева. Эти изменения увязываются с активным ростом клевера, высоким содержанием сахарозы в листьях растений из чистого посева, а также с освещенностью растений. Однако полная зависимость энергии дыхания у клевера от содержания растворимых сахаров в исследованиях Х. У. Умарова не подтвердилась.

Интенсивность дыхания у обоих видов растений меняется под влиянием внесения удобрений. Фосфорные удобрения значительно повышают энергию дыхания клевера красного (Копержинский, 1939а, 1939б; Азизбекова, 1964). Соли алюминия угнетающе действуют на его дыхание (Тиунов и Метельский, 1953).

Имеются данные, указывающие, что некоторые микроэлементы повышают интенсивность дыхания у люцерны (первого и второго года жизни). При нейтральной реакции почвы наилучшие результаты дает применение кобальта, меди и молибдена; внесение же бора иногда даже снижает дыхание. На кислой почве наибольшее влияние на повышение энергии дыхания оказывают молибден, медь и цинк, несколько меньшее — бор и кобальт (Шейна, 1958).

Интенсивность дыхания у люцерны повышается при предпосевном солевом закаливании растений. Так, при предпосевной обработке семян люцерны нефтяным ростовым веществом (НРВ) и комплексным микроудобрением (МУ) интенсивность дыхания растений повышается во все фазы развития примерно в полтора раза (рис. 17).

Интенсивность дыхания корневой системы зависит от ее мощности и меняется по фазам вегетации растений (Савельев, 1960). У пересаженных растений люцерны (более мощные корни) энергия дыхания выше, чем у выращенных из семян (слабая корневая система). Так, в разные годы и в разные фазы вегетации интенсивность дыхания пересаженных растений на глубине пахотного слоя составляла 140—220% к дыханию контрольных растений (выращенные на постоянном месте из семян). По мере углубления корней дыхание у них снижается (в отдельные годы значительно), оно падает и с возрастом люцерны (больше во второй год и слабее — на третий).

Изучение влияния разных способов обработки междурядий на участках люцерны показало (Савельев, 1960), что

окучивание и особенно пропашка на глубину 16—18 см повышают интенсивность дыхания корней по сравнению с одним боронованием травостоя в 2 следа (контроль).

Поражение грибными болезнями (мучнистая роса у красного клевера) повышает дыхание растений и приводит к усиленному расходованию углеводов и белков (Умаров, 1962).

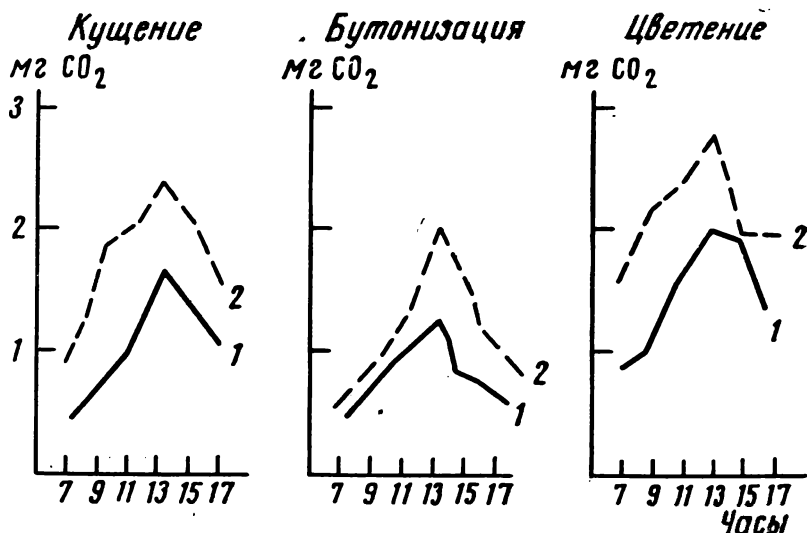


Рис. 17. Влияние солевого закаливания семян люцерны на интенсивность дыхания растений (по Азизбековой, 1964):

1 — контрольные растения; 2 — закаленные

Интенсивность дыхания у многолетних бобовых трав, определяемая разными методами (по Бойсен-Йенсену, в специальных стаканчиках или конических колбах, и методом Варбурга), принципиальных различий в полученных результатах не дает (Азизбекова, 1964).

В итоге можно сказать, что в изучении интенсивности дыхания у бобовых многолетних трав сделаны только первые шаги.

Ферменты дыхания. Исследований ферментов в клевере и люцерне проведено очень мало, и они носят отрывочный характер.

Активность ферментов зависит от природы вида и сорта растений. Так, содержание каталазы несколько выше у люцерны армянской, чем у триполитанской (Смирнова-Иконникова, 1960б). Различна окислительно-восстановительная способность и у экологических типов и у растений внутри одной популяции. Так, у растений с развалистым кустом каталазы (и витамина С) образуется меньше, чем у кустов более пря-

мостоячей формы, т. е. более «окультуренной» конституции (Смирнова-Иконникова, 1950б).

В ходе роста и развития этих растений наблюдается закономерная смена окислительно-восстановительных систем (Пахомова, 1959; Азизбекова, 1964, и др.). Так, активность каталазы и ее содержание находятся в прямой зависимости от роста растений. У люцерны снижение активности ростовых процессов приводит к падению активности каталазы и повышению активности дегидраз от более ранней фазы развития к фазе цветения и некоторому вторичному снижению в период плодоношения. Цифры активности аскорбиноксидазы ниже в фазах начала роста и цветения люцерны и близки между собой, максимум обнаружен в фазе бутонизации, когда интенсивность дыхания, наоборот, снижается. Закаливание семян люцерны против засоления повышает активность фермента по сравнению с контролем во все фазы вегетации растений и особенно сильно (почти в два раза) в молодом возрасте. Закаливание к засухе увеличивает интенсивность окислительных ферментов (Азизбекова, 1964).

Прямой связи между активностью дыхания и активностью пероксидазы и полифенолоксидазы у обоих видов не наблюдалось (Пахомова, 1959). У клевера красного в условиях Башкирии активность пероксидазы выше, а полифенолоксидазы — несколько ниже (до образования семян) по сравнению с люцерной синегибридной (табл. 124). В условиях Украины, наоборот, люцерна отличалась слабой активностью полифенолоксидазы по сравнению с клевером (Климовицкая, 1952). Активность обоих ферментов у клевера и люцерны повышается к периоду цветения и созревания семян, когда интенсивность дыхания снижается. Самая низкая активность ферментов была в фазе бутонизации, максимальная — в фазе формирования семян.

Таблица 124

Активность окислительных ферментов бобовых трав в 1957 г. в Башкирии
(в *мл* 0,01 н. мода на 1 г сырого вещества)
(по Пахомовой, 1959)

Фаза развития	Дата определения	Люцерна синегибридная		Клевер красный	
		пероксидаза	полифенолоксидаза	пероксидаза	полифенолоксидаза
Бутонизация	6/VI	11,0	4,5	21,2	0,5
Цветение	14/VI	23,5	11,0	23,5	8,0
Начало формирования семян	26/VI	24,5	12,5	38,5	16,5

З. С. Азизбекова (1964) в условиях Азербайджана подтвердила данные Л. М. Пахомовой (1959) по изменению активности этих ферментов в ходе вегетации люцерны.

Отмечается повышение активности пероксидазы при неблагоприятных условиях среды (Туркова, 1953). Так, люцерная тьяншаньская снижает активность пероксидазы по мере поднятия в горы (Вобликова, 1949).

Каталазе и пероксидазе придается важная роль в перезимовке растений, хотя литературные сведения по этому вопросу противоречивы (Оглезнева, 1963а, 1963б). Пероксидаза очень активна в зимний период, с наступлением положительных температур содержание ее в корнях снижается почти вдвое, а в период цветения — более чем в 3 раза. С. А. Каспарова (1948) показала, что с понижением активности пероксидазы падает зимостойкость клевера красного (Кольский полуостров). Активность каталазы, наоборот, в корнях клевера в течение февраля и марта снижается, а в апреле с повышением температуры резко возрастает, в период же цветения вновь падает (Маринчик и Курбатова, 1960).

Сорта клевера красного различаются по активности ферментов в зимний период (Маринчик и Курбатова, 1960). Наиболее активна полифенолоксидаза (в зимний период) у Бийского позднеспелого клевера, являющегося более зимостойким, и ниже — у двуукосного южного клевера.

Наибольшая активность пероксидазы у клевера и люцерны отмечается в корнях, минимальная — в стеблях; в листьях она занимает промежуточное положение¹. Активность каталазы, наоборот, выше в листьях и стеблях и ниже в корнях (Оглезнева, 1963а, 1963б; Авдониин и Лебедева, 1965).

Улучшение корневого питания оказывает стимулирующее действие на некоторые ферментативные процессы растений (Савельев, 1960). Активность окислительно-восстановительных процессов у пересаженной люцерны выше, чем у растений, выращенных из семян. Повышенной активностью ферментов (каталазы и пероксидазы) характеризуются также растения люцерны при глубокой весенней обработке почвы в междурядьях.

Большое влияние на активность каталазы и пероксидазы оказывают почвенные условия и удобрения (Щербаков, 1949; Климовицкая, 1952; Оглезнева, 1963; Авдониин и Лебедева, 1965). На слабокультуренных почвах в растениях усиливаются окислительные процессы и ослабляются восстановительные. Известкование и окультуривание почв, наоборот, и в летний и осенне-зимний периоды усиливают в корнях люцерны восстановительные процессы (понижается активность перо-

¹ Смирновым с сотр. (1962) специально исследовались пероксидаза и полифенолоксидаза в изолированных корнях люцерны.

ксидазы) и ослабляют окислительные (повышается активность каталазы), увеличивая тем самым энергетический уровень тканей растений (Оглезнева, 1963).

По данным Н. С. Авдонина и Л. А. Лебедевой (1965), активность каталазы в растениях клевера красного на известкованной и окультуренной почве значительно выше, чем на кислой. Гибель растений на кислой почве зависит от слабой активности каталазы, которая не обеспечивает устранения перекиси водорода, накапливающейся в растении и вызывающей их отравление и гибель. Наивысшая активность каталазы у клевера красного наблюдается в сентябре, с наступлением холодов она резко снижается.

Активность пероксидазы у клевера после перезимовки повышается при применении органической и органо-минеральной систем удобрений (Климовицкая, 1952).

Какой-либо определенной зависимости между активностью полифенолоксидазы и системой питания травосмесей не установлено (Власюк и Климовицкая, 1951б; Климовицкая, 1952). З. М. Климовицкая (1952) в условиях Украинской ССР отмечает слабую активность полифенолоксидазы у люцерны в травосмесях с овсяницей луговой и, наоборот, высокую — у клевера красного.

Микроэлементы оказывают положительное влияние на активность окислительно-восстановительных ферментов — полифенолоксидазы, пероксидазы и каталазы независимо от способа их использования (при обработке растворами семян, опрыскивании растений или при внесении в почву). Активность полифенолоксидазы особенно повышается при внесении меди и молибдена, бор не оказывает положительного воздействия на нее. Активность пероксидазы повышается под влиянием кобальта, молибдена и меди на почве с нейтральной реакцией и цинка и молибдена — на кислой почве. На активность каталазы (люцерна) особенно благоприятное воздействие оказывают кобальт и бор на нейтральной почве и бор и молибден — на кислой (Шейна, 1958б).

З. С. Азизбекова (1964) показала повышение аскорбинооксидазы, каталазы и дегидраз в листьях люцерны на почвах с сульфатно-хлоридным засолением при выращивании ее из семян, обработанных нефтяным ростовым веществом (НРВ) и комплексным микроудобрением (МУ).

В заключение можно указать на перспективность исследования активности ферментов у многолетних бобовых трав.

ВОДНЫЙ ОБМЕН

Изучение водного обмена клевера и люцерны представляет интерес не только в зонах с засушливым, но и в районах с влажным климатом, где в отдельные годы в разные периоды

вегетации может наблюдаться довольно продолжительная засуха. Исключительно большое значение водный режим имеет на поливных землях, где он связан со сроками и нормами полива.

Особенности водного режима в условиях СССР изучались у клевера преимущественно в связи с его зимостойкостью, у люцерны — в связи с засухоустойчивостью, поливом, отчасти с солеустойчивостью и др. (Жолкевич, 1913, 1957; Кокина, 1929; Иоффе, 1930; Сметанникова, 1946, 1950а; Ипекджиян, 1951; Корякина, 1956; Пахомова, 1959; Гринева, 1960; Колесникова, 1961, и др.). Имеются исследования водного обмена клевера красного и люцерны при возделывании их в чистых посевах и травосмесях, в связи со степенью освещенности растений (Корякина, 1951б, 1956, 1964; Сметанникова, 1951а, 1951б, 1953; Колесникова, 1955, 1961; Алексеенко, 1958б, 1958, 1960; Умаров, 1962, и др.). Изучение водного режима люцерны разного географического происхождения и в связи с приспособлением растений к новым условиям жизни выполнялись на Северном Кавказе и в Ленинградской области (Сметанникова, 1950, 1951а, 1951б, 1953, 1967), в Подмосковье (Дмитриева, 1958, 1960, 1962а), в Латвийской (Кристкалне, 1960, 1963, 1964) и в Белорусской ССР (Ходасевич, 1961б), в Западной Сибири (Савельев, 1960; Пленник, 1963).

Клевер и люцерна для нормального роста и развития требуют большого количества влаги. Обладая огромной листовой площадью (Федоров, 1915; Ларин и Годлевская, 1949; Сметанникова, 1953; Шаин и Мельникова, 1958; Корякина, 1959; Алексеенко, 1960; Савельев, 1960, и др.), они испаряют очень много воды. Клевер красный требует не менее 450 мм годовых осадков. Оптимальной влажностью почвы для него считаются 70—80% от полной влагоемкости, для люцерны — 60%. На образование единицы сухого вещества клевер использует 310—900 единиц воды, люцерна — 700—800 и больше. Транспирационный коэффициент значительно колеблется у видов и сортов, а также по укосам (Тарковский и др., 1964).

Культурные виды и сорта люцерны в условиях нечерноземной зоны значительно превосходят по засухоустойчивости культурный клевер красный (Bindefors, 1955; Сметанникова, 1967, и др.). Последний отличается большей чувствительностью к сухости почвы и подвижностью водного обмена в связи с изменением факторов внешней среды (Ипекджиян, 1951; Пахомова, 1959). Люцерна сочетает высокую засухоустойчивость с исключительной отзывчивостью на увлажнение, поэтому она дает лучшие урожаи надземной массы на хорошо обеспеченных водой пойменных землях и при орошении (Тарковский и др., 1964). Требовательность к влаге меняется в зависимости от почвенного плодородия и удобрений (Колесникова, 1961; Оглезнева, 1963а, 1963б). Оба вида

склонны к вымоканию, не переносят близкого стояния грунтовых вод (ближе 1,5 м), избыточного увлажнения и застоя воды, особенно в весеннее время (Кальянов, 1939; Тарковский, 1959, и др.). Однако люцерна характеризуется более повышенной устойчивостью к вымоканию. Так, Северная гибридная 69 переносит без особого вреда временное затопление в течение 7—10 дней, клевер же в таких условиях погибает. Пензенской опытной станцией выведен сорт люцерны, способный переносить затопление талыми водами до 15—20 дней; желтые и желтогибридные сорта более стойки к временному затоплению снеговыми и талыми водами, чем синегибридные формы и сорта.

Исследования коллекции люцерны Всесоюзного института растениеводства (Сметанникова, 1950а; 1950б; Культурная флора СССР, 1950) на Северном Кавказе в 1937—1939 гг. показали, что по типу водного обмена, по реакции на засуху и по степени засухоустойчивости у люцерны можно выделить 3 группы видов. Первую группу составляют растения, сильно транспирирующие, отдающие воду быстро и в большом количестве (как при почвенной, так и при воздушной засухе), быстро теряющие тургор, но относительно медленно обезвоживающиеся, хотя и повышающие транспирацию в начале засухи. Растения этой группы имеют хорошо развитую, сильно разветвленную корневую систему с обилием мелких корней. К этой группе можно отнести армянские синие люцерны и кубанскую желтую. Вторую группу представляют растения с менее интенсивной транспирацией, медленно отдающие воду и сильно снижающие испарение при почвенной засухе; листья долго сохраняют тургор. Корневая система у них развита слабее, чем у растений первой группы. Сюда относятся триполитанская, малоазиатская, кашгарская, кандагаро-кабульская люцерны, обычно возделываемые на поливе. Третья группа — растения со слабо развитой корневой системой, быстро и в большом количестве отдающие воду, хорошо переносящие воздушную засуху и кратковременную почвенную. Сюда относятся люцерны йеменская, месопотамская. Стойкость растений этого типа к высокой температуре определяется в значительной мере физико-химическими свойствами протоплазмы. Специфика природы той или иной люцерны яснее проявляется при исследовании физиологических процессов в суточной и сезонной динамике (Сметанникова, 1950а). Таким образом, разные виды люцерны могут различаться по отношению к почвенной и воздушной засухе.

Растения люцерны перечисленных выше групп значительно различаются между собой и комплексом анатомических особенностей (Сметанникова, 1950а, 1950б). Так, армянские синие и желтые предгорные сорта характеризуются большим количеством более мелких устьиц, большей длиной жилок на

1 см² листовой пластинки и т. п.; триполитанская люцерна, наоборот, имеет небольшое число более крупных устьиц и меньшую длину жилок на 1 см² листа и т. д. Подробно биологоанатомические особенности люцерны посевной рассматриваются в работах Е. А. Мокеевой (1940, 1957).

В качестве показателей водного обмена у обоих видов изучаются общее содержание воды в листьях и побегах, формы состояния воды в листьях, интенсивность транспирации, водоудерживающая способность листьев или побегов, концентрация клеточного сока, водный дефицит в листьях, сосущая сила и некоторые другие.

Выяснено, что водный обмен у клевера и люцерны очень подвижен и меняется в ходе роста и развития растений, по годам жизни, в зависимости от состояния растений, погодных условий, освещенности, агротехники и т. п., причем у разных видов по-разному. Тем не менее ход изменений в водном режиме в зависимости от условий специфичен для растений каждого вида, связан с географическим происхождением последнего и имеет существенное значение при физиологической характеристике не только видов, но и сортов (Сметанникова, 1950а, 1951б, 1953, 1967; Корякина, 1951, 1955).

Некоторые перечисленные выше показатели водного режима растений (водоудерживающая способность, интенсивность транспирации, содержание воды) отдельными исследователями считаются неудачными (Колесникова, 1961). Однако проделанная большая методическая работа по водному обмену многих видов люцерны разного географического происхождения (Сметанникова, 1950а) опровергает это утверждение. Колебания в содержании воды в листьях в течение дня, вегетационного периода и по годам наблюдений с различными метеорологическими условиями и даже сами различия в содержании воды в листьях по ярусам (верхние, нижние) характеризуют специфику разных видов растений. Мы не останавливаемся на аналогичных работах других исследователей, подтверждающих значение подвижных элементов водного обмена растений для сравнительной эколого-физиологической их характеристики при выращивании в одинаковых условиях (Дмитриева, 1958, 1960, 1962а; Пахомова, 1959; и др.). Что касается точности применяемых сравнительных методов, то последняя определяется числом повторностей и их совпадением.

Проверка метода изучения интенсивности транспирации на побегах показала, что этот метод может служить для сравнительной характеристики надземных частей растений, а также для выявления различий в природе видов в отношении водного обмена. Кроме того, исследования интенсивности транспирации по методу Б. А. Келлера (на побегах с доступом воды и без него), а также в вегетационных сосудах (ра-

стения с корневой системой) показали значение степени мощности корневой системы для водного обмена растений (подробно см. работу Сметанниковой, 1950а). Отдельно взятый показатель не дает возможности характеризовать водный обмен целого растения. Это можно сделать по комплексу показателей, т. е. по содержанию воды, ее распределению по органам и состоянию в клетках, интенсивности транспирации надземных частей и всего растения, водоудерживающей способности, морфологическим и анатомическим особенностям, архитектонике особи. Кроме того, необходимо учитывать и историю происхождения вида.

Различия в содержании форм воды в органах обоих бобовых характеризуют водный обмен в связи с условиями их произрастания. Состояние воды в листьях этих растений значительно меняется в зависимости от водоснабжения.

Ухудшение водоснабжения клевера красного (50% влажности почвы от полной влагоемкости) приводит к уменьшению содержания в листьях общей и свободной воды, к повышению количества коллоидно и осмотически связанной воды и к возрастанию величины осмотического давления клеточного сока (Шишкина, 1956). Обезвоживание листьев клевера повышает вязкость и осмотическое давление, а также резко увеличивает проницаемость протоплазмы (Зейлигер, 1956).

В листьях клевера, находящегося в угнетенном состоянии (под покровом), уменьшается содержание связанной воды, количество же свободной воды становится выше по сравнению с листьями клевера беспокровного посева (Фаттахова, 1955; Шишкина, 1956).

Содержание связанной воды в почках клевера красного во время зимнего покоя выше, чем в листьях в период активного роста растений (Сулейманов, 1964).

Общее содержание воды в листьях клевера красного в течение вегетации уменьшается вследствие снижения фракции связанной воды. Содержание всей связанной воды в листьях клевера второго года жизни за период от стеблевания до побурения венчиков уменьшается в 2 раза, а количество коллоидно связанной воды — в 4 раза. Последнее вызвано не столько уменьшением количества коллоидов, сколько связано со снижением степени их гидратации (Алексеев, Васильева и Старцева, 1959). Кроме того, Х. У. Умаров (1962) показал, что фракции воды в течение вегетации клевера красного меняются в зависимости от года жизни, способов посева, по фазам развития и т. п.

У люцерны количество свободной воды меньше в начале вегетации, затем к фазе бутонизации ее содержание возрастает и является самым высоким за весь вегетационный период; к фазе цветения оно значительно уменьшается (иногда в 2 раза). В это время в листьях почти у всех видов и репро-

дукций отмечается минимум свободной воды. Минимум связанной воды наступает в фазе бутонизации, максимум — в фазе начала стеблевания или в фазе цветения в зависимости от года жизни растений (Сметанникова, 1965, 1967). З. С. Азизбекова (1964) в Азербайджане наблюдала несколько иную картину: максимум связанной воды отмечен ею у люцерны в фазе стеблевания (как и на Карельском перешейке), а затем к фазе цветения содержание воды снижается, к фазе же плодоношения вновь повышается. Видимо, в отношении разных форм воды в листьях люцерны играют роль почвенные и метеорологические условия (в Азербайджане — высокая температура).

Содержание связанной воды в листьях люцерны с годами снижается, ее меньше в растениях третьего года жизни, по сравнению с одно- и двулетними (Бригинец и Трегубенко, 1939). Авторы объясняют это явление старением биокolloидов протоплазмы.

Изменения в содержании разных форм воды в листьях люцерны значительнее в зависимости от фаз развития, чем от возраста растений. Различия в содержании свободной и связанной воды в листьях разных видов и форм люцерны заметнее до фазы цветения, затем они сглаживаются. Содержание связанной формы воды в листьях люцерны хорошо увязывается с содержанием в них белков: больше белков — выше процент связанной воды и наоборот (Сметанникова, 1967).

Дневной ход транспирации у клевера и люцерны тесно связан с изменениями метеорологических условий (Алексеевко, 1958б, 1960, и др.). С утра интенсивность ее ниже, чем в более поздние часы, по мере усиления солнечной радиации и повышения температуры воздуха она возрастает, достигая максимума в полуденные и послеполуденные часы в момент

Таблица 125

Дневной ход интенсивности транспирации листьев клевера Красного (потеря воды в г за 1 час на 1 г сырого веса) (по Алексеевко, 1958б, 1960)

Время наблюдения	Температура воздуха, °С	Интенсивность освещения, лк	Интенсивность транспирации клевера	
			чистый посев	травосмесь
8 час 30 мин	10,0	23 600	0,156	0,103
10 час 30 мин	13,5	33 820	0,250	0,142
12 час 30 мин	21,0	38 350	0,263	0,200
14 час 00 мин	19,5	27 200	0,180	0,173
16 час 00 мин	17,0	18 300	0,141	0,170
17 час 00 мин	16,3	8 250	0,098	0,055

наибольшего напряжения метеорологических факторов, затем снижается (табл. 125).

Следует отметить, что у люцерны и в условиях юга (Азербайджан) наблюдается аналогичная картина дневного хода транспирации (Азизбекова, 1964) (рис. 18). Однако на севере (Карельский перешеек) осенью ход ее не совпадает с ходом температуры воздуха, максимум в этот период наблюдается в утренние часы (Сметанникова, 1950а; Умаров, 1962).

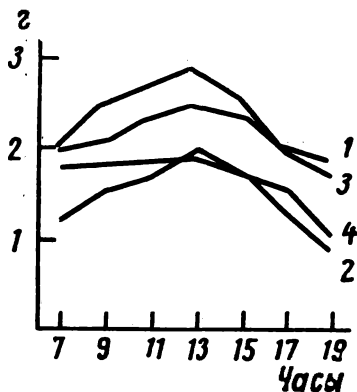


Рис. 18. Интенсивность транспирации люцерны по фазам вегетации и в течение дня (в потере воды в г на 1 г сырого веса за 1 час), 1958 г., Азербайджан (по Азизбековой, 1964 г.):

1 — кушение; 2 — бутонизация; 3 — цветение; 4 — плодоношение

В сезонной динамике транспирации у клевера красного и люцерны в условиях Ленинградской области, а у люцерны также в Латвийской ССР и Московской области, максимум интенсивности транспирации отмечается в начале вегетации (фаза стеблевания и бутонизации), затем она сильно снижается, и минимум совпадает с фазой плодообразования (табл. 126). На Карельском перешейке (Умаров, 1962) у клевера красного максимальная интенсивность транспирации отмечена в самом молодом возрасте растений — в фазе 3—4 листьев, в фазе кушения она снижалась, в фазе бутонизации вновь повышалась, в фазе бутонизации происходило вторичное снижение. Видимо, наибольшей интен-

сивности транспирация достигает в самом молодом возрасте растений при энергичном их росте (Алексеевко, 1960; Кристкалне, 1960, 1964, и др.). Календарно почти во все годы наблюдений максимум транспирации у обоих видов приходился на май—июнь, в июле она снижалась (Сметанникова, 1950а; Алексеевко, 1960; Дмитриева, 1960; Кристкалне, 1960).

Интенсивность транспирации у бобовых растений тесно связана со степенью открытости устьиц (Умаров, 1962, и др.). Клевер и люцерна по динамике движения устьиц в течение суток относятся (Loftfield, 1921, и др.) к группе растений, у которых устьица при благоприятных условиях открыты днем и закрыты только ночью. Открывание устьиц начинается после восхода солнца, достигает максимума через 2—3 час, а после полудня они опять медленно закрываются. При неблагоприятных условиях (сухая и жаркая погода) устьица частично или полностью закрываются; продолжительность закрывания зависит от степени напряженности метеорологических факторов.

При очень сухой и жаркой погоде у обоих бобовых устьица закрыты весь день и открываются только ночью. Поэтому при физиологических исследованиях этих растений важно вести параллельные наблюдения за состоянием устьиц у них и за метеорологическими условиями (температура и влажность воздуха и почвы и т. п.).

Таблица 126

Интенсивность транспирации люцерны в ходе вегетации в чистом и смешанном посевах (в г на 1 г сырого веса листьев за 1 час)
(по Алексеенко, 1960)

Фаза развития	Чистый посев	Травосмесь
Стебление	0,247	0,161
Цветение	0,133	0,127
Плодообразование	0,105	0,095
Отава после 1-го укоса	0,154	0,144

Водный обмен многолетних бобовых трав обнаруживает значительную чувствительность к площади питания растений (табл. 127) и к процентному участию злакового компонента в травостое (табл. 128) при постоянной площади питания растений (Корякина, 1951б; Сметанникова, 1951а; 1953; Алексеенко, 1960). У обоих видов интенсивность транспирации выше в чистых посевах, чем в двойной травосмеси с равным процентным участием видов, или она почти одинакова. По мере же повышения процентного участия клевера в травостое смеси интенсивность транспирации остается почти такой же, как и у растений чистого посева. При уменьшении участия клевера красного в смеси до 10% (табл. 128) интенсивность транспирации становится ниже (0,62 г за 1 час на 1 г сухого вещества), чем в чистом посеве (1,04 г). Однако максимальной она была в травостое с 20% клевера — в 2 раза выше (1,66 г), чем в чистом посеве (0,80 г), видимо, эти условия благоприятствуют его росту. По мере загущения травостоя транспирация клевера повышается (табл. 128).

У люцерны повышение или понижение интенсивности транспирации в чистом посеве по сравнению с травосмесью происходит в зависимости от площади питания и вида злакового компонента (табл. 128). При различном процентном участии люцерны в травостое со злаком интенсивность транспирации у нее ниже, чем в чистом посеве, за исключением травосмеси, где она занимает 10% травостоя. При 10%-ном участии люцерны хорошо растет, занимает первый ярус и наилучше освещена.

Интенсивность транспирации (потеря воды в мг на 1 г сухого вещества листьев за 3 мин) клевера красного и люцерны посевной в зависимости от площади питания в чистом посеве и в травосмесях, фаза цветения, Карельский перешеек, 1948 г.
(по Корякиной, 1951)

Варианты опыта	Площадь питания, см ²	Транспирация	Примечания
Клевер			
Чистый посев	5×5	102,4	Температура воздуха — 13,4°, относительная влажность его 58%. Ясно, ветер. Устьица хорошо пропускают бензол
То же	10×10	88,0	
» »	20×20	65,6	
Травосмесь с тимopheевкой	5×5	57,1	
То же	10×10	43,9	
» »	20×20	37,3	
Люцерна			
Травосмесь с овсяницей луговой	10×10	15,9	Температура воздуха — 19,8°, относительная влажность его 47%. В травосмеси листья люцерны более светло окрашены, чем в чистом посеве. Бензол проходит слабо
Чистый посев	10×10	33,1	
Травосмесь с овсяницей луговой	20×20	37,3	
Чистый посев	20×20	23,3	
Травосмесь с костром безостым	20×20	13,4	
Чистый посев	20×20	38,8	

Площадь питания и разное процентное участие компонентов в травосмеси оказывают большое влияние на степень освещенности растений. С улучшением освещения в травостое повышается интенсивность транспирации клевера и люцерны. Однако интенсивность транспирации может быть слабее у хорошо освещенных растений в том случае, если листья их обводнены хуже, чем листья растений при пониженном освещении (Сметанникова, 1951б).

На водный обмен растений клевера и люцерны в травосмесях оказывает влияние вид злакового компонента. Люцерна в смеси с костром безостым (по 50% каждого вида) транспирировала слабее (почти в 2,5 раза) по сравнению с чистым посевом, а в травосмеси с овсяницей луговой энергия транспирации у нее была выше контроля. Это можно объяснить, по-видимому, более сильным влиянием ковра на бобовый компонент. Однако при значительном угнетении злаком бобового у последнего интенсивность транспирации, наоборот, повышается.

Разные сорта люцерны по-разному реагируют на одни и те же условия в травостое (Сметанникова, 1953). Так, на

Интенсивность транспирации у клевера красного и люцерны посевной второго года жизни при разном соотношении компонентов в травосмеси (в г за 1 час на 1 г сухого веса). Карельский перешеек, 1948 г. (по Сметанниковой, 1951а)

Время наблюдения	Участие бобового в травосмеси, %	Интенсивность транспирации			Травосмеси
		опыт	контроль (чистый посев)	% к конт-ролю	
Клевер					
10 час 56 мин	10	0,62	1,04	60	клевер и тимофеевка луговая
11 час 12 мин	20	1,66	0,80	208	
11 час 27 мин	50	0,78	0,74	105	
11 час 41 мин	80	0,70	0,68	103	
11 час 55 мин	90	0,44	0,48	94	
Люцерна					
15 час 47 мин	10	1,54	1,16	133	люцерна и овсяница луговая
16 час 02 мин	20	—	—	—	
16 час 17 мин	50	0,96	1,30	74	
16 час 33 мин	80	0,98	1,40	70	
16 час 45 мин	90	1,62	2,06	80	

Карельском перешейке сорт Чимкентская в гнездовом посеве сильнее повышал интенсивность транспирации (на 80%), чем Северная гибридная 69 (на 58% по сравнению с растениями из сплошного рядового посева).

Способность удерживать воду у клевера красного ниже, чем у люцерны (Симонова, 1954, и др.) и в чистых посевах и травосмесях (Корякина, 1951; Сметанникова, 1951а). Наибольшая водоудерживающая способность отмечается у него в фазе кущения, затем она снижается (Умаров, 1962). В условиях Башкирии водоудерживающая способность клевера, наоборот, ниже в период интенсивного роста (фаза стеблевания — бутонизация) и выше — в период цветения (Пахомова, 1959).

У люцерны водоудерживающая способность снижается по мере прохождения фаз (ниже всего она в фазе отцветания). Однако у обоих представителей бобовых она значительно меняется по фазам развития в связи с метеорологическими условиями года (засуха, избыток осадков и т. п.).

Сведений по изменению водоудерживающей способности у многолетних бобовых по годам жизни мало, и они носят отрывочный характер. У люцерны с годами жизни водоудер-

живающая способность повышается (рис. 19). То же наблюдается и у репродукций других видов, но в разной степени.

На водоудерживающую способность клевера и люцерны большое влияние оказывают густота стояния, способы посева и процентное участие их в травостое. При одной и той же густоте стояния бобовых в травостое (табл. 129) водоудерживающая способность у клевера красного намного ниже,

Таблица 129

Потеря воды листьями бобовых растений при различной площади питания за шестичасовой период завядания (в % к первоначальному содержанию воды)
(по Корякиной, 1951)

Площадь питания, см ²	Фаза развития	
	бутонизация и цветение	отцветание

Клевер красный

5×5	50,9	42,2
10×10	52,4	41,9
20×20	52,2	48,9

Люцерна

5×5	22,1	27,3
10×10	23,3	26,7
20×20	26,8	28,8

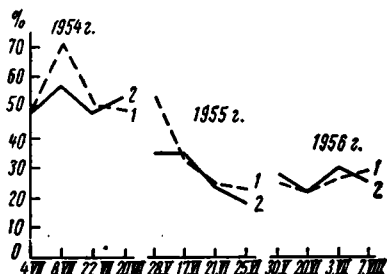


Рис. 19. Водоудерживающая способность листьев люцерны (потеря воды в % к первоначальному ее содержанию) по годам жизни, Карельский перешеек (по Сметанниковой, 1967а):

1 — тьяншанская исходная (дикарь);
2 — московская репродукция той же люцерны;
1954 г. — первый год жизни; 1955 г. — второй; 1956 г. — третий год жизни

чем у люцерны. У обоих бобовых потеря воды выше при более редком стоянии растений (20×20 см) (Корякина, 1951). Водоудерживающая способность у клевера почти всегда выше в чистом посеве по сравнению со смесями, где каждый вид участвует в одинаковом соотношении (по 50% травостоя). В травосмесях с преобладанием клевера в травостое водоудерживающая способность у него является максимальной или равной с растениями из чистого посева, в травосмесях же с малым содержанием клевера (10%) она ниже контроля. У люцерны, как правило, в травосмесях водоудерживающая способность выше, чем в чистом травостое (за исключением 10% комбинаций), при этом она меняется по укосам (Сметанникова, 1951а).

Потеря воды травосмеси при завядании бобовых в большой степени зависит от вида злакового компонента. Так, люцерна в смеси с костром безостым или тимофеевкой характеризуется более низкой водоудерживающей способностью, чем в смеси с овсяницей луговой. В целом водоудерживающая способность у люцерны в зависимости от процентного ее уча-

ствия в смеси меняется слабее, чем у клевера (Сметанникова, 1951а).

Изменения водоудерживающей способности надземных частей (листья, побеги, части побегов), несмотря на их большую зависимость от многих факторов внешней среды и состояния растения, характеризуют водный обмен не только родов, но и видов растений. Необходимо подчеркнуть, что показатели водного обмена растений (как и большинство других физиологических процессов) следует изучать в динамике роста и развития растений.

Водоудерживающая способность и интенсивность транспирации у многолетних бобовых хорошо увязывается со степенью освещенности растений в травостое. У клевера красного в смешанных посевах более низкую водоудерживающую способность листьев можно объяснить пониженной освещенностью растений вследствие затенения его злаком (Корякина, 1951; Умаров, 1962). Слабая водоудерживающая способность у клевера наблюдается в наиболее загущенном посеве, затем — у сильно затененного ежой сборной, наименьшая потеря воды — у клевера из смеси с овсяницей луговой. Люцерна при лучшем освещении в травосмесях с малым ее участием имеет более низкую водоудерживающую способность. При положительном влиянии компонентов друг на друга у люцерны водоудерживающая способность в чистых и смешанных посевах почти не отличается (Сметанникова, 1951б). Влияние условий, создающихся в травосмесях, по-разному сказывается на водоудерживающей способности разных сортов люцерны (Сметанникова, 1951а, 1953).

В результате изучения водного обмена клевера и люцерны в травосмесях и чистых посевах выявилось, что говорить в общем о положительном или отрицательном влиянии травосмесей на бобовый компонент нельзя без учета процентного участия компонентов в травостое, густоты стояния растений и других приемов агротехники, мощности растений, структуры надземной массы, корневой системы и т. д.

При интродукции в новые районы (особенно при осевении) интенсивность водного обмена люцерны в процессе приспособления в ряде поколений приближается к водному обмену люцерны местных форм и видов, более приспособленных к данным условиям.

Изучение интенсивности транспирации и водоудерживающей способности у дикорастущей люцерны тьяньшаньской показало, что при переносе этого ксероморфного вида с гор Каратау в более влажный климат Подмосковья, а затем в приморский климат Латвии и Ленинградской области в первый год жизни на новом месте исходная форма (дикарь) сохраняет повышенную транспирацию и более слабую водоудерживающую способность. При пересевах у нее усилива-

ются признаки мезофита: интенсивность транспирации снижается, а способность удерживать воду повышается (Дмитриева, 1959, 1960, 1962а, 1962б; Кристалке, 1960; Сметанникова, 1951, 1964а, 1964б, 1967). Резкие различия между исходной формой и ее репродукциями в Подмоскowie отмечены уже в третьем поколении, в четвертом же интенсивность транспирации была ниже, чем в первом и втором (иногда в три раза — 588 мг испарившейся воды за 1 час вместо 1644 мг); начиная с четвертого поколения и в последующих она держится примерно на одном уровне. Аналогичная картина в изменении водного обмена у люцерны наблюдается также с возрастом растений при ежегодном возобновлении побегов, но эти изменения идут медленнее, чем у растений, репродуцируемых в ряде поколений семенами.

Условия года репродукции семян также сказываются на водном обмене выращенных из них растений (Сметанникова, 1965, 1967), однако различия эти менее заметны и быстрее сглаживаются (к концу вегетации первого года жизни люцерны или на второй год). Закономерное повышение вододерживающей способности листьев люцерны в культуре в ряде поколений проявляется во все фазы развития растений, за исключением фазы массового цветения, когда они сглаживаются (Дмитриева, 1958, 1962б и др.; Кристалке, 1964б).

Люцерна в условиях среднеазиатских республик и Закавказья возделывается на больших площадях с применением полива. Величина и качество урожая в условиях орошаемого земледелия зависят от поливного режима растений. Лучшие результаты получаются при использовании оптимального режима в отношении сроков, количества и норм поливов. Даже небольшое запаздывание с подачей воды заметно снижает урожай надземной массы люцерны. Несвоевременные поливы вызывают у нее опадение бутонов и нижних листьев, избыточное увлажнение приводит к «израстанию», полеганию и снижению урожая семян. Поэтому особенно большие трудности встречаются при выращивании на орошаемых землях семенной люцерны. В опытах Н. С. Петинова и В. С. Шайдурова (1963) при поливе в нормальные сроки (установленные по физиологическим показателям) урожай семян ее достигали 650 кг на гектар, а при запаздывании снижались до 250 кг/га.

Краткий литературный обзор по поливному режиму люцерны, в том числе способов определения сроков полива по физиологическим показателям, дается П. Д. Колесниковой (1955, 1961). Физиологические методы контроля за состоянием растений и диагностика поливов основаны на определении величины концентрации клеточного сока или осмотического давления и сосущей силы листьев (Жемчужников и Сикстель, 1935; Колесникова, 1955, 1961).

Сосущая сила листьев является показателем, наиболее верно отражающим потребности растений в воде (Алексеев, 1948; Шардаков, 1938, 1940, 1948, 1953; Шайдуров, 1953, и др.). Определение предельной величины сосущей силы листьев, при которой необходимо проводить полив, для фуражной люцерны произведены П. Д. Колесниковой (1955), для семенной люцерны — Н. С. Петинным и В. С. Шайдуровым (1963).

Исследования в Узбекистане (Колесникова, 1955) показали, что поливы чистых посевов люцерны и травосмесей с нею на первом году жизни целесообразно производить при сосущей силе в 9—10 атм, а на втором — при 10—11 атм, не допуская больших отклонений от этих величин.

Новый метод контроля над влагообеспеченностью посевов семенной люцерны предложили Петин и Шайдуров (1963). Он основан на связи физиологических показателей с влажностью почвы. Концентрация клеточного сока и сосущая сила листьев находятся в обратно пропорциональной зависимости от влажности почвы (Лысогоров, 1959). Установлено, что еще задолго до наступления устойчивого завядания постепенно возрастают затруднения снабжения растений водой, вследствие чего повышаются такие физиологические показатели, как сосущая сила и концентрация клеточного сока. Эта зависимость дает возможность заблаговременно определить сроки полива люцерны, не дожидаясь и не допуская появления внешних признаков ее завядания (табл. 130).

С возрастом у люцерны устойчивость к засухе повышается, что выражается в возрастании физиологических показателей (по Петинному и Шайдурову, 1963):

Таблица 130

Зависимость физиологических показателей листьев люцерны от влажности почвы
(по Петинному и Шайдурову, 1963)

Влажность почвы, % от предельной полевой влагоемкости	Концентрация клеточного сока, % (отсчеты по рефрактометру)	Сосущая сила, атм
80—75	9—11	7—9
75—70	11—14	9—12
70—60	14—17	12—16
60—50	17—20	16—19
50—40	20—26	19—27
40—30	26—31	27—37

	Концентрация клеточного сока, %	Сосущая сила, атм
Всходы и отрастание (до образования 5-го листа)	2,8—6,2	2,6—5,2
Бутонизация (4—8-й лист)	9,4—14,6	8,1—11,1
Цветение	16,0—19,0	14,3—17,8
Созревание	22,0—24,8	21,5—25,5

Для всходов люцерны даже небольшое подвядание и повышение концентрации клеточного сока до 10—12% являются

губительными, а взрослые растения переносят повышение концентрации клеточного сока до 35%. В период цветения неорошаемой люцерны сосущая сила листьев может достигать 35—40 и даже 45 *атм*, однако урожая семян в таких случаях не получается. Н. С. Петин и В. С. Шайдунов рекомендуют поливы молодых всходов и отрастающей люцерны при сосущей силе 8 *атм* и концентрации клеточного сока в 6%, поливы посевов в фазу бутонизации соответственно следует проводить при 13—14 *атм* и 14%, в фазу цветения — при 17—18 *атм* и 18—19%.

Метод установления сроков полива по определению сосущей силы получил широкое применение при орошении хлопчатника, пшеницы и овощных растений.

Обзор исследований по водному обмену многолетних кормовых бобовых трав показывает, что состояние знаний этого раздела физиологии клевера и люцерны может служить и отчасти служит теоретическим обоснованием ряда агротехнических приемов, а также при интродукции растений.

МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ¹

Особенности корневых систем. Клевер красный имеет главный стержневой корень, форма его конусовидная, диаметр под розеткой достигает 1 *см* и больше. От стержневого корня отходят многочисленные ответвления 1—3-го порядков, они сосредоточены в верхнем слое пашни и гуще пронизывают его, чем корни люцерны (Станков, 1964, и др.). Корневая система достигает полного развития при посеве без покрова через 3—4 месяца, при посеве под покровное растение — только на второй год жизни; ко времени цветения корни достигают 100—125 *см* в глубину и 40—50 *см* в ширину, после чего они прекращают рост. В зависимости от типа почвы и условий произрастания корень клевера в первый год может уходить вглубь до 2 *м*, а в последующие годы больше (до 3 *м*).

Более мощную корневую систему, которая широко распространяется в стороны, имеют позднеспелые сорта; мелкие корни у них сохраняют жизнеспособность до самых заморозков. Раннеспелые сорта имеют менее мощную корневую систему, она проникает глубже в почву и меньше распространяется в стороны, мелкие же корешки отмирают уже в сентябре (Терехова, 1953; Петербургский, 1964; и др.).

У люцерны корень утолщенный, мощный, чаще стержневой (центральный), достигает 5 *см* и более, с сильно развитыми боковыми корнями и множеством тонких. У отдельных растений и форм растений встречается и иной тип корневой

¹ В этом разделе широко используются работы Всесоюзного института кормов им. В. Р. Вильямса (ВИК), а также данные К. П. Магницкого (1957, 1960).

системы — мочковидный (Лубенец, 1953; Сметанникова, 1967а, и др.). У некоторых видов желтой люцерны, гибридных форм и особенно среди дикорастущих многолетних встречаются корнеотпрысковые формы. Люцерна желтая имеет хорошие энергично ветвящиеся корневища (Снаговская, 1964). У тьян-шаньской синецветной люцерны на Карельском перешейке наблюдались отпрысковые формы (Сметанникова, 1967а).

Люцерна развивает мощную корневую систему уже в первый год жизни. Без покровного посева ее корни достигает 100—150 см, а на более легких почвах — 200—250 см и больше. Корни старовозрастных растений проникают на 7—10 и даже до 16 м, а нередко и глубже (Попов и Тарковский, 1939, цит. по Станкову, 1964). По весу корневая система люцерны значительно превышает корневую систему клевера красного даже на тяжелых суглинках подзолистой зоны (Станков, 1964). На дерново-подзолистой почве в пахотном слое вес воздушно-сухой корневой массы люцерны достигает более 73 ц/га, клевера — лишь около 36 ц/га; в подпахотном слое корней у люцерны накапливается до 10 ц/га, у клевера — почти в 3,5 раза меньше (2,5 ц/га); в материнской породе у первой обнаруживается до 11 ц/га, у второго — несколько выше 1,5 ц/га. Общий вес корней у люцерны составляет около 94 ц/га, у клевера красного — около 40 ц/га (Качинский, 1925).

Корневая система люцерны характеризуется зимостойкостью и засухоустойчивостью, долговечна, быстро и хорошо отрастает, вынослива к пастьбе.

У обоих бобовых нижняя часть стебля, непосредственно прилегающая к корню, широко разрастается, ее называют коронкой, корневой шейкой, корневой головкой, каудексом. В коронке закладываются почки, из которых образуются стебли. Она не отмирает при окончании вегетации и с возрастом втягивается в почву, иногда до 7—10 см (и даже глубже). Такое приспособление позволяет бобовым переносить низкую температуру зимой и высокую — на юге в летний период.

Рост корневой системы бобовых в чистых посевах и травосмесях изучается во Всесоюзном институте кормов (Шаин, 1940, и др.), в Казахстане и других районах СССР.

Роль обеспеченности минеральными веществами. Потребность растений в химических элементах выражается у различных видов бобовых в разной степени и находится в зависимости от условий реакции среды (рН), температуры воздуха и почвы, напряженности освещения, обеспеченности растений водой и т. д.

Общеизвестно значение для растений главнейших элементов минерального питания, таких, как азот, фосфор, калий, кальций, магний, сера и др. В табл. 94 и 100 приводятся дан-

ные по содержанию минеральных веществ в клевере и люцерне. Наряду с этим для них выявлена необходимость ничтожных количеств других элементов: бора, марганца, молибдена, меди, цинка, кобальта и др. При полном исключении из питательной среды или избытке одного из перечисленных элементов растения обнаруживают специфические признаки заболевания. Нормальное снабжение растений этими элементами заметно улучшает их рост, развитие и повышает устойчивость к неблагоприятным условиям среды.

Установлено, что при урожае 50—60 ц/га сена клевер выносит из почвы (в кг): фосфора — 30—40, калия — 60—90, азота — 130—160 и кальция — 102—141; люцерна на такой же урожай: фосфора — 36, калия — 110, азота — 120, кальция — 145 (Копержинский, 1951; Тарковский и др., 1964). По этим цифрам можно судить, что клевер красный и люцерна весьма отзывчивы на внесение удобрений в почву.

Бактериальные удобрения¹. Для хорошего развития клубеньковых бактерий на корнях люцерны и клевера необходимо заражать семена или корни растений с помощью соответствующего данному виду нитрагина. Это особенно важно, когда бобовое высевается на участке впервые. В опытах Ф. К. Залялова (1957) без внесения нитрагина клубеньки были обнаружены у 10—15% растений люцерны, при использовании же нитрагина — у 40—100% растений. Применение нитрагина увеличивает урожай растений в несколько раз и повышает содержание протеина в них (Чернавина, 1952; Федорова, 1956; Оглезнева, 1963б, и др.). Нитрагин повышает урожай семян бобовых, так, например, у люцерны не наблюдается опадения цветков и завязей. Урожай семян люцерны сильно возрастает при внесении нитрагина на фоне извести. В результате использования нитрагина корневая система обогащается не только азотом, но фосфором и кальцием (Залялов, 1957; Константинова, Табачкова, 1969).

Следует отметить, что растения, выращенные из семян разного географического происхождения, различаются по обилию и размерам клубеньков на корнях (Сметанникова, 1967). При заражении почвы бактериями местной расы урожай сена бобовых повышается (у люцерны в пять с лишним раз) по сравнению с применением заводского нитрагина (Гельцер, 1946).

Многими исследователями доказано, что азотфиксирующая активность клубеньковых бактерий и их вирулентность меняются в зависимости от физиологического состояния растения-хозяина, от фаз развития и условий выращивания (Федоров

¹ Внекорневое питание растений азотом в связи с клубеньковыми бактериями подробно рассматривается в этом же томе в разделе о зернобобовых, поэтому мы не останавливаемся на теоретической стороне вопроса.

и Подъяпольская, 1951; Федоров и Главачкова, 1956; Юхимчук, 1957, и др.). Имеются интересные исследования (Красильников и Кореняко, 1944; Ремпе, 1953) по бактерицидным свойствам сока из корней бобовых, в частности люцерны, по отношению к клубеньковым бактериям клевера (способность задерживать рост несвойственных данному виду растений клубеньковых бактерий).

Заслуживают внимания и другие бактериальные удобрения, способствующие лучшему усвоению корнями растений фосфорных и калийных соединений из почвы. К ним относятся фосфоробактерин, торфо-известковое удобрение АМБ и препарат силикатных бактерий. Эти удобрения могут давать высокие прибавки урожая сена бобовых трав только при хорошем агрофоне. Внесение навоза, компоста, минеральных удобрений и микроэлементов повышает количество микроорганизмов в почве и усиливает образование клубеньков на корнях растений. Поэтому системы удобрений, оказывающие благоприятное влияние на микрофлору, положительно воздействуют и на урожай надземной массы и семян бобовых.

Азот. Известно, что без азота не может существовать и развиваться ни одно растение, так как он входит в состав белка, нуклеиновых кислот, хлорофилла, белки же в свою очередь являются составной частью многих ферментов и т. д.

При азотном голодании листья клевера и люцерны приобретают бледно- или палево-зеленую окраску с желтоватым оттенком, при длительном азотном голодании они становятся желтыми, а рост молодых листьев задерживается. Клубеньков на корнях образуется мало или их совсем нет.

Недостаток азота проявляется чаще при посеве клевера и люцерны на новых участках, на которых не выращивались раньше эти виды бобовых (особенно у люцерны) и где не было произведено заражение семян или почвы нитрагином.

Азотные минеральные удобрения, как правило, под посевы клевера и люцерны не вносятся (при хорошем развитии на их корневой системе клубеньковых бактерий). Имеются данные, показывающие даже снижение урожая трав, а также числа и веса клубеньков от внесения азота непосредственно под бобовые или под предшествующие им культуры (Сиротин и Данкова, 1958; Тарковский и др., 1964). На снижение активности клубеньковых бактерий лишь при высоких дозах азотного удобрения указывает М. В. Федоров (1952). Отрицательное влияние минерального азота на образование клубеньков у обоих бобовых заметно ослабляется при совместном внесении увеличенных доз фосфора и калия (Гусев, 1939; Тарковский и др., 1964).

На почвах со значительным содержанием гумуса (4—6% и более) в пахотном слое клубеньки прекрасно развиваются без внесения минерального азота. Однако на бедных органи-

ческими веществами почвах, где отсутствуют условия для развития клубеньков, и клевер и люцерна в самом начале роста нуждаются в доступных минеральных азотных соединениях. На бедных дерново-подзолистых серых лесных и других почвах внесение перед посевом люцерны и травосмесей с нею небольшого количества минерального азотного удобрения (30—40 кг действующего начала на 1 гектар) положительно сказывается на ее росте и урожайности. Как только люцерна подрастет, окрепнет, удобрение минеральным азотом следует прекратить, иначе деятельность клубеньков на корнях подавляется.

При помощи меченого азота показано, что клевер и люцерна используют азот из почвы наравне со злаками, при этом бобовые интенсивно усваивают азот атмосферы (Черепков, 1965).

Более или менее значительные прибавки урожая сена люцерны при внесении азотных удобрений получены только на поливе при высоких урожаях и на серых лесостепных почвах.

В литературе по вопросу необходимости внесения азотного минерального удобрения под бобово-злаковые травосмеси до сих пор существуют противоречивые взгляды. Ряд авторов (Малинкин, 1951; Ромашов, 1951; Белоусов, 1952; Черепков, 1965, и др.) указывает на необходимость удобрения бобово-злаковых смесей, особенно в первый год культуры. Противоположного взгляда придерживаются другие исследователи (Мишустин, 1941; Тарковский, 1952, и др.).

Систематическое применение азотно-калийных удобрений сопровождается подкислением почв и увеличением подвижных форм алюминия, которые переводят растворимые формы фосфора в малодоступное состояние (Авдонин, 1954). Поэтому для бобовых большое значение имеют органические удобрения, в частности навоз. При одновременном внесении навоза с минеральными удобрениями, а также при использовании других органо-минеральных смесей уменьшается вредное влияние подкисления почвы минеральными соединениями.

Для создания высокого урожая семян люцерны требуется значительное количество азота. Опыты Института кормов им. Вильямса показали, что в условиях недостатка влажности удобрение азотом повышает урожай семян (на 0,35—1,81 ц/га). Если же азотные удобрения вносятся при достаточной влажности, у люцерны усиливается рост вегетативных органов, а урожай семян снижается или по сравнению с контролем не изменяется.

Непосредственное внесение навоза и других органических удобрений под многолетние бобовые применяют при беспкровных посевах или же поверхностно по травостою («Люцерна», 1950). Особое значение имеет внесение навоза на кислых подзолистых почвах, на которых возделывание бобовых

без навоза или известкования нецелесообразно (опыты ВИК). Для получения семян бобовых на подзолистых почвах внесение навоза является необходимейшим условием («Люцерна», 1950). В засушливых районах внесение навоза оказывает меньшее действие (урожай сена повышается у люцерны на 3—10 ц/га).

Данные по удобрению бобовых отдельно для различных природных и хозяйственных зон Советского Союза имеются в работах Всесоюзного института кормов (Тарковский и Константинов, 1951, 1954; Тарковский и др., 1964) и в агрономических указаниях Министерства сельского хозяйства (1967).

Фосфор. Фосфор входит в состав многих органических веществ в растении, но распределяется в нем очень неравномерно. Наиболее богаты фосфором репродуктивные части, он входит в состав нуклеопротеидов, которыми богаты клеточные ядра, зародыши семян и другие важные органы и части растения (например, меристематические ткани). Фосфор участвует в биосинтезе важнейших соединений клетки. В процессе фотосинтеза одно из центральных мест принадлежит фосфорной кислоте. Внесение фосфора часто повышает стойкость растений к неблагоприятным внешним условиям, способствует лучшей перезимовке многолетних бобовых трав.

Известно, что содержание фосфора в растениях изменяется в зависимости от природы растения, места произрастания, состояния его развития, погодных условий и т. д. В процессе вегетации растений содержание фосфора снижается. Максимум его приходится на фазу стеблевания, минимум — на фазу цветения.

Недостаток фосфора в начальный период роста растений вызывает ряд отклонений от нормального хода процессов поглощения и накопления веществ, в частности азота. Установлено, что при недостатке азота в растении происходит снижение содержания общего фосфора в основном за счет фосфора нуклеопротеидов и органических фосфатов. При этом замедляется передвижение фосфора из корней в побеги (Зуев, Голубева, 1962). Растения, испытывающие сильный недостаток фосфора, накапливают в тканях значительные количества нитратного азота (Ратнер, 1965; Андреевко, 1967).

При фосфорном голодании бобовые имеют мелкие листья, которые становятся тусклыми, темно-зеленой или голубовато-зеленой окраски (люцерна); на нижних листьях появляются пятна: у клевера — темно-коричневые, у люцерны — темно-бурые или черные. Отмирающие листья становятся темно-коричневыми до черного цвета без перехода в желтый. Рост растений ослабленный, цветение и образование семян слабые.

Недостаток фосфора у бобовых чаще встречается на суглинистых и глинистых дерново-подзолистых почвах.

В качестве удобрения под клевер и люцерну особого вни-

мания заслуживают фосфорнокислые соли, и из них — суперфосфат. Эти удобрения лучше вносить вместе с калийными, так как совместное внесение дает прибавку урожая сена в 1,5—2,0 раза выше, чем внесение только одних фосфорных или калийных удобрений (Тарковский, 1952).

Внесение кали-фосфатного удобрения весной увеличивает фиксацию азота и образование белков (Мосолов, 1950). Фосфорно-калийная подкормка (Сулейманов, 1956, 1964; Тарковский и др., 1964; Скоблин, 1965; Гетко, 1966) ускоряет образование генеративных органов бобовых, стимулирует развитие клубеньковых бактерий, повышает количество органических соединений фосфора в листьях. Наблюдается зависимость между сухим весом растения и количеством общего фосфора и фосфора нуклеопротеидов и фосфатидов в листьях клевера (Сулейманов, 1965).

Фосфорная кислота является одним из главнейших элементов пищи для клубеньковых бактерий и свободно живущих азотфиксаторов. Обеспеченность этих бактерий фосфором в прикорневой зоне бобовых трав, возможно, является основным фактором, обеспечивающим их размножение и большую энергию по фиксации азота (Мосолов, 1950).

Внесение суперфосфата под посев покровного растения или непосредственно под люцерну повышает урожай надземной массы во всех районах ее возделывания, увеличивает содержание белков, минеральных веществ и витаминов. Люцерна чувствительна к снабжению фосфором в период первых 20—25 дней после прорастания семян и до появления 6—7-го листа.

Особенно заметное повышение урожая сена люцерны при внесении суперфосфата наблюдается на поливных землях. В условиях полива следует давать более высокие дозы суперфосфата (90—120 кг действующего начала). Фосфорные удобрения оказывают положительное действие на клевер и люцерну в продолжение нескольких лет. Следовательно, ежегодное внесение суперфосфата не обязательно.

Выяснено, что многолетние бобовые плохо усваивают труднорастворимые в воде фосфаты почвы и удобрений. Этим объясняются меньшие прибавки урожая сена от фосфоритной муки по сравнению с суперфосфатом. Суперфосфат, являющийся кислой формой, дает хорошие результаты на всех почвенных разностях, но на кислых дерново-подзолистых почвах нередко лучшее действие на урожай бобовых оказывают фосфоритная мука, томасшлак (мартеновский шлак) и преципитат (щелочные формы фосфорного удобрения). В связи с этим на почвах с повышенной кислотностью целесообразно сочетать внесение фосфоритной муки (6—8 ц/га) под основную глубокую вспашку и суперфосфата (2,5—3,5 ц/га) — в верхний слой почвы и поверхностно в виде подкормок.

По данным ВИК, наиболее рациональным и эффективным способом улучшения питания бобовых многолетних трав, особенно в ранние фазы роста, является внесение гранулированного суперфосфата в рядки одновременно с высевом семян. Норма внесения гранул 90—120 кг/га, из расчета 15—20 кг действующего начала. При этом получается почти такой же урожай сена и семян (люцерны), как и при внесении в 2—3 раза больших количеств порошкообразного суперфосфата.

Калий. Калий способствует образованию белковых веществ в растении, под его влиянием усиливается синтез сахаров в листьях и передвижение их в другие органы растений. Калий повышает стойкость растений к холоду и болезням. Клевер и люцерна отличаются повышенной чувствительностью к недостатку калия и высокой отзывчивостью на внесение калийных удобрений.

Внешние признаки калийного голодания у клевера выражаются в появлении желтоватых и светло-коричневых пятнышек на краях нижних листьев, позднее сливающихся в сплошную каемку отмерших тканей буроватого и коричневого цвета. Черешки розеточных листьев становятся короткими. У люцерны нижние листья приобретают желтовато-зеленую окраску, на краях долек листа, начиная со средней, появляются мелкие белесоватые пятнышки, затем буреющие. Края листочков завертываются вверх и съеживаются. Междоузлия верхней части стебля развиваются короткими. При умеренном калийном голодании признаки заболевания могут появиться после первого укоса; после перезимовки у клевера частично, а у люцерны большинство таких растений погибают.

При калийном голодании сильно снижается устойчивость растений к различным заболеваниям (особенно грибным) и неблагоприятным климатическим условиям. При недостатке калия снижается тургорное давление растений, особенно в сухую и жаркую погоду, резко возрастает транспирация, снижается интенсивность дыхания и фотосинтеза, тормозится синтез макроэргических соединений (Выскребенцева, Курсанов, 1959), понижается азотфиксирующая активность клубеньковых бактерий (Федоров и Подъяпольская, 1950). При большом недостатке калия сильно подавляется образование и передвижение углеводов (Ратнер, 1965).

В травосмесях при недостатке калия в почве сильнее страдают бобовые растения, меньше — злаковые (Тен, 1960).

Влияние на растение недостатка калия находится в тесной связи с условиями питания другими элементами, в частности азотом.

Калийные удобрения значительно повышают урожай сена и семян клевера и люцерны (особенно в сочетании с фосфорными). Хорошие результаты получаются при внесении под бобовые древесной или соломенной печной золы, содержащей

много калия (Тарковский и др., 1964, и др.). Наилучшее действие на бобовые оказывает сернокислый калий, особенно вместе с фосфатами и кальцием. Вредно влияют на эти растения удобрения, содержащие хлор: сильвинит, хлористый калий, 30—40%-ные калийные соли и др. Хлор отравляет растения, ослабляет их зимостойкость и снижает урожай (Копержинский, 1939; Мосолов, 1950, и др.).

Доза внесения калийных удобрений 3—4 ц/га (из расчета 30—60 кг действующего начала на гектар).

Кальций и другие катионы. Кальций содержится во всех растительных клетках, при его недостатке новые клетки не формируются, хотя деление ядер и происходит нормально. Важной функцией кальция является осаждение щавелевой кислоты в клеточном соке растений в форме оксалатов кальция.

Недостаток кальция прежде всего отрицательно влияет на корневую систему: не образуются корневые волоски, корни ослизняются и гнивают (Петербургский, 1964).

В течение вегетации содержание кальция снижается у бобовых к фазе массового цветения (Кристалле, 1964б, и др.). Разные сорта мало разнятся по количеству в них кальция. Изменения по годам жизни, видимо, связаны с метеорологическими условиями года. В люцерне на юге (Украина) кальция содержится больше, чем на севере (Томмэ и др., 1948), при продвижении к северу его содержание падает (например, на побережье Мурманска). Содержание этого элемента в растениях значительно изменяется в связи с агротехникой, но данных для многолетних бобовых в этом отношении мало (Табачкова, Константинова, 1959).

Причиной плохого роста бобовых на кислых почвах является не только вредное действие иона водорода, но и повышенное содержание в них подвижного алюминия, активность которого возрастает при кислотности почвы ниже 5,0. Оба представителя бобовых очень чувствительны к алюминию (Фроловская, 1963). Под влиянием избытка последнего нарушаются углеводный, азотный и фосфорный обмены растения (люцерны), уменьшается содержание белкового азота и увеличиваются небелковые его формы (Константинова и Табачкова, 1959, 1960; Тарковский и др., 1964, и др.). Токсичность алюминия особенно сильна в начальный период жизни растения (Авдонин и Лебедева, 1954; Авдонин, Кузина и Лебедева, 1954; Фроловская, 1963, и др.). Повышенная кислотность почвы угнетающе влияет и на деятельность клубеньковых бактерий (Иоффе, 1930).

Наиболее эффективным средством уменьшения подвижных форм алюминия в почве (Корнилов и Благовидов, 1955, и др.), а также повышения эффективности вносимых органических и минеральных удобрений является известкование.

Удобрения, содержащие кальций, особенно необходимы на подзолистых кислых почвах. К кислотности почвы люцерна более требовательна, чем клевер красный — на кислых почвах она гибнет.

Дозы извести необходимо устанавливать не только по гидролитической кислотности, но и с учетом содержания алюминия в почве. Наибольший эффект дает применение извести в расчете по полной гидролитической кислотности, что составляет примерно 5—6 *т/га* и больше. Внесение извести в меньшем размере также увеличивает урожай трав (Тиунов и Метельский, 1953). Так, у клевера при использовании дозы в 3,5 *т/га* повышается число соцветий и урожай надземной массы (на 32%) в первый год жизни и урожай семян (на 65%) по сравнению с контролем на второй год (Корякина, 1958).

Внесение в кислую дерново-подзолистую почву (рН 4,5) молотого известняка (6 *т/га*) значительно поднимает урожай люцерны, в среднем за 3 года с 25 (контрольный участок) до 79 *ц/га* (Тарковский и др., 1964). Известкование почв совместно с применением органических и минеральных удобрений повышает и урожай семян (люцерна). При внесении извести и фосфорно-калийных минеральных удобрений он возрастает в 2 с лишним раза (ТСХА, Симбилеевское опытное поле); в золе люцерны при этом увеличивается содержание фосфора, калия, марганца и других веществ (Столбунова, 1954; Оглезнева, 1963а, 1963б, и др.). Известкование резко повышает содержание каротина в клевере (Авдонин, Зеликсон и Лебедева, 1966): с 8,5—10,1 *мг%* без внесения извести до 17,6—19,0 *мг%* при полной ее норме.

Вносить известь в полной норме под бобовые рекомендуется за 1—2 года до их посева (под предшественники). Уменьшенные дозы лучше вносить непосредственно под посевы бобовых в поверхностный слой почвы весной, чтобы обеспечить нейтрализованной почвенной кислотности в зоне прорастания семян и начального развития корневой системы¹.

На сероземах, черноземах, каштановых и других почвах с повышенным содержанием солей (солонцеватые почвы, солонцы), характеризующихся щелочной реакцией, необходимо гипсование, которое нейтрализует вредное действие углекислых солей, обеспечивает люцерну серой и улучшает микробиологическую деятельность в почве. Наиболее высокий эффект дает гипсование солонцов в черноземной зоне, меньше—

¹ Примерные нормы внесения извести для почв разной кислотности приводятся Тарковским и др. (1964): наиболее высокие дозы в 5—6 *т/га* вносятся на тяжелые и среднесуглинистые сильнокислые почвы (рН 4,1—4,8); 3,5—4,5 *т/га* — на тяжелые и среднесуглинистые средне- и слабокислые почвы (рН 5,0—5,5); 3,0—4,0 *т/га* — на легкие суглинистые и супесчаные сильнокислые почвы (рН 4,1—4,8) и 2,0—2,5 *т/га* — на легкие суглинистые и супесчаные средне- и слабокислые (рН 5,0—5,6) почвы.

в зоне каштановых и бурых почв (без орошения). На орошаемых землях от гипсования получают более высокие прибавки урожая. Для гипсования используется обычно сыромоленный гипс и фосфогипс, содержащий 70—79% гипса и 2—3% фосфорной кислоты.

Средняя доза внесения гипса: на солонцеватых, слабозасоленных почвах — 1—3, на средних, средне- и глубокостолбчатых солонцах и черноземах — 3—4, на каштановых — 3—5, на корковых хлоридно-сульфатных каштановых солонцах — 5—8 т/га.

Магний. При недостатке магния у люцерны нижние листья между жилками желтеют, жилки и основания листьев остаются зелеными; у клевера нижние листья между жилками приобретают желтоватый оттенок, а жилки и прилегающие к ним ткани остаются зелеными; позднее и при сильном голодании на краях и между жилками у люцерны появляются светло-коричневые пятнышки величиной с зерно проса, у клевера — коричневые пятна, которые могут сливаться между собой, образуя между жилками участки отмерших тканей. Листья засыхают. У люцерны листья преждевременно опадают и стебли оголяются. Признаки голодания при недостатке магния у клевера более резко наблюдаются во время цветения, у люцерны — во время цветения и образования семян. Иногда розеточные листья у клевера остаются без изменения, головки же мельчают.

Признаки магниевого голодания у люцерны на кислых почвах не встречаются, наоборот, в этих условиях у нее обнаруживаются признаки токсичности марганца. Магниевое голодание отмечается у люцерны после известкования. Оба бобовых болеют от недостатка магния обычно на второй и третий годы жизни, реже — в первый год.

Железо. Содержание железа в бобовых многолетних травах ничтожно, в почве же его содержится не менее 2—3% (в пересчете на сухой вес). Признаки железного голодания встречаются крайне редко (на бедных гумусом почвах). На кислых почвах, отличающихся более высокой растворимостью солей железа, растений чаще могут страдать от избытка железа (Петербургский, 1964). Вредное действие избытка железа на кислых почвах устраняется известкованием.

При недостатке железа растения теряют зеленую окраску (хлороз), молодые листья приобретают бледно-желтую окраску, вначале жилки сохраняют зеленый цвет, затем происходит побеление всего листа и отмирание тканей на краях листа, старые листья сохраняют зеленую окраску (клевер).

Сера. Сера входит в состав всех белков, некоторых растительных масел и витаминов. Клевер и люцерна содержат много серы и много ее поглощают.

У растений обоих видов, испытывающих недостаток серы, листовая пластинка и жилки молодых листьев приобретают светло-желтую окраску, позднее желтеют и старые листья. Эти симптомы схожи с признаками недостатка азота, но в последнем случае признаки голодания отмечаются раньше на старых листьях. Недостаток серы замедляет синтез белков, клубеньки развиваются слабо и интенсивность фиксации азота снижается, задерживается рост и развитие растений (Ратнер, 1965). На некоторых засоленных почвах (сульфатные солончаки) содержание серы в бобовых может достигать большой величины, вызывая болезненные явления в растениях и даже их гибель.

Микроудобрения. Наряду с основными минеральными удобрениями на различных почвах большое положительное действие на рост надземной массы и семян, развитие, урожайность, а также на физиологические процессы и изменения химического состава их оказывают микроэлементы (Дробков, 1952; Шеина, 1957, 1958а, 1958б; Ратнер и Буркин, 1958, 1959; Власюк, 1952; Пейве, 1954, 1961; Лашкевич, 1955; Боженко, 1956; Яковлева, 1956; Школьник и Макарова, 1957; Айзупите, 1959, 1961, и др.). Из литературных источников известно, что микроэлементы имеют исключительное значение в оплодотворении растений (Соловьева-Троицкая, 1963), однако и в этом отношении для обоих бобовых имеются лишь отрывочные сведения.

Я. В. Пейве (1963) приводит средние данные, характеризующие содержание микроэлементов в сене бобовых (в мг на 1 кг сухого веса): бора — 30—60 (в десятки раз больше, чем в соломе и зерне злаков), меди — 5—6, марганца — 50—115, молибдена — 0,7—0,9, цинка — 20—30, кобальта — 0,4—0,6.

Содержание микроэлементов в органах бобовых растений распределяется неравномерно. Так, у люцерны наибольшее количество марганца содержится в листьях и корнях, бора — в стеблях и листьях, молибдена и кобальта — в корнях (Мирзаева, 1961).

Бор. Недостаток бора чаще встречается на карбонатных, а также на кислых почвах после их известкования, особенно сильно при сухой и жаркой погоде. Потребность в боре снижается у растений при пониженной температуре и внесении в почву сниженных доз фосфорных удобрений.

При недостатке бора рост растений клевера приостанавливается, стебли становятся утолщенными и твердыми; точки роста отмирают, новые листья вырастают мелкие и искривленные; старые листья приобретают красную или пурпурную окраску, края листьев иногда отмирают. У люцерны болезнь проявляется в равномерном пожелтении верхушечных листьев (желтуха) или в бронзовом окрашивании листовых пластинок между жилками; иногда верхушечные листья красне-

ют, нижние же листья остаются нормальной окраски; образуются короткие верхние междоузлия, точки роста отмирают. От недостатка бора сильнее страдают растения второго и третьего укосов. Симптомы заболевания бобовых растений при борной недостаточности не следует путать с внешними признаками при поражении растений листовой блохой (*Empoasca labae*), когда желтеют или краснеют листья различных ярусов. При недостатке же бора такое пожелтение или покраснение листьев люцерны всегда ограничено только верхушечными листьями (Школьник, Макарова, 1957).

Положительное влияние бора на белковый обмен бобовых кормовых трав особенно сказывается на подзолистых почвах (Шейна, 1958а, 1958б; Яковлева, 1960; Пейве, 1963, и др.). Для люцерны данных в этом отношении еще мало. А. И. Шейна (1958а) в условиях Карельской АССР изучала 6 вариантов внесения бора под люцерну: обработка семян борной кислотой, внекорневая подкормка, внесение в почву, сочетание этих приемов и др. Контролем служили растения, выращенные из семян, намоченных в воде. Лучшие результаты получены в первый год жизни люцерны (туркестанская) в варианте с обработкой семян 0,005% -ным раствором борной кислоты и в варианте с обработкой семян в сочетании с внекорневым питанием борной кислотой. Содержание белка в растениях первого варианта колебалось в разные фазы от 18,81 до 22,37%, во втором — 20,37—23,62%, в контроле — 16,56—19,60% на абсолютно сухое вещество. В следующем году отмечалось положительное последствие бора на содержание белкового азота в люцерне. В контрольных растениях белка было: в фазе бутонизации 17,25, в фазе цветения — 15,37, в растениях всех вариантов опыта содержание белка было выше и колебалось в те же фазы соответственно между 19,19—21,94 и 18,22—20,95%.

Влияние борных удобрений особенно эффективно на известкованном фоне. При оптимальных дозах известки бор значительно повышает урожай семян клевера и люцерны во всех сельскохозяйственных зонах СССР, иногда в 2—3 раза (с 47—82 до 74—270 кг/га) (Дмитриева, 1938; Тарковский, 1950, 1959; Дьякова, 1952; Яковлева, 1952; Трепачев, 1952; Корякина, 1958; Пейве, 1963, и др.). В Эстонской ССР на Йыгевской опытной станции на супесчаной слабокислой почве (рН 5,2—6,1) внесение борных удобрений (3 кг действующего начала на 1 га) повысило урожай семян люцерны на 21% (в сумме за три года со 155 до 187 кг/га). В Литовском институте земледелия в 1950 г. на дерново-подзолистой слабокислой почве без известкования внесение бора повысило урожай семян люцерны на 15 кг (со 116 до 131 кг/га), на известкованной почве — на 49 кг с 1 га (на 34% по сравнению с неуборренным участком).

В сборниках ВИК («Клевер», 1950; «Люцерна», 1950) приводятся данные опытных учреждений по влиянию борных удобрений на повышение урожая семян в различных зонах СССР.

Клевер красный при внесении бора значительно повышает урожай надземной массы. Применение борных удобрений под фуражные посевы люцерны не всегда дает заметное повышение урожая (Тарковский и др., 1964).

Лучшим способом применения борных удобрений для получения семян клевера и люцерны является внекорневая подкормка: для клевера — в фазу бутонизации и начала цветения, для люцерны — в фазу бутонизации (по 1,5—2,0 кг действующего начала на 1 га).

Внесение бора путем внекорневой подкормки под клевер и люцерну увеличивает содержание белка и углеводов (сахарозы) в надземной части, а в корнях — крахмала и сахара, в связи с чем улучшается зимостойкость растений (Школьник и др., 1951; Боженко, 1955, 1956; Шеина, 1958а, 1958б; Яковлева, 1960; Пейве, 1963, и др.).

Борные удобрения под семенные растения можно вносить и перед посевом трав или весной в виде подкормки травостоя вместе с другими удобрениями (в год пользования их на семена) из расчета 2—4 кг действующего вещества на 1 га.

В качестве борных удобрений при опыливаниях семенников применяют буру (содержит 11% бора) в дозе 3 кг/га, бор-магниевого удобрения (содержат 1—6% бора) в дозе 20—25 кг/га и др. При опрыскивании растений на гектар требуется: 0,25—1,0 кг/га борной кислоты, которая содержит 17% бора, и 0,5—1,2 кг/га буры или 5—10 кг бор-магниевого удобрения. Удобрения растворяются в воде (300—400 л). В почву бор вносится рано весной в виде бор-магниевого сульфата из расчета 2—4 кг/га (Пейве, 1963; Тарковский и др., 1964, и др.).

Молибден. Молибден играет заметную роль в корневом питании бобовых многолетних трав и микроорганизмов в почве, он необходим для восстановления нитратов в растении в аммиак, а также для поглощения азота из воздуха бобовыми (Гладкий, 1961; Буркин, 1961). Клевер и люцерна очень чувствительны к содержанию этого элемента в почве.

У обоих бобовых при недостатке молибдена замедляется рост, уменьшается интенсивность фотосинтеза, задерживается синтез белков и ослабляется фиксация молекулярного азота (Пейве, 1963). Недостаток молибдена у клевера и люцерны вызывает ослабление зеленой окраски листьев (равномерно светло-зеленая и желтовато-зеленая) вследствие нарушения азотного обмена. Стебли и черешки приобретают иногда красноватый оттенок, при сильном недостатке молибдена края листьев становятся вялыми, закручиваются вниз и постепенно

но становятся красно-коричневыми, затем они полностью завядают, а черешки изгибаются.

Имеются сведения о связи недостатка молибдена с так называемым клевероутомлением (Виноградова и Дробков, 1949).

Молибденовое голодание усиливается при избыточном содержании в почвенном растворе марганца, цинка, меди и др.

Недостаток молибдена у клевера и люцерны чаще проявляется на сильнокислых почвах; избыток его на этих почвах способствует поглощению растениями кальция и фосфора.

Молибден повышает продуктивность сена и семян клевера и люцерны на почвах, содержащих недостаточное его количество в усвояемой для растений форме. При внесении молибдена у растений клевера красного увеличивается число побегов (на 39,8%), их длина (на 5—9 см), улучшается облиственность стеблей и возрастает площадь листьев, которые приобретают темно-зеленую окраску с ярко выраженным рисунком; число головок увеличивается в 1,5 раза, крупность семян — почти в 2 раза по сравнению с контролем. В результате урожай семян повышается в 3 раза (с 1,1 до 3,6 ц/га), а посевные качества семян улучшаются (Буркин, 1961).

Под влиянием молибдена повышается содержание витамина С, каротина, углеводов, общего азота и белка в надземной части бобовых (Чернавина, 1952; Боженко, 1956; Кочарян, 1957; Дорожнов, 1958; Шеина, 1958; Анспок, 1960; Харьков, 1965; Авдониин и Аренс, 1966), а в корнях люцерны — азота (Тарковский и др., 1964). При внекорневом питании молибденом листья клевера содержат белка 16,81% (на воздушно-сухое вещество), соцветия — 14,68%, неудобренные растения соответственно имеют 13,12 и 13,62% белка (Корякина, 1959).

По данным В. П. Боженко (1956), при внекорневом питании молибденом клевера получаются лучшие результаты, чем при корневом; урожай надземной и корневой массы в первом случае больше. Действие молибдена на второй год жизни выше и эффективнее, чем в первый год.

Под влиянием предпосевной обработки семян люцерны молибденом прибавка в накоплении белка по отношению к контролю (намачивание семян в воде) составляла: до фазы бутонизации 26,6, в фазе бутонизации 24,4 и в фазе цветения 17,2% (Шеина, 1958б).

Внекорневая подкормка молибденом люцерны в период бутонизации повышает урожай семян в два с лишним раза (с 1,8 до 3,6—4,5 ц/га) (Горьковская опытная станция). Опрыскивание ранней весной также дает прибавку урожая семян люцерны от 20 до 120 кг/га (Пермский университет). Положительное влияние внекорневой подкормки молибденовокислым аммонием на повышение урожая зеленой массы лю-

церны в условиях полива установлено в Армянской ССР (Кочарян, 1957).

Молибден повышает продуктивность сена и семян клевера и люцерны на почвах, содержащих недостаточное его количество в усвояемой для растений форме: предпосевная обработка семян люцерны молибденом повышает содержание протеина в сене на 3—5% (Гладкий, 1961). На неизвесткованной почве молибден дает большую прибавку урожая надземной массы и особенно семян клевера, чем при внесении извести (Кедров-Зихман, Розенберг и Протащик, 1956; Боженко, 1956).

В условиях северной лесостепи под влиянием молибдена и молибдена в сочетании с нитрагином получено значительное повышение урожая семян люцерны и повышение их качества. В контроле в среднем за два года урожай семян составил 0,92 ц/га, при обработке семян нитрагином — 1,97, молибденом — 2,43 и молибденом с нитрагином — 2,54 ц/га. На одну кисть при удобрении молибденом образовалось 14 цветков, без молибдена — 9. Урожай сена, выращенный из обработанных семян, выше (на 34%), чем из полученных на удобренных вариантах (Гладкий, 1961).

Совместное применение борных и молибденовых удобрений способствует несколько большему повышению урожая семян бобовых, чем внесение только молибденовых солей.

В качестве молибденового удобрения можно использовать молибденовокислый аммоний (50% действующего начала), молибденизированный суперфосфат, молибдат натрия-аммония (36% молибдена) и молибденсодержащие отходы промышленности. Для внекорневой подкормки бобовых вносятся молибдат аммония — 100—200 г/га (50—75 г действующего начала), молибдат натрия-аммония — 150—300 г/га; для предпосевной обработки семян — 0,5—1,0 кг молибдата аммония на 5 л воды, при высеве 10 кг семян расход удобрения составляет 50—100 г/га (25—50 г действующего начала). Молибденовые удобрения рекомендуется вносить с семенами или опрыскивать растения весной сразу после отрастания клевера (100—150 г/га, растворенные в 500—700 л воды).

Медь. Медное голодание бобовых растений (так называемая «болезнь обработки») чаще встречается на торфяных, болотных и заболоченных землях, бедных медью, реже — на кислых песчаных почвах (Пейве, 1963). Недостаток меди вызывает хлороз листьев, у молодых листьев — искривление черешков, которые сгибаются вниз (люцерна). Рост верхушек стеблей приостанавливается, цветки не образуются или их очень мало. Растения, страдающие от недостатка меди, имеют сходство с растениями, выросшими в условиях сильной засухи.

При избытке меди нарушается развитие корневой системы растений, а в листьях снижается содержание хлорофилла (Пейве, 1963).

Применение медных удобрений повышает содержание белка в люцерне больше, чем на 6% (с 20,3 до 26,75% — в листьях, с 9,43 до 13,15% — в стеблях), и сохраняет его высокий уровень до конца вегетационного периода (Пленник, 1963; Шеина, 1958б).

Медь оказывает значительное влияние и на углеводный обмен бобовых; при предпосевной подкормке их медью содержание углеводов повышается за счет крахмала и сахарозы, что указывает на повышение синтетической направленности ферментативной деятельности под влиянием микроэлементов. Под влиянием меди усиливается отток углеводов из листьев в репродуктивные органы и корневую систему бобовых (люцерны) (Шеина, 1958б).

Характерной особенностью действия меди является то, что этот микроэлемент повышает устойчивость растений против заболеваний грибными и бактериальными болезнями, а также к полеганию растений. Под влиянием меди усиливается холодостойкость клевера и других трав, особенно на торфянистых почвах (Сторожева, 1954, 1956). Высокая эффективность меди в условиях торфянистых почв объясняется тем, что торф содержит очень малое количество этого элемента. Он насыщен соединениями железа, которые при избыточном содержании вредны для растений; медь, являясь антагонистом железа, устраняет его вредное действие (Школьник и Макарова, 1949).

Медь повышает урожай надземной массы и семян клевера на кислой подзолистой почве (Каталымов, 1957; Корякина, 1958, и др.). Сернокислая медь при внекорневой подкормке положительно действует на рост и урожай люцерны (Кочарян, 1957).

При внекорневой подкормке применяются 0,02—0,05% -ные растворы медного купороса в количестве 200—400 л на гектар. Для опрыскивания семян можно использовать 0,1—0,02% -ные растворы медного купороса в количестве 6—8 л на 1 ц семян.

Пиритные огарки содержат 0,3—0,7% меди, в небольших количествах марганец, кобальт и цинк, их вносят в почву по 5—6 ц/га, заделывая обычно культиваторами. Последствие пиритных огарков сохраняется 3—4 года.

Цинк. В случае цинковой недостаточности рост стеблей в длину у обоих бобовых прекращается, и растения могут даже отмирать. При внесении цинка в почву или при внекорневой подкормке рост растений усиливается («Признаки голодания растений», 1957). Внешний вид больных растений при недостатке цинка сходен с обликом растений, выращенных

при недостатке молибдена и бора. Распознать признаки цинкового голодания у растений очень трудно, если для сравнения нет рядом здоровых.

Под влиянием предпосевной обработки семян клевера и люцерны цинком или внекорневой подкормки ускоряется развитие растений, увеличивается вес надземной массы и корней, а также число и размеры клубеньков; одновременно повышается содержание белка и углеводов в надземной массе (в листьях и соцветиях) и витамина С в листьях (Боженко, 1955; Шеина, 1958б). При совместном влиянии молибдена и цинка повышается содержание витамина С, каротина, углеводов и белка в надземной массе клевера и люцерны (Чернавина, 1952; Боженко, 1956; Корякина, 1963; Авдонин и Аренс, 1966; Шеина, 1958, и др.). Однако положительное действие солей цинка на повышение содержания белков в люцерне слабее, накопление же небелкового азота (листья) при этом больше, чем при воздействии молибденом, медью или кобальтом (Шеина, 1958б).

При внекорневой подкормке клевера серноокислым цинком также улучшается рост и ускоряется развитие клевера, повышается содержание белка в листьях и соцветиях. Последствие цинка сохраняется и на второй год после внесения удобрения.

Имеются данные по воздействию микроэлементов на травостой лугов Карельского перешейка. Показано, что путем внекорневого питания молибденом и бором и особенно при совместном использовании молибдена с цинком и бора с цинком можно добиться заметного обогащения лугового травостоя бобовыми растениями, увеличить содержание белков в злаковых и бобовых компонентах и получить значительное увеличение выхода белка с единицы площади луга (Корякина, 1963). Для внекорневой подкормки применяют 0,01—0,02% -ные растворы серноокислого цинка в количестве 200—400 л/га, для предпосевого смачивания семян — 0,05—0,1% -ные растворы. На 1 ц семян расходуют 6—8 л раствора (Пейве, 1963).

Марганец. Недостаток марганца у всех бобовых выражается в посветлении или пожелтении листьев при сохранении зеленой окраски жилок, которые отчетливо выделяются на светлом фоне листовых пластинок. При остром недостатке марганца на них появляются бурые пятна (некроз), и листья преждевременно опадают.

Как правило, клевер красный и люцерна способны извлекать необходимое количество марганца из хорошо известкованных почв. Отрицательное действие марганца проявляется на сильноокислых подзолистых почвах, где он, так же как и алюминий, приобретает высокую подвижность и оказывает

вредное действие на растения (на развитие корневой системы и процесс азотоусвоения).

Исследования Б. А. Рубина с сотр. (1951) показали, что избыток марганца в корнеобитаемой среде приводит к снижению активности железосодержащих окислительных ферментов — цитохромоксидазы и каталазы, а также к снижению синтеза хлорофилла и желтых пигментов в листьях.

Известкование почвы является основным средством устранения вредного действия подвижного марганца (Ратнер, 1965). Потребность в марганце сильно проявляется в засушливые периоды и ослабляется при значительном выпадении осадков (Каталымов, 1957).

Рядом исследователей установлено благоприятное влияние марганца на повышение устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды — пониженной и повышенной температуре, избытку солей в почве, недостатку влаги, грибным и бактериальным заболеваниям (Ратнер, 1965). Марганец также повышает устойчивость растений к полеганию. Положительное влияние марганца на урожай клевера установлено уже давно (Гальцев, 1911—1915; Вагин, 1914). Подкормка раствором марганца дает лучшие результаты на кислой почве (Бамберг, 1956; Кеворков, 1956). Доказано, что под влиянием марганца увеличивается интенсивность образования клубеньков на корнях бобовых и повышается азотфиксация.

Внесение марганца под люцерну способствует повышению урожая кормовой массы и семян. На серой лесной почве внекорневая подкормка раствором сернистого марганца (1,5 кг на 300 л воды на гектар) способствует увеличению урожая сена люцерны в среднем с 41,5 до 53,2 ц/га (ВИК, 1960—1962 гг.). При двукратном опрыскивании семенного травостоя люцерны 0,25%-ным раствором сернистого марганца получено повышение урожая семян с 2,7 до 3,7 ц/га (Абуталибов, 1961). Внесение этого удобрения (5 кг/га) на сероземах при поливе повысило урожай семян с 2,4 до 3,7 ц/га. Харьковский сельскохозяйственный институт проводил подкормку семенной люцерны на черноземной почве путем трехкратного опрыскивания 0,01%-ным раствором сернистого марганца (500 л/га), что повысило урожай семян люцерны на 31%.

Сернистый марганец, содержащий 32,5% марганца (5—7 кг действующего начала), применяется для предпосевной обработки семян и внекорневой подкормки растений 0,1—0,5%-ными растворами соли; 6—8 л этого раствора обрабатывают центнер семян. Для внекорневой подкормки расходуют 200—400 л/га. Средние дозы марганцевого шлама — 0,5—2,0 ц/га, марганцированного суперфосфата (10—15 кг действующего начала) — 1,5—2,0 ц/га (Пейве, 1963). Примерные дозы внесения марганца под люцерну и травосмеси

с нею: в почву при зяблевой вспашке или весной перед посевом (в смеси с другими удобрениями) — 10—15 кг действующего начала на 1 га (окись марганца); при подкормке весной растущей люцерны — 5—7 кг/га; путем опрыскивания — 3—5 кг/га.

Вопросы применения марганцевых удобрений еще мало изучены, целесообразно проводить производственные опыты, преимущественно на черноземных и серых лесных почвах, а также на разных почвах в районах поливного земледелия.

Кобальт. Низкое содержание кобальта в дерново-подзолистых и торфяных почвах (менее 2,0—2,5 мг/кг) приводит к снижению количества этого элемента в растениях, что вызывает серьезные заболевания животных, связанные с кобальтовой недостаточностью. Оно возникает при содержании кобальта в кормах менее 0,07 мг/кг сухого вещества (Каталымов, 1957). Содержание кобальта в растениях семейства бобовых в 2—3 раза выше, чем в злаках, причем в растениях, выращенных на торфяных почвах, ниже, чем на минеральных (Бамберг, 1956). О. К. Кедров-Зихман, Р. Е. Розенберг и Л. Н. Проташик (1956) на подзолистых и торфяных почвах Белоруссии получили повышение урожая надземной массы и семян клевера, особенно на фоне извести. То же наблюдал И. К. Дагис (1956) в условиях Литовской ССР. Внекорневая подкормка кобальтом оказывает более сильное действие на оба бобовые растения на фоне извести, меньше — на кислой почве (Кеворков, 1956; Шеина, 1958б). Опрыскивание солями кобальта значительно повышает урожай клевера, а также содержание в нем белка.

Кобальт, как и молибден, медь и бор, положительно влияет на накопление хлорофилла, повышает устойчивость его к разрушению в темноте и прочность связи комплекса хлорофилла с белком (Макарова и Соловьева, 1959).

При всех способах воздействия микроэлементами на семена и растение люцерны наилучшие результаты по накоплению белкового азота в листьях и оттоку его к репродуктивным органам показали кобальт и молибден (Шеина, 1958б).

Диагностика питания растений по внешнему виду подробно приводится в работах Магницкого в сборнике «Агротехнические методы исследования почв» (1957, 1960) и в сборнике «Признаки голодания растений» (1957).

Можно сказать, что исследования по влиянию макро- и микроэлементов на многолетние бобовые травы чаще носят эмпирический характер. Необходимо усилить изучение теоретической стороны этого вопроса, а также углубить исследования физиологической роли микроэлементов в связи со стойкостью клевера и люцерны к неблагоприятным условиям среды и болезням.

Применение физиологически активных веществ связано с повышением продуктивности и урожайности растений. Так, обрабатывая генеративные органы люцерны (цветки и главным образом молодые завязи) веществами, стимулирующими рост, можно вызывать приток к ним питательных веществ, улучшать этим течение процессов оплодотворения и роста семяпочек и в результате уменьшать осыпание цветков и бобов. Вещества-стимуляторы задерживают образование отделительной ткани у основания плодоножки плодов люцерны.

В опытах, проведенных в разных почвенно-климатических зонах Советского Союза, были испытаны: индолилуксусная, индолилмасляная, индолилпропионовая кислоты, 2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота и ее натриевая соль, бетанафтоксиуксусная кислота. Наиболее эффективными оказались 2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота и ее натриевая соль (Копержинский, 1952, 1953, 1969).

Исследование различных концентраций растворов 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты показало, что для люцерны лучшей концентрацией является 0,0005% (5 г на 1 га). Затраты на применение этого стимулятора во много раз окупаются прибавкой урожая. В вегетационных опытах В. В. Копержинский наблюдал почти удвоение урожая семян люцерны, в полевых опытах прибавка составляла 1 ц/га; при этом увеличивалось количество цветков, образовавших бобы, число кистей с бобами и число семян в одном бобе, т. е. улучшались процессы, связанные с цветением, оплодотворением цветков и развитием зародышей в семенах. Повышение урожая семян объясняется усилением притока воды и питательных веществ к генеративным органам и уменьшением его к уже образовавшимся бобам. Положительного эффекта от применения стимулятора не получается на растениях, страдающих от засухи, и на растениях, проявляющих сильный рост («израстание»).

Стимуляторы роста применяются также для ускорения процесса укоренения черенков клевера и люцерны при клонировом размножении (Проценко, 1939; «Культурная флора», 1950, и др.). Черенки большинства видов и сортов люцерны хорошо укореняются, однако у нее плохо или совсем не укореняются черенки видов, имеющих полый стебель, даже при обработке стимуляторами (Проценко, 1939; Сметанникова, 1967). Способность к укоренению черенков разных видов и сортов зависит от географического происхождения последних. Черенки обрабатываются ростовой пастой или раствором ауксина (10 мг на 100 л воды), можно применять также индолилмасляную кислоту (в той же концентрации) и нафтилуксусную кислоту (более слабой концентрации). Черенки вы-

держиваются в растворах 3—6 час, после чего промываются чистой водой и высаживаются в ящики или грунт. Д. Ф. Проценко (1939) успешно применял для укоренения черенков намачивание их в растворах разных солей (CaCO_3 , CaSO_4 , CaCl_2 и др.). Уместно отметить, что черенки люцерны, взятые с растений, подвергавшихся воздействию засухи, укореняются лучше, чем черенки с растений, находившихся в нормальных условиях почвенной влажности (Сметанникова, 1946).

Имеются отдельные исследования (Ormrod a. Williams, 1960) по влиянию 2,4-Д на физиологические процессы у бобовых, в частности, на фосфорный обмен у клевера. Опрыскивание 2,4-Д вызывало увеличение кислоторастворимого органического фосфора и соответствующее снижение неорганического фосфора.

Последние годы выполнены некоторые исследования по влиянию на рост, развитие и химический состав клевера и люцерны гиббереллина (Согнс, 1958; Мосолов, Мосолова, Демчинская, 1958; Мосолов, Мосолова, 1959; Олейникова, 1960, и др.). Краткий обзор литературы по влиянию гиббереллина на различные виды кормовых многолетних растений, в том числе клевера красного и люцерны, приводится в работе Т. В. Олейниковой (1960).

Опрыскивание гиббереллином (100, 150, 200 и 300 мг/л) растений клевера красного (в фазе двух настоящих листьев) вызывает переход их к цветению в то время, как контрольные растения остаются в фазе розетки (Мосолов, Мосолова, 1959).

В условиях Ленинградской области показано резко различное действие гиббереллина на одно- и двуукосные клевера. Южный двуукосный клевер (Белоцерковский 3306) слабо реагировал на этот стимулятор: зацвел всего на четыре дня раньше контроля (опрыскивание водой), хотя растения дали более высокий урожай сухой массы и увеличили число головок. Одноукосные северные клевера (Печорский и Хибинский) после обработки гиббереллином быстро формировали стебли (83—86 дней), переходили к репродуктивному развитию, плодоносили и давали зрелые семена. Контрольные же растения в течение этого времени оставались в фазе розетки (Олейникова, 1960). Рост клевера, по некоторым данным, ускоряется спустя значительное время после опрыскивания (через 1 месяц), вес же вегетативной массы увеличивается до фазы бутонизации, после чего различия между опрыскнутыми гиббереллином и контрольными растениями (опрыскивание водой) сглаживаются (Мосолов и Мосолова, 1959).

У люцерны под влиянием опрыскивания раствором гиббереллина, по одним данным, несколько увеличивается вес растений и соцветий, а сроки цветения ускоряются лишь на два дня (Олейникова, 1960). При четырехкратном опрыскивании 0,01%-ным раствором гиббереллина рост ее повышается на

40% (Первухин и Смирнягина, 1962). По другим данным (Corns, 1958), обработка гиббереллином не влияет на энергию роста и урожай люцерны. В опытах О. П. Родченко и К. В. Шитило (1964) реакция люцерны на воздействие этого стимулятора была различной в зависимости от укуса и возраста растений, обработка гибберелловой кислотой в первом укусе увеличивала побегообразование, количество листьев и рост побегов в длину. М. Х. Чайлахян (1961) рекомендует применение гиббереллина для люцерны в случае одногодичного ее использования. Установлено более сильное воздействие гиббереллина на молодые растения (всходы-сеянцы) и более слабое действие на взрослые (Первухин и Смирнягина, 1962).

Показано положительное влияние гиббереллина (опрыскивание раствором 0,001%) на рост растений, урожай общей массы и бобов люцерны при недостаточной влажности почвы (40% от полной влагоемкости). В контроле (опрыскивание водой) при 70% влаги в почве вес урожая был ниже, чем на фоне 40% влажности, где он составил 244% к контролю. Опрыскивание гиббереллином совершенно не отразилось на урожае бобов при высокой влажности почвы, при пониженной же — их урожай превысил контроль на 33%, цветение наступило в опыте на 5—7 дней раньше по сравнению с контролем. Видимо, гиббереллин усиливает общий обмен в клетках растений, активизирует использование минерального питания и тем самым регулирует тесно связанный с последним водный режим растений. В условиях пониженной влажности почвы гиббереллин способствует повышению обводненности листьев люцерны, возможно за счет степени гидратации коллоидов (Шукина, 1961).

Воздействие гиббереллина изучалось также и на перезимовку люцерны (Родченко, Шитило, 1964). В первый год жизни люцерны при летнем посеве после обработки гиббереллином сохраняется высокий уровень устойчивости ее к низким температурам, усиливается холодостойкость. Устойчивость растений второго года жизни резко снижается после обработки гиббереллином растений первого укуса. Воздействие гиббереллина на люцерну (до укусов и после их) исследовалось также Корнсом (Corns, 1958). В Армении в условиях полива на бурых сильно карбонатных почвах четырехкратное опрыскивание люцерны гиббереллином в период вегетации увеличило урожай надземной массы, повысило содержание хлорофилла и не снижало содержания каротина в листьях на фоне азотно-фосфорных удобрений; активность каталазы и пероксидазы повышалась заметно, при этом закономерных изменений в активности последней и полифенолоксидазы не наблюдалось, на неудобренном фоне активность каталазы понижалась (Аветисян и Гуланян, 1962).

При усиленном росте клевера не наблюдалось снижения содержания хлорофилла в листьях (Мосолов, Мосолова, 1958). У обработанных растений усиливается интенсивность дыхания (737 мг СО₂ на 1 г листьев вместо 605 — у контрольных), повышаются содержание аскорбиновой кислоты и восстанавливающая способность тканей листьев (табл. 131).

Таблица 131

Влияние гиббереллина на содержание аскорбиновой кислоты и иодредуцирующую способность тканей в листьях клевера красного (по Мосолову, Мосоловой, 1959)

Варианты опыта	Аскорбиновая кислота, мг на 100 г листьев			Иодредуцирующая способность, мл 1 0,01 н. на 100 г листьев		
	11/VI	13/VIII	28/VIII	11/VI	13/VIII	28/VIII
Контроль . . .	97,7	77,9	107,9	50,1	88,7	59,5
Опрыскивание гиббереллином	92,5	116,8	141,7	71,0	113,5	109,0

Под воздействием гиббереллина в первые сроки наблюдения после опрыскивания содержание сахаров в листьях клевера резко повышается, а в черешках — снижается; содержание азотистых веществ в этих органах не изменяется за весь вегетационный период, в корнях же растений, обработанных гиббереллином, сахаров и азотистых веществ в течение всей вегетации меньше, чем в контрольных. Последнее можно объяснить повышенным их превращением и оттоком в быстро растущую вегетативную надземную массу. Процентное содержание фосфора во всех органах клевера при опрыскивании гиббереллином не меняется, но общее его поглощение повышается. Так, общее содержание фосфора в растении перед началом цветения составило: в листьях обработанных растений — 58,4, в черешках — 93,5 мг, в контрольных соответственно — 54,3 и 51,8 мг (Мосолов, Мосолова, 1959).

Следовательно, гиббереллин способствует усилению поступления питательных веществ и их усвоению, поэтому применение этого стимулятора должно сочетаться с высоким уровнем питания растений.

Исследование влияния гибберелловой кислоты на фосфорный обмен (опрыскивание растений) показало сходное действие на него с раствором 2,4-Д (Ormgrod a. Williams, 1960).

Гиббереллин, введенный через меристему зародыша, также оказывает положительное действие на рост и урожай надземной массы люцерны (Щукина, 1961; Первухин и Смирняги-

на, 1962). Так, при предпосевной обработке семян люцерны (0,01%-ным водным раствором) появление всходов ускоряется на 3—5 дней по сравнению с контролем (намачивание семян в воде), начало цветения у отдельных особей наблюдается на 5 (Шукина, 1961) или даже на 10—15 дней раньше в зависимости от продолжительности обработки семян раствором гиббереллина (Первухин и Смирнягина, 1962), массовое же цветение отмечается одновременно с контрольными растениями. Урожай сухой массы повышается незначительно — всего на 6% (Шукина, 1961). При обработке семян люцерны гиббереллином повышается их всхожесть в зависимости от концентрации раствора на 21—38%, а период покоя сокращается (Первухин и Смирнягина, 1962).

В отношении изучения влияния гиббереллина на клевер и люцерну сделаны только первые шаги, исследования коснулись лишь единичных видов и сортов, не выяснены оптимальные условия, при которых воздействие этого стимулятора может дать наилучшие результаты (удобрение, водный режим, сроки укосов, сроки воздействия, дозы и т. д.); данные, полученные разными авторами, иногда противоречивы; не исследовано влияние гиббереллина на многие стороны обмена веществ обоих бобовых (фотосинтез, углеводный и азотный обмен, окислительно-восстановительные процессы и др.).

Влияние стимуляторов роста нефтяного происхождения на урожайность люцерны исследовалось в Азербайджане (Гусейнов, Исаева, 1963; Исаева, 1963). Установлено, что опрыскивание растений слабыми растворами НРВ, А6 и СК повышает урожай сена люцерны на 15—30 ц/га (9—40%). Предпосевное намачивание семян слабыми растворами этих веществ (0,0005%) увеличивает урожай сена на 14—22 ц/га; намачивание растворами более сильной концентрации (0,05%) повышает урожай на 13,4—18,9 ц/га (на 33%).

Опрыскивание растений после первого укоса слабыми растворами НРВ (0,005%) повышает урожай семян люцерны на 61,2 кг/га (т. е. на 46%). Внесение этих веществ в почву при поливе увеличивает урожай сена на 15,4 ц/га (на 57%), а урожай семян — на 331,5 кг/га (на 159%).

За последнее время появились работы по стимуляции биологических процессов у клевера и люцерны при воздействии радиоактивным излучением. Действие ионизирующих излучений на клевер красный и люцерну синюю исследовалось Н. М. Макаровым (1963). Семена намачивались в растворах бета-излучателей с концентрациями 1, 2, 4 и 12 мккюри на 1 л соответственно в течение 12, 6, 3 и 1 час. В результате урожай зеленой массы обоих бобовых повышался. Положительное влияние значительно заметнее при более длительном намачивании в растворах со сравнительно слабой концентрацией. Средний наибольший урожай в течение трех лет за че-

тыре укоса был получен при 3-часовом намачивании в растворе с концентрацией 4 мккюри на 1 л (урожай повысился на 33—48%). Наблюдается значительная разница в радиорезистентности между корнями и надземной массой растений в пользу корней. Отмечается перспективность радиационного метода для практического использования. Уровень активности в сене не превышает допустимых норм даже в первом укосе (Макаров, 1963). В Азербайджане исследовалось влияние ионизирующих излучений на рост и урожайность люцерны. Предпосевное облучение семян бета-лучами Cs^{137} (2500—5000 р) повышало урожайность сена на 5,7—22,3 ц/га (на 10—31%) по сравнению с контрольным вариантом. При этом повышалось и содержание витамина С на 39—78 мг%. Намачивание семян люцерны в слабых растворах солей, содержащих радиоактивный фосфор (P^{32}), увеличивало урожай сена на 7,2—14,2 ц/га, или на 6—12% по сравнению с контролем (намачивание в растворах нерадиоактивного фосфора); при этом повышалось также содержание аскорбиновой кислоты на 26,5—60,6 мг% (Исаева, 1963).

Влияние радиоактивного фосфора исследовалось и путем внесения малых доз солей в почву в вегетационных опытах и в полевых условиях (Гусейнов, Исаева, 1962, 1963). Растворы солей (KH_2PO_4) радиоактивного и нерадиоактивного фосфора вносились совместно с минеральными удобрениями в виде подкормок в почву перед цветением или в период бутонизации люцерны. Под влиянием внесения радиоактивного фосфора увеличивался рост растений, в том числе корней, повышалось содержание азота и аскорбиновой кислоты, возрастала урожайность растений. Большое значение имеют дозы вносимого радиоактивного фосфора. Повышенные дозы задерживают рост растений, снижают урожайность люцерны и уменьшают содержание витамина С в ней. В полевых опытах урожай сена люцерны увеличивался в среднем на 11,9—15,1 ц/га (на 9—11%) и на 5,8—13,3 ц/га (10—32%).

При совместном применении радиоактивного фосфора с НРВ (100 г на 1 га) урожай сена люцерны увеличивается сильнее, чем при их раздельном внесении (Гусейнов, Исаева, 1962, 1963). Предпосевное облучение семян одно- и двуукосного клевера красного гамма-лучами Co^{60} (в дозах 500—100 р) повышает урожай головок клевера почти в 2—3 раза, но не влияет на вес надземной вегетативной массы. Оптимальная доза для одноукосного клевера — 1000, для двуукосного — 600 р (Кедров-Зихман и Борисова, 1963).

УСТОЙЧИВОСТЬ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ УСЛОВИЯМ

Зимостойкость. Зимостойкость бобовых тесно связана с направленностью биохимических процессов, в частности, с динамикой превращения сахаров и других запасных веществ

(жир и др.), водным режимом растений и почвы, биологическим и физиологическим состоянием растений и т. п.

Подготовка растений к перенесению зимнего периода (Якушева, 1940, 1945; Борзаковская, 1951; Смирнова-Иконникова, 1950б; Синская, 1950; Проценко, Дубинская и Ядринцева, 1952; Сулейманов, 1964, и др.) начинается летом. Растения, своевременно закончившие рост и развитие осенью, лучше закаливаются и, очевидно, своевременно впадают в более глубокий покой. Выявилась корреляция между характером перезимовки растений (клевер) и степенью их репродуктивности (особенно в первый год жизни): чем большее число репродуктивных органов образуют растения и чем взрослее эти органы, тем выше гибель растений за зимний период.

Зимостойкость и долговечность клевера и люцерны в конечном счете зависят от формирования осенней розетки, а растения, находящиеся в биологически развитом состоянии, имеют слабую зимостойкость (Туманов, 1940; Якушева, 1940, 1945; Миняев, 1945; Лисицын, 1947; Лубенец, 1953; Синская, 1950; Таранец, 1950; Душечкин, 1951; Корякина, 1956; 1957, 1964; Родченко, 1961, и др.).

Клевер имеет пониженную зимостойкость от всходов до разворачивания 4—5-го листа, поэтому он часто погибает от весенних заморозков в период роста молодых листьев. После появления 5-го листа и до конца кущения зимостойкость как у северных одноукосных, так и у южных двухукосных клеверов возрастает. В период стеблевания и образования цветущих побегов она падает и снова повышается в момент цветения (Таранец, 1950). Предельная минимальная температура, при которой способны расти растения клевера в середине зимы, —9, —10°C, в конце зимы —6, —7°. Критическая температура, при которой наступает полная гибель растений в середине зимы, —14, —15°, в конце зимы —9, —10° (Мирошников, 1943; Степанова и Разин, 1952).

Люцерна в период от всходов до разворачивания 5-го листа имеет высокую зимостойкость. С момента развития 5-го листа до начала бутонизации зимостойкость катастрофически падает и снова повышается в фазы бутонизации и цветения за счет формирования устойчивых почек высших порядков (Родченко, 1961).

В опытах в Полтаве без снега (сгребание) люцерна зимовала благополучно при —23°, при —39° зимостойкие ее сорта без снега изреживались на 8—25% (Проценко, Дубинская и Ядринцева, 1952).

В зоне клеверосеяния люцерна отличается более высокой зимостойкостью, чем клевер (Синская, 1950; Сечкарев, 1950; Чижиков, 1951; Тарковский, 1959, и др.).

У неустойчивых видов и форм люцерны, в отличие от клевера, от заморозков (под Ташкентом) повреждается стебель

и совершенно не повреждаются листья (Новиков, 1928, 1936). Однако поврежденные стебли быстро засыхают и приводят к гибели всю надземную массу. На Карельском перешейке при весенних заморозках и осенью при минусовой температуре у люцерны страдают и листья (белеют и засыхают).

Зимой в естественных условиях повреждаются корневая шейка и верхняя часть главного корня люцерны, в опытах же с отмытыми корнями, помещенными в специальные камеры при минусовой температуре, повреждается нижняя часть корней, корневая же шейка и старые корни не повреждаются или повреждаются в меньшей степени.

Толщина снежного покрова заметно влияет на стойкость обоих видов бобовых, особенно на бедных, слабокультурных почвах. Снеговой покров толщиной в 20 см и больше предохраняет клевер от вымерзания даже в суровые зимы (Степанова и Разин, 1952; Васильев, 1956; Родченко, 1961). Люцерна успешно перезимовывает под 30-сантиметровым слоем снега, не выпревает и под слоем снега до 1 м. Под снежным покровом толщиной в 5 см стойкость люцерны снижается (Оглезнева, 1962, 1963а, 1963б), но даже при неустойчивом снежном покрове люцерна перезимовывает лучше клевера (Иркутская область) (Родченко, 1957—1961).

Гибель клевера и люцерны при перезимовке наступает нередко при излишнем увлажнении от весеннего и зимнего выпирания, вымывания растений, от ледяной корки (Культурная флора, 1950; Васильев, 1953; Тарковский, 1959) и выпревания (Родченко, 1961).

Местные стародавние клевера и люцерны перезимовывают значительно лучше, чем завезенные из других географических районов. Одноукосные клевера перезимовывают лучше, чем двуукосные.

Так, на Карельском перешейке местный Ленинградский сорт перезимовал на 58,3%, Мезенский — на 27,3% (низкая перезимовка объясняется переходом растений в генеративное состояние в год посева), Краснодарский (двуукосный) — на 16,7% (Корякина, 1953).

Из люцерн наивысшей морозостойкостью отличается люцерна желтая. Среди посевных люцерн имеются исключительно зимостойкие разновидности из Якутии и Сибири (Родченко, 1957—1961). Гибриды люцерны обычно более зимостойки (Синская, 1950). В нечерноземной зоне высокой зимостойкостью характеризуются сорта: Северная гибридная 69, Манычская, Омская 8893, Московская 1, Полтавская и многие другие (Могилева, 1936; Мироненко, 1959; Тарковский, 1959, и др.). В Латвии люцерна значительно устойчивее на маломощных дерново-карбонатных почвах, чем на мощных дерново-карбонатных (Кыргас, 1960, 1963). Несколько сниженной зимостойкостью характеризуется люцерна в Белорусской ССР

(Мироненко, 1959). Сорты из Чехословакии, Азербайджана, южноевропейские и др. при возделывании на Украине (Проценко, Дубинская и Ядринцева, 1952), а также образцы из Америки и Венгрии при выращивании в Московской области почти полностью погибают после перезимовки (Малыгин, 1953).

В зимостойкости бобовых растений большинство исследователей особое значение придает углеводному обмену (Максимов, 1929; Туманов, 1929, 1940; Якушева, 1940, 1945; Смирнова-Иконникова, 1950б; Проценко, Дубинская и Ядринцева, 1952; Bula A. Smith, 1952, 1954, 1956, и многие другие). Однако некоторые авторы не находят прямой связи или даже указывают на обратную зависимость между содержанием углеводов и зимостойкостью (Авдонин и Лебедева, 1954; Авдонин и Оглезнева, 1963; Оглезнева, 1963б).

Из углеводов наибольшее значение имеет крахмал и превращение его в сахара, которым многие исследователи придают особо важную роль в повышении морозостойкости многолетних бобовых трав. Высокое содержание сахаров в корневой шейке перед уходом в зиму является показателем устойчивости этих растений к перезимовке (Проценко, Дубинская и Ядринцева, 1952; Юхимчук, 1958).

Исследования по динамике углеводного обмена в корневой системе клевера красного одноукосного (Селаври, 1948; Родченко, 1957, 1958, 1961; Корякина, 1964) и люцерны (Проценко, Дубинская и Ядринцева, 1952; Смирнова-Иконникова, 1950б) за осенне-зимне-весенний период показали, что изменения, происходящие в корнях и узлах кущения, сводятся к убыли крахмала и фракций моносахаров и мальтозы и к увеличению содержания сахарозы с осени к середине зимы (особенно в корнях); к весне ее содержание чаще понижается. В первую половину зимы защитную роль играют моносахара и мальтоза (люцерна), а затем — сахароза, количество которой к январю увеличивается. У люцерны сахароза держится на довольно высоком уровне даже в феврале и апреле. Для более зимостойких сортов люцерны характерно снижение фракции моносахаров, особенно с декабря по февраль, у многих из них уже в феврале она не обнаруживается, а в апреле отсутствует у всех сортов. К весне общее содержание сахаров и крахмала уменьшается, и вместе с этим падает устойчивость растений, особенно у клевера, к неблагоприятным условиям весеннего периода. Для примера приводится рисунок, иллюстрирующий ход изменений в содержании углеводов за осенне-зимне-весенний период (рис. 20).

Быстрое образование растворимых углеводов и уменьшение содержания крахмала после заморозков у более зимостойких видов и сортов люцерны отмечали Бенуа (неопубликованные данные 1937—1939 гг.) на Майкопской опытной

станции и В. А. Новиков (1928, 1934) при исследовании отавы люцерны на зимостойкость на Юго-Востоке СССР.

Максимальное содержание сахаров и крахмала у клевера красного и люцерны отмечается в середине октября; в ноябре

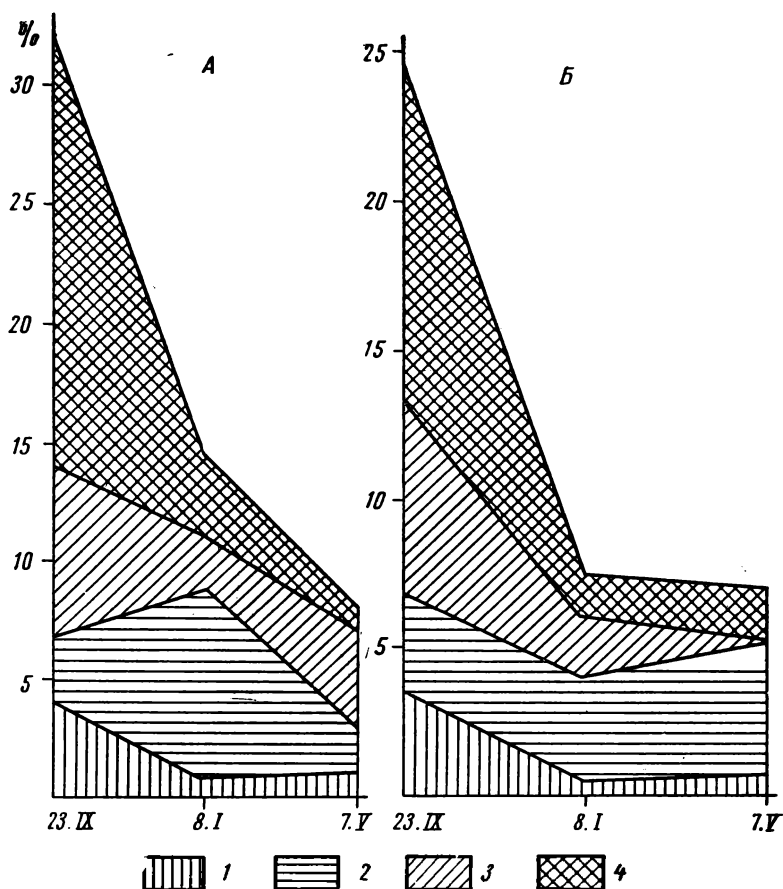


Рис. 20. Углеводный обмен клевера красного местного за осенне-зимне-весенний период (в % на абсолютно сухое вещество), Карельский перешеек (по Корякиной, 1964):

1 — моносахара; 2 — сахароза; 3 — фракция мальтозы; 4 — крахмал.
 А — корни; Б — узлы кущения.

наблюдается разложение крахмала на сахара и одновременно быстрое увеличение показателей морозоустойчивости (Борзаковская, 1951; Чепикова, 1951; Vula a. Smith, 1954, и др.). Несколько иной ход в изменениях запасных веществ в зимующих органах клевера красного обнаружен в условиях Карелии (Коровин, Барская и Новицкая, 1960).

У видов и сортов люцерны, менее устойчивых к низким температурам, в летний период в корнях и листьях содержится высокое количество растворимых углеводов и меньшее количество гемицеллюлозы по сравнению с более устойчивыми, у которых наблюдается обратная картина (Смирнова-Иконникова, 1950б; неопубликованные данные Бенуа, Ладария и Сметанниковой). У растений клевера более зимостойкого сорта Йыгева 205 отмечено более интенсивное передвижение пластических веществ из надземных органов в корни, чем у менее зимостойкого Белоцерковского сорта (Вярк и Кеэрберг, 1965). Накопление сахаров в корнях отмечается только у растений сорта Йыгева 205, что обуславливает его способность более интенсивно готовиться к зиме.

Крахмал у обоих бобовых отлагается почти по всей протяженности главного и боковых корней, а не локализуется в верхней части главного корня (Трегубенко, 1959). На большое количество крахмала в корневой шейке морозостойких сортов люцерны указывают Д. Ф. Проценко и др. (1952).

Таким образом, динамика сахаров и крахмала в корнях многолетних бобовых в течение осенне-зимне-весеннего периода коррелирует с динамикой морозостойкости (Новиков, 1934; Якушева, 1940; Смирнова-Иконникова, 1950б; Корякина, 1964, и др.).

Н. С. Авдониин и Л. А. Лебедева (1965) показали, что наиболее экономно крахмал используется в течение зимы при покрове снега в 30 см; наиболее интенсивно — при покрове в 10 см. Во время зимовки растений обоих видов в обмен вовлекаются и гемицеллюлозы, расходование которых идет медленнее, чем сахаров и крахмала.

В повышении зимостойкости бобовых играют роль не только количество сахаров, но и внутриклеточные процессы, зависящие от возрастного состояния растений (Михайловский и Борзаковская, 1948).

Большое значение для перезимовки бобовых имеет содержание белка в протоплазме (табл. 132). Перед уходом в зиму и зимой в корнях клевера по сравнению с летним периодом содержание белков значительно возрастает, что характеризует подготовленность растений к перезимовке (Юхимчук, 1958; Сулейманов, 1960, 1964). Пониженное содержание белков в листьях и зимующих почках осенью и зимой по сравнению с корневой системой объясняется оттоком их в корни, ослаблением синтеза, а также протеолизом их в условиях низкой температуры.

Содержание нуклеопротеидов в корнях растений, находящихся в состоянии покоя, зимой падает по сравнению с периодом закаливания. По-видимому, в состоянии покоя у растений ослаблен их синтез, что связано с изменением окисли-

тельно-восстановительных процессов в этот период онтогенеза (Сулейманов, 1956, 1964, и др.).

Многие ученые связывают содержание аминокислот в растении с морозостойкостью. Однако, по данным Вильдинга, Штамана и Смита (Wilding, Stahmann a. Smith, 1960), в большинстве случаев количество каждой аминокислоты примерно одинаково в устойчивых и неустойчивых формах люцерны в период активного роста в августе, но в период с ок-

Таблица 132

Содержание разных форм азота в зимующих органах клевера (в мг на 1 г сухого вещества) (по Сулейманову, 1960)

Фракция белков	Фаза развития		
	VI, бутонизация	IX, закаливание	XII, покой
Азот белковых веществ	15,38	14,67	22,59
Азот воднорастворимых белков	2,70	2,12	3,40
Азот солерастворимых белков	0,38	2,69	4,27
Небелковый азот	3,73	7,11	10,48

тября по декабрь содержание некоторых из них увеличивается в значительно больших размерах у устойчивых разновидностей, чем у неустойчивых. Була и Смит (Bula a. Smith, 1954) нашли тесную зависимость между содержанием растворимого протеина и холодостойкостью у устойчивых разновидностей и не нашли такой зависимости у неустойчивых форм люцерны. Видимо, большое значение имеет метод исследования: при применении электрофореза у устойчивых и неустойчивых разновидностей люцерны не было найдено значительных различий в содержании аминокислот по месяцам, при помощи же колонковой хроматографии в тех же образцах удалось определить повышение содержания аминокислот у более стойких разновидностей.

Большое значение в перезимовке растений имеют ферменты, из них, в частности, каталаза и пероксидаза, хотя литературные сведения по этому вопросу противоречивы (Оглезнева, 1963б). Низкая активность фермента каталазы зимой характеризует устойчивое состояние периода покоя зимующих органов (Каспарова, 1948; Юхимчук, 1958), повышенная активность определяет начало ростовых процессов. Понижение активности пероксидазы указывает на снижение зимостойкости клевера (Каспарова, 1948; Маринчик и Курбатова, 1960; Авдонин и Лебедева, 1965).

Гибель клевера на кислых почвах связана со слабой активностью каталазы, в результате чего в клетках растений скоп-

ляется отравляющая их перекись водорода. На известкованных и окультуренных почвах высокая активность каталазы предотвращает это отравление. Активность ее в листьях значительно выше активности в корневых шейках. Наивысшая активность каталазы наблюдается в сентябре и резко снижается с наступлением холодов. Неблагоприятные почвенные условия значительно понижают активность каталазы и повышают активность пероксидазы (Авдонин и Лебедева, 1965).

Первая фаза закаливания клевера красного в условиях Кольского полуострова (Каспарова, 1948) характеризуется высокой гидролитической активностью таких ферментов, как амилаза и инвертаза. Более морозостойкие сорта отличаются высокой активностью фермента амилазы, которой принадлежит ведущая роль в превращении углеводов (Юхимчук, 1958).

Известкование и окультурирование почв и в летний, и в осенне-зимний периоды усиливают восстановительные процессы в корнях бобовых и ослабляют окислительные процессы, судя по активности окислительных ферментов (каталазы, пероксидазы и др.), повышается энергетический уровень тканей растений (Оглезнева, 1963б).

В северных условиях в зимующих органах люцерны к концу периода вегетации наблюдается возрастание активности гидролитических и окислительных ферментов и интенсивности дыхания. Такая физиологическая активность сохраняется в течение всего периода покоя (Каспарова и Вартапетян, 1946).

В корнях клевера в зимнее время содержание общего фосфора возрастает по сравнению с осенним и летним периодами. Это объясняется оттоком его из листьев летней генерации в корень.

Зимостойкость клевера и люцерны зависит также от продолжительности дня, при которой выращивались растения. Чем выше зимостойкость сорта клевера, тем сильнее он реагирует на сокращение дня и быстрее перестраивает свои жизненные процессы в сторону подготовки к зиме. У этих сортов задолго до окончания периода вегетации начинается интенсивный рост корней, раньше образуется лежащая зимующая розетка с укороченными побегами. В результате они способны лучше закаливаться в предзимний период и переходить в более глубокий покой (Душечкин, 1960).

Растения клевера, выращенные на коротком дне (10—13 час), в год посева образуют хорошо облиственные розетки и все перезимовывают; на второй год они отличаются мощным развитием и большим числом генеративных побегов (Оргильянова, Родченко, 1960). Увеличение длины дня влияет отрицательно на перезимовку растений, и их рост и развитие становятся ослабленными на следующий год жизни (Яку-

шева, 1940, 1945; Васильев, 1946; Смелов, 1947; Миняев, 1954; Корякина, 1956; 1964, и др.).

Люцерна в первый год жизни при весеннем и ранне-летнем посевах на естественной длине дня переходит в репродуктивное состояние; на коротком дне (12—13 час) она остается в вегетативном состоянии, хотя и развивает более мощную надземную массу, чем контрольные растения (естественная длина дня). Зато во второй год жизни эти растения отличаются наибольшим количеством репродуктивных органов и наивысшим весом надземной массы за счет повышенной кустистости по сравнению с контрольными растениями (последствие). Сокращение длины дня до 6 час приводит к резкому падению морозостойкости люцерны (Синская, 1950).

Различия в реакции на длину дня сортов клевера и люцерны показаны в работах Тинкера (Tincker, 1925), Е. И. Якушевой (1945), Е. Н. Синской (1959), П. А. Лубенца (1953), Т. И. Капраловой (1955, 1959), Г. Э. Шульца (1949), Шульце (Schultze, 1957), В. И. Лебедевой (1958), и др.

Содержание нуклеиновых кислот довольно легко меняется при изменении светового режима растений, особенно это проявляется в содержании растворимой РНК, реакция на ДНК—весьма слабая (Родченко, Пальшина, 1963). При выращивании сортов клевера и люцерны различной зимостойкости на коротком дне у клевера наблюдается снижение общего содержания нуклеиновых кислот и содержания РНК в точках роста при весьма слабой интенсивности роста, а у люцерны, наоборот, общее содержание нуклеиновых кислот увеличивается. После прекращения светового воздействия содержание нуклеиновых кислот в точках роста растений выравнивается.

Изучение интенсивности фотосинтеза у клевера красного и люцерны синей при отрицательной температуре методом меченых атомов показало высокую активность этого процесса у люцерны (Шатилов, Рачинский, Поликарпова, 1957). В этом отношении она в несколько раз превосходит клевер красный (в одних и тех же опытах). Установлена прямая зависимость между зимостойкостью и морозостойкостью растений и интенсивностью процесса усвоения углекислоты при отрицательной температуре. Метод определения фотосинтеза у растений в герметически закрытых стеклянных сосудах на морозе с помощью меченых атомов может быть рекомендован для предварительной оценки морозостойкости вновь выводимых сортов многолетних бобовых трав.

Большое значение для морозостойкости растений многолетних бобовых имеет внесение удобрений (Щербаков, 1949; Родченко, 1961; Оглезнева и др., 1963б). Н. С. Авдонин и Л. А. Лебедева (1964) показали, что в шейке клевера содержится больше сахаров на кислой почве и меньше—на известкованной. При перезимовке в первом случае (при боль-

шем содержании сахаров) погибло 67,2% растений, а на известкованном участке (даже при меньшем содержании в них сахаров) растения сохранились. То же наблюдала у люцерны В. В. Оглезнева (1963б).

Лучший эффект по повышению морозоустойчивости клевера получается под влиянием совместного внесения калия (сернокислый калий) и фосфора (суперфосфат) (Кукса, 1937; Копержинский, 1939а). При этом небелковые соединения азота, накапливающиеся в клетках корней, защищают коллоиды плазмы от коагуляции при действии мороза — стабилизируют их (Копержинский, 1939б). Внесение осенью калийно-фосфатных удобрений в виде подкормки удлиняет период покоя, что также повышает морозоустойчивость растений (Алексеев, Васильева и Старцева, 1959; Сулейманов, 1964). Калийное удобрение в виде хлористого калия понижает морозоустойчивость растений (отравляющее действие хлора на протоплазму). Фосфорно-калийная подкормка способствует повышению гидрофобности поверхностных слоев плазмы, что препятствует замерзанию воды внутри клеток и повреждению ее кристалликами льда, а также увеличивает количество липоидов в растении и тем самым повышает их морозоустойчивость. Под влиянием подкормки в корнях клевера также увеличивается количество осмотически активных веществ, неорганического и органического кислоторастворимого фосфора, что обуславливает повышение осмотического давления клеточного сока в них в осенне-зимнее время; это рассматривается некоторыми авторами как биохимическое приспособление клевера к перенесению неблагоприятных условий зимы (Васильев, 1956; Сулейманов, 1964).

В зимующих корнях клевера под влиянием калия и особенно фосфора и калия вместе возрастает содержание небелкового азота (Рыбак, Лазурский и Ширяева, 1958).

На повышение зимостойкости клевера красного влияют также молибден и цинк (Боженко, 1956).

Жаростойкость. Способность переносить воздействие повышенной температуры и перегрев находится в тесной связи с устойчивостью растений к засухе.

Исследования эластичности протоплазмы клеток и температуры коагуляции протоплазмы (по Генкелю, 1946, 1949) у разных сортов клевера и люцерны показали самую низкую эластичность протоплазмы у клевера красного. Виды люцерны характеризуются разной эластичностью: у желтогибридной она несколько выше, чем у синегибридной; сорта, происходящие из более сухих степных районов, обычно имеют более высокую эластичность протоплазмы, чем сорта из более умеренных по климату районов. Величина эластичности у люцерны к моменту бутонизации и цветения падает, что свиде-

тельствует о снижении устойчивости ее к завяданию (Ипекджиян, 1951).

Клевер красный, несмотря на свою низкую засухоустойчивость, показывает высокую способность приспосабливаться к засухе. В условиях высокого уровня агротехники можно добиться культивирования этого ценного растения и в более засушливых районах (Ипекджиян, 1951).

Температура, при которой происходит коагуляция белков в водной вытяжке (термоустойчивость) из листьев бобовых, используется не только для характеристики жаростойкости растений, но и в качестве дополнительного показателя для вскрытия физико-химических особенностей разных видов клевера и люцерны. Этот показатель может служить для характеристики общей стойкости протоплазмы растений и при оценке приспособительных возможностей их к новым условиям существования при интродукции; он хорошо характеризует виды и сорта люцерны разного географического происхождения по их способности переносить высокую температуру (Сметанникова, 1950а, 1967а, 1967б; «Культурная флора», 1950).

Термоустойчивость белковой вытяжки колеблется по годам жизни, в зависимости от возраста растений, фазы роста и развития, предшествующих условий погоды, по укосам и т. д. у разных форм и видов люцерны и клевера по-разному. Однако относительные различия между последними сохраняются в течение нескольких лет подряд. В среднем температура коагуляции белковой вытяжки на юге выше, чем в более северных районах. Так, в молодых листьях в разные годы и время вегетации у разных видов и сортов в условиях Северного Кавказа она колебалась между 48,0—62,0°C и выше, на Карельском перешейке — между 44,0 и 61,5° и выше.

Стойкость к высокой температуре, видимо, связана и с количеством белка в листьях: в молодых листьях больше белка, и их температурный показатель выше.

Термостойкость белкового комплекса у обоих видов зависит от напряженности и хода метеорологических факторов в течение вегетации. Наиболее высокая температура коагуляции белка у люцерны совпадают с жарким периодом вегетации (жаркий и сухой 1938 г. на Северном Кавказе), в более сухие годы даже в северных условиях она также повышается по сравнению с влажными и прохладными периодами (Карельский перешеек). На изменение жароустойчивости клевера и люцерны под влиянием разной температуры в условиях степи и в лесных полосах в течение вегетации указывает Г. М. Гринева (1960), ее данные получены методом П. А. Генкеля (Генкель и Цветкова, 1950).

Дикорастущие растения имеют более высокую температуру свертывания белка в сравнении с культурными сортами

того же вида (сообщение Сметанниковой о клевере красном на Майкопской опытной станции). При интродукции люцерны тяньшанской с гор Каратау во влажный климат Подмоскovie, а затем на Карельский перешеек температура коагуляции белковой вытяжки из листьев у исходной формы (дикарь) в первый год посева остается более высокой, чем у московской репродукции этого вида; с годами при ежегодном возобновлении побегов она снижается. Это особенно заметно у растений исходных форм, полученных при пересевах семенами местной репродукции. Но все же порог коагуляции белков остается более высоким у исходной формы. Снижение температуры свертывания водной белковой вытяжки в течение вегетации происходит более резко у исходной тяньшанской формы и более плавно у приспособленных к данным условиям форм и сортов.

Разные органы и их части у бобовых имеют различную стойкость к повышенной температуре. Так, черешки листьев у некоторых видов люцерны менее стойки по сравнению с их листовыми пластинками (Сметанникова, 1950а; «Культурная флора», 1950). Возможно, эти различия сказываются на степени и характере осыпаемости листьев и листочков у разных видов люцерны, происходящей от засухи и при сушке сена.

Жаростойкость видов люцерны так же, как и их засухоустойчивость, определяется не только стойкостью протоплазмы, морфологическими и анатомическими особенностями растений: наличием более слабой (Триполитанская люцерна) или хорошо развитой корневой системы (Армянская синяя и др.), количеством и размерами устьиц, длиной жилок листа, обилием волосков на листьях или побегах, а в связи с этим и различной водоудерживающей способностью, способностью к завяданию и т. д. (Сметанникова, 1950а, 1950б; Гринева, 1963, и др.). Термоустойчивость физиологических процессов у растений разбирается в диссертации Ю. М. Днепровского (1967).

Видимо, правильно различать две стороны в устойчивости растений к высоким температурам: истинную жаростойкость, связанную с физико-биохимическими особенностями их протоплазмы, и жаростойкость, обусловленную морфо-биологическими особенностями самих растений. Растения, не отличающиеся высокой протоплазменной устойчивостью, переносят высокую температуру благодаря глубоко проникающей корневой системе, обеспечивающей бесперебойное снабжение водой и снижение температуры благодаря интенсивности транспирации (Хлебникова, 1934; Сметанникова, 1950).

На теоретической стороне явления жаростойкости растений и оценке методов ее исследования мы не останавливаемся, так как этот вопрос подробно рассматривается в т. III «Физиологии сельскохозяйственных растений» (Ген-

кель, 1967). Вопросы засухоустойчивости клевера и люцерны излагаются в основном в разделе о водном обмене этих видов, поэтому мы остановимся лишь на вопросах закаливания семян клевера и люцерны к засухе.

Засухоустойчивость и жаростойкость клевера и люцерны могут быть повышены путем переменного намачивания семян в воде и высушивания, а также намачиванием их в растворах микроэлементов (Ипекджиян, 1951). При переменном намачивании и высушивании семян клевер двуукосный (Грибановский) и люцерна синегибридная (Московская ВИК) повышали засухоустойчивость и давали более высокий урожай сена. Обработка семян синегибридной люцерны Гримм-Зайкевича растворами микроэлементов (бор, молибден) с последующим подсушиванием повысила урожай зеленой массы (при обработке борной кислотой) на 29% по сравнению с обработкой водой. Намачивание семян в борных растворах оказывает положительное действие и на жаростойкость растений (Школьник, 1950).

Для повышения жаростойкости растений предлагается также внекорневая подкормка 0,05%-ным сернокислым цинком, под влиянием которой происходит сдвиг дыхания в сторону увеличения образования органических кислот, что и ведет к возрастанию стойкости к повышенной температуре.

По мнению П. А. Генкеля (1967), далеко не все растения способны закаливаться. Закаливаются только такие, которые в своем онтогенезе часто или иногда испытывают некоторый недостаток воды. Растения, бесперебойно снабжающиеся водой благодаря глубоко идущей в почву корневой системе, не способны «закаливаться к засухе» («Физиология сельскохозяйственных растений», т. III). Так, закаливание люцерны серповидной приводит к снижению урожая массы примерно на 20% (Ипекджиян, 1951).

Мы считаем, что вопросы закалки многолетних кормовых трав, в частности люцерны, требуют дальнейшего изучения в связи с географическим происхождением видов и экотипов.

Солеустойчивость. Люцерна, по одним данным, не является солеустойчивым растением (Копержинский, 1950), по другим — характеризуется относительно невысокой солеустойчивостью (Ковда, 1937; Кабаев, 1953, и др.). Клевер относится к слабо солеустойчивым растениям (Бурыгин, 1952, цит. по Шахову, 1956).

Люцерна чувствительна к засолению почвы, особенно в первый период развития. При среднем и сильном засолении без предварительной промывки почвы ее развитие невозможно, она не дает даже всходов (Рождественский, 1928, 1938, 1939). По мере развития растений солеустойчивость люцерны повышается. Поэтому важно создать надлежащую пониженную концентрацию солей в первые фазы развития люцерны,

что и достигается предпосевным поливом (Копержинский, 1950).

Однако известно, что и после промывки в почве остаются растворимые вредные соли, отрицательно влияющие на рост, развитие и продуктивность растений.

Солеустойчивость люцерны меняется в зависимости от сроков посева. При более раннем посеве (в феврале, начале марта) она переносит в 2 раза больше засоление, чем при посеве в апреле, что, видимо, связано с большей влажностью поверхности почвы (Қабаев, 1938). Величины содержания хлора в почве для нормального развития люцерны и величины, характеризующие предельную солеустойчивость растений, приводятся Қабаевым (1953, 1954). Солеустойчивость люцерны, по его данным, в 2,2—4,0 раза ниже, чем у подсолнечника. Она зависит не только от вида и сорта, но и от географического происхождения семян. Местные сорта более солеустойчивы, чем привозные.

При одинаковом содержании солей в почве люцерна в травосмесях развивается значительно лучше, чем в чистых посевах. Посев трав в смеси является важным агротехническим приемом повышения солеустойчивости (и одновременно и засухоустойчивости) (Оганесян, 1953, 1954).

Понятие солеустойчивости расчленяется в зависимости от качества засоления почвы (Строганов, 1967). У люцерны следует различать хлоридно-сульфатную и сульфатно-хлоридную устойчивость (Азизбекова, 1964). Влияние разнокачественности засоления в условиях Азербайджана на ряд физиологических процессов (вязкость протоплазмы, ее эластичность и проницаемость, содержание осмотически активных веществ, водный режим, интенсивность фотосинтеза и дыхания, окислительно-восстановительные процессы, содержание углеводов и различных форм азота) исследовала З. С. Азизбекова (1964). Повышение интенсивности фотосинтеза в условиях засоления наблюдала Қлинг (1954).

В условиях Азербайджана специально изучается также влияние предпосевного солевого закалывания на некоторые физиологические процессы люцерны с целью повышения степени ее солеустойчивости. Под влиянием НРВ у люцерны при сульфатно-хлоридном и хлоридно-сульфатном засолении почвы возрастает солеустойчивость протоплазмы, повышается интенсивность процессов фотосинтеза и дыхания, а также активность окислительных и восстановительных ферментов, благоприятнее складывается водный обмен растений, ускоряется образование репродуктивных органов (увеличивается число бутонов и цветков) и плодообразование, в результате чего повышается урожай и его качество.

Люцерна широко применяется на засоленных почвах орошаемого земледелия с целью их рассоления (Ларин и др.,

1951). Благодаря большому потреблению ею воды восходящий ток воды в почве прерывается, вследствие чего прекращается подъем солей к поверхности почвы. Корни люцерны, пронизывая почву на большую глубину, при поливах способствуют продвижению солей в более глубокие слои. Однако рассоляющая роль люцерны проявляется лишь в том случае, когда возделывание ее сочетается с рядом мелиоративных и агротехнических мероприятий (Гриценко и Соколов, 1950). Содержание солей в метровом слое под двухлетней люцерной составляет около 34% от их количества под хлопковой старопашкой. Посеянный по люцерне хлопчатник дает и до 50—100% прибавки урожая по сравнению с его посевами по хлопчатнику же.

ВАЖНЕЙШИЕ ЗАБОЛЕВАНИЯ И МЕРЫ БОРЬБЫ С НИМИ

Клевер и люцерна часто повреждаются грибными, бактериальными и вирусными болезнями. Эти заболевания не только снижают урожай надземной массы семян и их качество, но нередко приводят к полной гибели растений. Сено из больных растений беднее протеином и содержит много клетчатки; семена имеют пониженную всхожесть, обычно щуплые и дают больные, ослабленные всходы.

На основании многих работ (Миняева, 1944; Пономаренко, 1949; Тиунов и Метельский, 1953; Купревич, 1954; Лубенец, 1959, 1960; Герасимова, Миняева, 1960; Тарковский, Константинова, Шайн, Гладкий, Герасимова и Миняева, 1964, и др.), а также определителей болезней и специальных сводок, приводим только важнейшие болезни и меры борьбы с ними. Среди последних особое значение имеют организационно-хозяйственные мероприятия (севооборот, карантин), а также соблюдение правил агротехники: способы и сроки посева, сроки и способы уборки, внесение удобрений (макро- и микроудобрения), уничтожение сорняков и послеуборочных остатков, опыливание и опрыскивание ядохимикатами и пр. В борьбе с болезнями существенную роль играет выведение новых устойчивых сортов и использование местных сортов-популяций, более стойких и продуктивных («Агротехнические указания по борьбе с болезнями и вредителями кормовых растений», 1967).

Рак клевера и люцерны. Возбудитель *Sclerotinia trifoliorum* Erikss. Заболевание обнаруживается рано весной после схода снега. Растение заражается грибницей, образовавшейся в результате прорастания спор на поверхности почвы и на отдельных частях растений еще осенью, и приобретает бурую окраску. Ткани корня у корневой шейки разрушаются, затем корень начинает гнить и надземная часть легко отделяется от корневой шейки.

Во влажную, сырую погоду вокруг корневой шейки больших растений легко заметен белый, в начале паутинистый, хлопьевидный пушок грибницы; с наступлением потепления грибница быстро уплотняется и появляются вначале белые, а затем чернеющие желваки. Это — покоящаяся стадия гриба (склероции), в которой возбудитель рака может оставаться жизнеспособным до 5—7 лет. Склероции прорастают с конца лета и осенью до наступления морозов.

Профилактическое значение имеет глубокая обработка участка, многократная культивация: склероции при этом заделываются в почву и не имеют условий для прорастания.

Ржавчина. Возбудитель у клевера *Uromyces trifolii* Lév, у люцерны *Uromyces striatus* Schröt.

У клевера эта болезнь поражает листья и стебли, у люцерны — листья, стебли, цветоножки и бобы. Заболевание проявляется в виде мелких подушечек, в которых развиваются споры (уредоспоры). Летом они имеют ржаво-желтый цвет, а в конце лета приобретают темно-коричневую окраску вплоть до черной (зимняя стадия). Уредоспоры зимуют на опавших листьях и стеблях. После перезимовки ранней весной они заражают молодые листья, где развивается весенняя стадия гриба, а за ней — летняя и зимняя.

Меры борьбы — соблюдение правил агротехники; для клевера рекомендуется опрыскивание бордосской жидкостью (Миняева, 1950).

Мучнистая роса. Возбудитель болезни у клевера — *Erysiphe communis* f. *trifolii* Rabenhorst, у люцерны два вида — *Leveillula (leguminosarum)* f. *medicaginis* Jacz. и *Erysiphe communis* f. *medicaginis* Dietz.

На листьях, стеблях, у клевера на чашечках, а у люцерны и на бобиках летом появляется беловатый, паутинистый налет. Постепенно он буреет. Это появляются зимние плодовые тела, вначале золотистые, а затем коричневые и черные. В этой стадии гриб перезимовывает на поверхности стерни и на других послеуборочных остатках. Весной в плодовых телах развиваются споры, которые вызывают новое заражение растений. Развитию болезни способствует теплая и влажная погода. Болезнь имеет очень широкое распространение.

Помимо общих мер агротехнического порядка мерами борьбы являются опыливание семенных посевов серой или опрыскивание известково-серным отваром.

Ложная мучнистая роса (пероноспора). Возбудители у клевера — *Peronospora pratensis* Syd., у люцерны — *P. aestivalis* Syd. Болезнь появляется на верхней стороне листьев в виде неправильных пятен желтоватого цвета, на нижней стороне листьев образуется густой лиловато-серый налет летних плодоношений гриба (впоследствии у люцерны этот налет принимает коричневый оттенок). У люцерны при сильном

развитии болезни поражаются и молодые побеги, которые утолщаются, искривляются и останавливаются в росте. Особенно страдают от ложной мучнистой росы загущенные посе- вы клевера и люцерны. В случае значительного заболевания рекомендуется более раннее скашивание травостоя.

Бурая пятнистость. Возбудители у клевера — *Pseudopeziza trifolii* Finkl., у люцерны — *P. medicaginis* (Lib.) Sacc.

На листьях, реже на черешках и стеблях, у клевера при этом заболевании образуются округлые бурые пятна, на поверхности которых развиваются черно-коричневые блюдце-видные образования, являющиеся плодоношением гриба. У люцерны на листьях, стеблях и плодах появляются мелкие точечные пятна с мелкозубчатыми краями, рыжевато-бурые или коричнево-черные, никогда вместе не сливающиеся. Эта болезнь люцерны широко распространена во всех районах люцерносеяния. Появление и развитие болезни находится в зависимости от метеорологических условий. Особенно большое значение имеют осадки, которые вызывают вспышку бо- лезни.

Цветочная плесень. Возбудители у клевера и люцерны *Botrytis anthophila* A. Bond. Этой болезнью поражаются ткани всех частей цветка, которые покрываются сероватым пушком; споры гриба прорастают в цветках и проникают в завязь. Споры распространяются насекомыми. Цветочная плесень поражает только культурные и дикорастущие крас- ные клевера.

Аскохитоз. Возбудители у клевера *Ascochyta trifolii* A. Bond. et Trouss., у люцерны — *A. imperfecta* Peck.

На листьях, стеблях и прицветниках клевера появляются крупные охряно-серые пятна, у люцерны поражаются листья, молодые побеги, стебли, цветоносы, бобы и семена, может по- ражаться и верхняя часть корней (растрескивание). На пора- женных местах появляются пятна различной формы, величи- ны и окраски; особенно опасно поражение молодых побегов, цветоносов и семян. В центре пораженных пятен у обоих ви- дов можно заметить буровато-черные точечные плодовые тела возбудителя. Заболевание молодых побегов и цветоносов ве- дет к задержке роста, резкому ослаблению растений и их быстрой гибели. Аскохитоз широко распространен и вредоно- сен в районах люцерносеяния, где особенно сильно развива- ется во влажную прохладную погоду. Пораженные посевы не- обходимо скашивать раньше: подкос семенного травостоя весной при сильном развитии болезни значительно снижает заболевание во втором укосе. Другие меры борьбы — соблю- дение всех агротехнических мероприятий.

Антракноз (ожог). Возбудители *Kabatella caulivora* (Kirchn) Karak или *Gloesporium caulivorum* Kirchn.

На стеблях, черешках и листовых пластинках клевера по-

являются буро-коричневые пятна, нередко окаймленные черной полосой. Эти пятна образуют язвы, трещины; пораженные стебли и черешки засыхают, легко надламываются и опадают. На ранних стадиях болезни поражаются только пластинки листьев, жилки чернеют, между ними появляются угловатые пятна. Болезнь ярче проявляется в период массового цветения и позже; на второй год пользования степень поражения растений сильнее, чем в первый. Пораженные головки содержат от 50 до 83% больных цветков. Меры борьбы с заболеванием обычные агротехнические, кроме того, необходимо протравливание посевного материала гразаном.

Люцерна, по-видимому, обладает иммунитетом к антракнозу. Эта болезнь для нее еще недостаточно изучена.

Корневые гнили. Первопричиной их являются грибы рода *Fusarium*. Гнили возникают под влиянием комплекса микроорганизмов. Заболевание известно под названием увядания или вилт. Природа заболеваний недостаточно изучена (Шнейдер, 1964, 1965).

В СССР вилт впервые обнаружил А. А. Ячевский в 1911 г. на посевах клевера красного под Петербургом. Позже он был отмечен в других областях нашей страны (Украина, Алтай, Поволжье и др.) (Шнейдер, 1964, 1965).

Вначале заболевают отдельные стебли; верхушки побегов блекнут, поникают, становятся соломенно-желтыми, иногда с розоватым оттенком, затем засыхают. Возбудитель проникает в ткани растений через места ранений насекомыми, при обработке почвы, обмораживании. Корень больного растения буреет. У люцерны вначале побурение охватывает отдельные сосуды, затем все кольцо их и, наконец, весь корень. У клевера болезнь поражает прежде всего боковые корешки.

Бактериальное увядание, или вилт. Карантинное заболевание. Возбудитель — *Mycobacterium insidiosum* (Meculloch) Krassilnikov (*Aplanobacter insidiosum* Meculloch).

Симптомы поражения проявляются в посветлении окраски листьев и пожелтении их по краям. Позже начинается побурение листьев и побегов, затем загнивание и увядание. Пораженные сосуды корней и стеблей желтеют, от сосудов болезнь переходит на соседние ткани. На поперечном срезе через корень в начале заболевания видно побуревшее кольцо. Бактерии вилта проникают в растение через места механических повреждений корневой шейки (при обработке, заморозками и пр.). Заражение вилтом проявляется только на следующий год, реже в конце первого года. У больных растений задерживается рост, они становятся карликовыми и образуют большое количество тонких стеблей, имеющих вид «ведьминых метел»; плохо зимуют. Листья у больных растений мельчают уже в первый год жизни, становятся желтоватыми. Выпадают растения обычно во втором году жизни. Существу-

ет реальная опасность перемещения вместе с семенами в новые районы и возбудителя увядания, при этом зараженные семена могут вызвать не только заболевание проростков, но и взрослых растений. Для борьбы с вилтом, помимо общих агротехнических мероприятий, особое значение имеет севооборот.

Необходимо отметить, что люцерна снижает заболевание вилтом хлопчатника, для которого он является бичом плантаций.

Абсолютно устойчивых видов и сортов к корневым гнилям не выявлено; средней устойчивостью обладают сорта из Средней Азии и Закавказья, где они возделываются 3—3,5 тысячи лет. Обычно среди популяций встречаются лишь отдельные растения, устойчивые к корневой гнили. Дикорастущие виды более устойчивы в этом отношении, чем культурные, в частности желтая люцерна.

В «Культурной флоре СССР» (1950) Е. Н. Синской составлена специальная глава по устойчивости люцерны к заболеваниям, где дается список наиболее распространенных в СССР грибных и других болезней этого растения.

* *
*

В итоге можно сказать, что клевер и люцерна все еще недостаточно изучены и не все их возможности освоены для получения высоких урожаев. Особенно много предстоит сделать в отношении разработки физиологических основ создания высоких и устойчивых урожаев семян этих растений. Необходимо шире вовлекать в изучение не только культурные виды и сорта разного географического происхождения, но и дикорастущие формы и виды.

Физиологические показатели и их изменчивость должны занять соответствующее место при подборе пар для скрещивания с целью создания новых сортов, а также при селекционных работах.

Физиологические исследования должны служить теоретическим обоснованием формирования урожая при разных приемах агротехники не только видов, но и сортов клевера и люцерны (сортовая агротехника). Необходимо усилить физиологические исследования обоих бобовых в травосмесях, углубить работу по изучению физиологии больного растения и др.

Настоятельно требуется организация планомерных и координированных исследований многолетних бобовых трав в комплексе с анатомами, биохимиками, ресурсоведами, систематиками, почвоведом, метеорологами, мелиораторами, агрономами и др. Физиологам следует обратить пристальное

внимание на исследования популяций клевера и люцерны, так как почти все сорта бобовых являются популяциями.

Физиология целого растения, когда все процессы в нем рассматриваются во взаимосвязи, только начинает развиваться (Курсанов, 1960а, 1960б), для многолетних трав в этом отношении предостое сделать очень много.

Сравнительное эколого-физиологическое изучение клевера и люцерны показало высокую физиологическую активность и пластичность их в реакции на изменения условий выращивания. Последнее подтверждает перспективность широкого внедрения люцерны в нечерноземной зоне и продвижения ее в более северные районы СССР, а клевера — в более засушливые районы СССР.

ЛИТЕРАТУРА

- Авдеева М. М. Докл. ТСХА, 1961, вып. 72. Абдиева Р. Г. Автореф. канд. дисс. Баку, 1967. Абуталыбов М. Г. Значение микроэлементов в растениеводстве. Баку, 1961. Авдонин Н. С. Кн. «Вопросы повышения плодородия почв нечерноземной полосы». Изд-во МГУ, 1954. Авдонин Н. С. и Аренс И. П. Кн. «Влияние свойств почв и удобрений на качество растений». Изд-во МГУ, 1966. Авдонин Н. С. и Грушевая Т. Н. Кн. «Вопросы плодородия почв нечерноземной полосы». Изд-во МГУ, 1954. Авдонин Н. С., Зеликсон Б. М. и Лебедева Л. А. Кн. «Влияние свойств почвы и удобрений на качество растений». Изд-во МГУ, 1966. Авдонин Н. С. и Ильина Г. В. Земледелие, 1956, 10. Авдонин Н. С., Колосова Н. А. Вестн. с.-х. науки, 1959а; ДАН СССР, 1959б, 127, 5. Авдонин Н. С., Кузина Е. В. и Лебедева Л. А. Сб. «Вопросы повышения плодородия почв нечерн. полосы». Изд-во МГУ, 1954. Авдонин Н. С. и Лебедева Л. А. Кн. «Достижения науки и передового опыта в сельском хозяйстве». М., 1954, 3. Вестн. Моск. ун-та, биол. и почв., 1965, 4; Научн. докл. высшей школы, биол. науки, 1965б, 4. Авдонин Н. С. и Оглезнева В. В. Вестн. Моск. ун-та, сер. VI, 1963, 4. Аветисян А. А. и Гуланян В. М. Тр. Ерев. зооветер. ин-та, 1962, вып. 25. Агротехнические указания по возделыванию многолетних трав. М., Сельхозгиз, 1967. Азизбекова З. С. Сб. «Нефтяные удобрения и стимуляторы». Изд-во АН АзССР, 1963; Повышение солеустойчивости хлопчатника, кукурузы и люцерны. Баку, Изд-во АН АзССР, 1964. Айзупиете И. П. Сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Рига, 1959; Тр. Ин-та биол. АН ЛатвССР, Рига, 1961. Акимцева З. С. Уч. зап. Пермск. гос. пед. ин-та, 1966, вып. 39. Алексеев А. М. Уч. зап. Казанск. ун-та, 1937, 97, кн. 5—6; то же 1954, 114, кн. 8; Водный режим и влияние на него засухи. Казань, 1948. Алексеев А. М., Васильева И. М., Старцева А. В. Физиология обмена веществ клевера красного. М., Изд-во АН СССР, 1959; Бот. журн., 1960, 45, 6. Алексеенко Л. Н. Бот. журн., 1958а, 43, 11; Автореф. канд. дисс. Л., 1958б; Вестн. с.-х. науки, 1958б, 11; кн. «Вопросы сенокосно-пастбищного хозяйства». М., Изд-во МСХ СССР, 1960; Продуктивность луговых растений в зависимости от условий среды. Изд-во ЛГУ, 1967. Алиева Е. И. Тр. ВИУА, 1964, вып. 43. Анакиев В. В. ДАН СССР, 1946, 53, 7. Андреев С. С. Кн. «Физиол. с.-х. растений». Изд-во МГУ, 1967, 2. Анспок П. И. Кн. «Биологическая наука сельскому и лесному хоз.». Рига, 1960; сб. «Микроэлементы и урожай». Рига, 1961. Байтулин И. О. Докл. Каз. акад. с.-х. наук, 1960, 1; Вестн. АН КазССР, 1961а, 1; Вестн. с.-х. науки МСХ КазССР, 1961б, 5; Автореф. канд. дисс. Алма-Ата, 1962. Бамберг К. К.

Изв. АН ЛатвССР, 1956, 1. Бардинская М. С., Смирнов А. М. и Сафонов В. И. ДАН СССР, 1959, 124, 2. Белов А. И. Тр. Всес. съезда по генет., селекции, семенов. и плем. животнов. Л., 1929, III. Белова Т. П. Автореф. канд. дисс. Л., 1958. Белоусов М. А. Проблема создания устойчивых травосмесей в условиях хлопководства Средней Азии. М., Сельхозиздат, 1952. Белякова В. И. Тр. Белорусск. с.-х. акад., 1953, 19. Березова Е. Ф., Ремпе Е. Х. Микробиология. 1952, 8, вып. 7. Берлянд С. С. Основы агрохимии. М., Учпедгиз, 1962. Благовещенский А. В. Сб. «Проблемы ботаники». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1958, вып. III. Благовещенский А. В. и Александрова Е. Г. Биохимия бобовых растений. М., «Наука», 1967. Бобров Е. Г. Кн. «Флора и систематика высших раст.». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1947, сер. 1, вып. 6. Боженко В. П. Канд. дисс. Л., 1955; сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Рига, Изд-во АН ЛатвССР, 1956. Болотов А. И. Избр. соч. по агрономии, плодоводству, лесоводству, ботанике. М., Изд-во МОИП, 1952. Бордаков Л. П. Сб. «Растениеводство СССР». М., 1933, 1, ч. 2. Борзакская И. В. Научн. тр. Ин-та физиол. раст. и биохимии. Киев, 1951, 4. Бригинец Н. и Трегубенко М. Коллоиды, 1939, V, вып. 1 и 2. Буркин И. А. Селекция и семенов., 1961, 2. Бурыгин В. А. Изв. АН УзССР, 1948, 3. Бутовский Б. Г. Тр. Сахалинск. компл. н.-и. с.-х. ин-та, 1966, вып. 17. Вагин А. Земледельческая газ. 1914, 11, 12. Васильев И. М. Тр. Сев.-Кавк. ассоц. н.-и. ин-тов, 1927, вып. 7, 28; Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1931, 27, вып. 5; Докл. Всес. совещ. по физиол. раст. в 1940 г. М.—Л., 1946, вып. 1; Зимостойкость растений. М., Изд-во АН СССР, 1953; Зимовка растений. М., Изд-во АН СССР, 1956. Васильева И. М. Изв. Казанск. фил. АН СССР, 1956, 5. Васильченко И. Т. Природа, 1940, 4; Бот. журн., 1948, 33, 6; Тр. БИН АН СССР, сер. I. 1949, вып. 8. Вильямс В. Р. Луговое хозяйство и кормовая площадь. М.—Л., Сельхозгиз, 1931а; Общее земледелие с основами почвоведения. М., Изд-во «Новый агроном», 1931б; Почвоведение, М., Сельхозгиз, 1948. Виноградова Х. Г. и Дробков А. А. ДАН СССР, 1949, 68, 2. Владимиров И. Ф. Новые кормовые культуры. Куйбышев, 1956. Владимиров Л. С. Автореф. канд. дисс. Алма-Ата, 1966. Власюк П. А. Применение марганцевых удобрений в СССР. Изд-во АН УССР, 1952. Власюк П. А. и Климовичкая З. М. ДАН СССР, 1951а, 77, 5; то же 1951б, 77, 6; Докл. ВАСХНИЛ, 1952, вып. 5. Вобликова Т. В. ДАН СССР, 1949, 68, 3. Выскребенцева Э. И., Курсанов А. Л. Физиол. раст., 1959, 6, вып. 5. Вярк Э. Я. и Кеэрберг О. Ф. 2-я биохим. конфер. прибалт. респ. и БССР. Рига, 1965. Гальцев П. Е. Сб. «Из результатов вегетац. опытов и лаборат. работ Моск. с.-х. ин-та 1908—1909 гг.». М., 1911. Гелчинская Р. В. Биохимия культ. раст. М.—Л., Сельхозгиз, 1938, 2. Гельцер Ф. Ю. Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М., Сельхозгиз, 1946. Генкель П. А. Бот. журн., 1949, 34, 5; Тр. конф. Ин-та генетики. М.—Л., Изд-во АН СССР, 2. Генкель П. А. и Ситникова О. А. Естественное в школе, 1953, 6. Генкель П. А. и Цветкова И. В. ДАН СССР, 1950, 74, 5. Герасимова А. И., Миняева О. М. Вредители и болезни кормовых трав. М., Сельхозгиз, 1960. Гетко Е. Е. Докл. ВАСХНИЛ, 1966, 2. Гладкий М. Ф. Селекция и семеноводство, 1945, 1—2; сб. «Вопросы кормодобывания». М., Сельхозгиз, 1949, вып. 2; сб. «Люцерна». М., Сельхозгиз, 1950; Селекция и семеноводство, 1961, 2. Голодковский В. Л. Изв. АН УзССР, 1956, 11; Тр. Ин-та сельского хоз. Узб. АН, 1956, вып. 2. Горбачева А. П. Докл. ВАСХНИЛ, 1956, 5. Горбунова Г. С. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 1956, вып. 1. Гринева Г. М. Сообщ. Моск. отд. Всес. бот. общ. М., Изд-во АН СССР, 1960, вып. 1. Гриценко Т. Г. и Соколов Ф. А. Сб. «Люцерна». М., Сельхозгиз, 1950. Гроссгейм А. А. Кн. «Флора СССР». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1945, XI. Губин А. Ф. Докл. совещ. при ВАСХНИЛ. М.—Л., 1937; Медоносные, пчелы и опыле-

ние красного клевера. М., ОГИЗ — Сельхозгиз, 1947. Гусев Н. А. Химиз. социал. землед. 1939, 7; кн. «Физиол. с.-х. раст.». Изд-во МГУ, 1967, 3. Гусейнов Д. М., Исаева Ф. Г. Докл. АН АзССР, Баку, 1962, 18, 7; Изв. АН АзССР, сер. биол. и мед. наук, 1963, 2, 12. Дагис И. К. Сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Рига, Изд-во АН ЛатвССР, 1956. Дараган-Сушова А. Ю. и Сметанникова А. И. Тр. БИН АН СССР, сер. III, 1963, вып. 14. Джеймс В. Дыхание растения. М., ИЛ, 1956. Дмитриев А. М. Кормодобывание. М.—Л., Сельхозгиз, 1934; Луговоеводство с основами луговедения. М., Сельхозгиз, 1941. Дмитриев К. А. Бюлл. ВАСХНИЛ, М., 1937, 5; Селекция и семеноводство, 1938, 6. Дмитриева Л. В. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР. М., Изд-во АН СССР, 1958, вып. 31; 1959, вып. 33; 1960, вып. 38; 1961, вып. 42; Тр. Бот. сада АН СССР, 1962а, 8; Автореф. канд. дисс. Новосибирск, 1967. Дорожнов А. В. Бюлл. научн.-техн. информ. с.-х. опытн. ст. Горьковск. с.-х. ин-та, 1958, 1. Дробков А. А. Сб. «Микроэлементы в жизни растений и животных». М., Изд-во АН СССР, 1952. Дьякова Е. В. Докл. ВАСХНИЛ, 1945, вып. 6; Почвоведение, 1948, 13; Вестн. кормодобыв., 1949, 2; сб. «Микроэлементы в жизни растений и животных». М., Изд-во АН СССР, 1952. Душечкин В. И. ДАН СССР, 1951, 76, 6; кн. «Физиология устойчивости растений». М., Изд-во АН СССР, 1960; Тр. Ин-та экспер. биол. Таллин, 1962, II. Егоров А. Д. Витамин С и каротин в растительности Якутии. М., Изд-во АН СССР, 1954. Елагин И. Н. Селекция и семенов., 1953, 4. Епикова А. Р. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1951, 56, вып. 1. Жемчужников Е. А. и Сикстель Д. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, сер. III, 1935, 12. Жемчужников Е. А. и Сказкин Ф. Д. Тр. Сев.-Кавк. ассоц. н.-и. ин-тов, Ростов-на-Дону, 1928, 53, вып. 9. Жолкевич В. Н. Сб. «Биол. основы орошаемого землед.». М., Изд-во АН СССР, 1957. Жукова П. Г. Автореф. канд. дисс. Л., 1954; Вестн. ЛГУ, 1955, 1. Журавлев Е. М. Тр. Всес. конфер. по витаминам. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940; Зап. Пушк. зоотехн. лабор. Л., 1943, вып. 24; Автореф. докт. дисс. Пенза, 1955; Тр. Пенз. с.-х. ин-та, 1957, вып. 11; 1958, вып. 2. Журавлев Е. М., Голубенцева Ю. В., Мартинсон Т. И. Зап. Пушк. зоотехн. лабор. Л., 1939, вып. 20. Журавлев Е. М., Мартинсон Т. И. Зап. Пушк. зоотехн. лабор. Л., 1943; вып. 24; Тр. Всес. н.-и. ин-та кормления с.-х. жив., 1950, 1. Журавлев Е. М., Меженко И. В., Панова Г. А., Ивановский В. М. и Кондрашкина Н. И. Сб. тр. Пенз. с.-х. ин-та, 1959, вып. 5. Журавлев Е. М. и Панова Г. А. Сб. тр. Пенз. с.-х. ин-та, 1959, вып. 5. Забелло Д. А. Сб. научн. тр. АН БССР, 1951, вып. 1. Залялов Ф. К. Изв. ТСХА, 1957, вып. 5(18). Зейлигер Д. О. Сб. тр. Пенз. с.-х. ин-та, 1956, вып. 1; 1958, вып. 2; 1959, вып. 5. Знаменский И. Е. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 1948, вып. 6. Зонштейн Л. Я. Сб. «Производство белковых кормов». М., Сельхозгиз, 1959. Иванов Д. А. Луга и пастбища. М.—Л., Сельхозгиз, 1953. Ильина Е. Я. Вторая межвузовская научно-отчетная конф. Тез. докл. Изд-во ЛГУ, 1963. Иоффе Р. К. Люцерна. Ташкент, 1930; Докл. ВАСХНИЛ, 1950, вып. 7. Ипекджиян В. М. Автореф. канд. дисс. М., 1951. Исаева Ф. Г. Изв. АН АзССР, 1963, 1. Кабаев В. Е. Соц. сельское хоз. Узбекистана, 1953, 1; Тр. 6-й сессии АН ТуркмССР, Ашхабад, 1954. Кальянов Д. Г. Сов. агрол. 1939, 5. Капралова Т. И. Канд. дисс. М., 1955; ДАН СССР, 1959, 127, 5. Каспарова С. А. Биохимия. 1948, 13, вып. 5. Каспарова С. А. и Вартапетян С. М. Ред. н.-и. работ АН СССР за 1945 г., отд. биол. наук, М.—Л., 1947. Катальмов М. В. Микроэлементы и их роль в повышении урожайности. М., Госхимиздат, 1957. Качинский Н. А. Тр. Моск. обл. опытн. станции, 1925, вып. 7, ч. 1. Кеворков А. П. Сб. «Микроэлементы в сельском хоз. и медицине». Рига, 1956. Кедров-Зихман О. К., Борисова Н. И. Сб. «Предпосевное облечение семян с.-х. культур». М., Изд-во АН СССР, 1963. Кедров-Зихман О. К., Розенберг Р. Е. и Проташик Л. Н. Сб. «Микро-

элементы в сельском хоз. и медицине». Рига, 1956. Кирсанова В. А. Биохимия, 1944, 9, вып. 2—3; сб. «Основные источники витам. сырья Узбекистана». Ташкент, 1946. Кисис А. Д. Сб. «Получение высоких урожаев семян многолетних трав». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954; сб. «За высокие урожаи в Прибалтийских республиках». М., Сельхозгиз, 1956. Киструсский А. И. Люцерна. Ростов-на-Дону, 1936. Климова Е. С. Изв. Естеств.-научн. ин-та при Пермск. ун-те, 1956, 13, вып. 9. Климовицкая З. М. Научн. тр. Ин-та физиол. раст. и агрохимии АН УССР, 1952, 5. Клинг Е. Г. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 1954, вып. 18. Кобурн Ф. Д. Люцерна. СПб., 1908. Ковда В. А. Солончаки и солонцы. М., Изд-во АН СССР, 1937. Кокина С. И. Изв. Гл. бот. сада АН СССР, 1929, 28, вып. 1—2. Колесникова П. Д. Автореф. канд. дисс. Ташкент, 1955; сб. «Вопросы физиологии хлопчатника и трав». Ташкент, Изд-во АН УССР, 1957, вып. 1; Изв. отд. с.-х. и биол. наук АН ТаджССР, 1961, вып. 1 (4); Уч. зап., сер. биол., ТаджССР, Душанбе, 1963, 35. Коликов М., Мухина Н., Шутова З. С.-х. производство нечерноз. полосы. 1965, 3. Комулайнен А. А. и Новицкая Ю. Е. Тр. Карельск. фил. АН СССР. Петрозаводск, 1956, вып. 6. Константинова А. М. Вестн. кормодоб., 1940а, вып. 2; Селекция и семенов., 1940б, 1; 1948; 11; Бюлл. научно-техн. информ. Л., 1956; 3 Селекция и семеноводство многолетних трав. М.—Л., Сельхозгиз, 1960. Константинова А. М., Табачкова Ю. Н. Селекция и семенов., 1959, 5; Агробиология, 1960, 2(122); Докл. ВАСХНИЛ, 1964, вып. 1. Константинова А. М. и Тарковский М. И. Передовые агротехн. приемы повышения урожая. М., Сельхозгиз, 1954. Константинова З. П. Реф. докл. ТСХА, 1952, вып. 28. Копержинский В. В. Химиз. соц. землед., 1939а, 2; 1939б, 2; Сов. агрэн., 1949, 3; ДАН СССР, 1952, 87, 5; 1953, 88, 2; сб. «Люцерна». М., Сельхозгиз, 1950; кн. «Организация кормовой базы». Ростов-на-Дону, 1951; Автореф. докт. дисс. М., 1956. Копержинский В. В. и Щибря А. А. Сб. «Люцерна». М., Сельхозгиз, 1950. Коровин А. И., Барская Т. А. и Новицкая Ю. Е. Кн. «Физиология устойчивости растений». М., Изд-во АН СССР, 1960. Корякина В. Ф. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 1950, вып. 7; 1951, вып. 8; 1953, вып. 9; 1956, вып. 11; Бюлл. научно-техн. информ. ин-та кормов, 1957, 2; Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 1958, вып. 12; 1959, вып. 13; 1963, вып. 14; кн. «Особенности роста и развития многолетних кормовых растений». М.—Л., «Наука», 1964; Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 1965, вып. 15. Кочарян Т. П. Тр. Ереван. зооветер. ин-та, 1957, вып. 22. Кристаллне С. Х. Сб. Биол. наука — сельскому и лесному хоз. Рига, 1957, III; Тр. Ин-та АН ЛатвССР, 1958, 8; Растительность ЛатвССР, 1960, III; Изв. АН ЛатвССР, 1962, 8; сб. «Растения, используемые в народном хоз.». Рига, 1963; Автореф. канд. дисс. Рига, 1964а; Канд. дисс. Рига, 1964б. Крупнова Г. Ф. Вестн. ЛГУ, 1955, 1. Кукса И. Н. Сб. диссерт. работ ВАСХНИЛ. М.—Л., Изд-во ВАСХНИЛ, 1937. Кулешов Н. Н. Люцерна в Восточной Сибири. Иркутск, 1938. Культиасов М. В. Тр. Гл. бот. сада АН СССР, 1963; IX; Люцерна тяньшанская и опыт ее интродукции. М., «Наука», 1967. Культурная флора СССР, М.—Л., Сельхозгиз, 1950, 13, вып. 1. Куперман Ф. М. и Ржанова Е. И. Биология развития растений. М., «Высшая школа», 1963. Купревич В. Ф. Физиология большого растения. Л., Изд-во БИН АН СССР, 1934; кн. «Болезни клевера и люцерны. Определитель. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954а; сб. «Вопросы ботаники». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954б, 1. Купчикова Л. М. Тр. Коми фил. АН СССР, 1954, 2. Курбатова Р. И. Сб. «Вопр. сенокосно-пастб. хоз.». М., Изд-во МСХ СССР, 1960. Курсанов А. Л. Природа, 1933, 20. Кыргыз Л. Х. Бюлл. научно-техн. информ. Эст. н.-и. ин-та земл. и механиз. 1960, 5. Ларин И. В. Сб. «Вопросы сенокосно-пастб. хоз.», М., Изд-во МСХ СССР, 1960. Ларин И. В., Агабабян Ш. М., Работнов Т. А., Любская А. Ф., Ларина В. К., Касименко М. А., Говорухин В. С., Зафрен С. Я. Кормовые растения сенокосов и пастбищ

СССР. М.—Л., Сельхозгиз, 1951, II. Ларин И. В. и Годлевская Т. Р. Бот. журн., 1949, 34, 6. Ларин И. В., Работнов Т. А. Вести. с.-х. науки, 1961, 1. Лашкевич Г. И. Применение микроудобрений на торфяных почвах. Минск, 1955. Лаур В. Люцерна на рыхлых почвах (на эст. яз.). Таллин, 1955; Сотсиалистлик Пяляумаяндус, 1958, 10; Автореф. канд. дисс. Таллин, 1960. Лебедев П. В. Физиологическая роль каротина в растении. Киев, 1953. Лебедева В. И. Научн. докл. высшей школы, биол. науки, 1958, 4. Лисицын П. И. Клевер красный СССР. М.—Л., Сельхозгиз, 1934; Вопросы биологии красного клевера. М., Сельхозгиз, 1947. Лопатина Г. В. Сб. «Пути повышения активности клубеньковых бактерий». М., Сельхозгиз, 1948. Лосев М. С. Автореф. канд. дисс. Л., 1950. Лубенец П. А. Селекция и семеноводство, 1959, 6; Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1950, 28, вып. 3; 1953, 30, вып. 2; 1960, 33, вып. 3; Люцерна. М.—Л., Сельхозгиз, 1956. Лукашик Н. А., Колодзева Е. Е., Табакова З. Ф. и Григорьева Л. В. Изв. ТСХА, 1965, 1. Лупарева Т. Ф. Физиол. раст., 1958, 5, вып. 1. Любименко В. Н. Влияние света различной напряженности на накопление сухого вещества и хлорофилла у светолюбивых и теневыносливых растений. СПб., 1909; К вопросу о влиянии света на развитие плодов и семян высушенных растений. СПб., 1910. Магницкий К. П. Диагностика питания растений по их внешнему виду. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954а; Достижения науки и передового опыта в сельском хоз., 1954б, 7; Как определить по внешнему виду растений их потребность в удобрениях. М.—Л., «Наука», 1957; Достижения науки и передового опыта в сельском хоз., 1958, 9. Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. М., «Наука», 1964. Макаров И. Ф. Культурная флора СССР. М.—Л., Сельхозгиз, 1950, 13, вып. 1. Макаров Н. М. Сб. «Предпосевное облучение семян с.-х. культур». М., Изд-во АН СССР, 1963. Макарова Н. А. и Соловьева Е. А. Кн. «Применение микроэлементов в сельском хоз. и медицине». Рига, 1959. Максимов Н. А. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1929, 22, вып. 1; Водный режим и засухоустойчивость растений. М., Изд-во АН СССР, 1952а, 1952б, I—II; Краткий курс физиологии растений. М., Сельхозгиз, 1958. Малеева З. П. Автореф. канд. дисс. Л., 1959. Малинкин Н. П. Сов. агрономия, 1951, 2. Малыгин Ю. Н. Селекция и семеноводство, 1953, 4. Маринчик А. Ф. и Курбатова А. Т. Физиология устойчивости растений. М., Изд-во АН СССР, 1960. Маркова Л. Г. Изв. Томск. отд. Всес. бот. о-ва, 1959, 4. Мельниченко А. Н. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1948, 10(6). Миняев Н. А. Отчетн. сб. ВИР за 1942 г. М., 1945; Вопросы семеноводства красного клевера. Изд-во ЛГУ, 1954. Миняева О. М. Докл. ВАСХНИЛ 1944, вып. 5; Бюлл. МОИП, отд. биол., 1950, 55, 2. Мирзаева К. Х. Докл. АН УзССР. Ташкент, 1961, 2. Мироненко А. В. Изв. АН БССР, 1949, 4; Изв. АН БССР, 1953, 6; Тр. БИН АН СССР, сер. VI, 1959, вып. 7. Мирошников В. Н. Сов. бот., 1943, 3. Михайловский А. Г. и Борзаковская И. В. Сб. «Приемы повышения устойчивости озимой пшеницы и клевера против неблагоприятных условий среды». Киев, 1954. Мишанина Т. О. Уч. зап. Казанск. ун-та, 1955, 115, кн. 7. Могилева А. М. Селекция и семеноводство, 1936, 5. Мишустин Е. Н. Химизация соц. земл., 1941, 16. Мокеева Е. А. Биолого-анатомическое исследование люцерны посевой — *Medicago sativa* L. Ташкент, 1940; Люцерна синяя (*Medicago sativa* L.). Строение и развитие. Ташкент, 1957. Морган Д., Мис Дж. Сельское хоз. за рубежом, 1958, 7. Московец С. Н., Сафоноов Ш. А. Тр. Азерб. н.-и. ин-та, 1950, вып. 57. Мосолов В. П. Многолетние травы. М., Сельхозгиз, 1950. Мосолов И. В., Мосолова Л. В., Демчинская М. И. Удобрение и урожай, 1958, 11. Мосолов И. В., Мосолова Л. В. Изв. АН СССР, сер. биол., 1959, 14. Мулярчук С. А. Бот. журн., 1957, 42, 16; Агробиология, 1959, 6. Никитина Е. Т. Тр. Ин-та микробиол. и вирусол. АН КазССР, 1959, 3. Николаева Л. И. Корм. база, 1953, 3.

Ничипорович А. А. Физиол. раст., 1954а, 1, вып. 2; Сб. «Вопр. ботаники». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954б, 3; Световое и углеродное питание растений (фотосинтез). М., Изд-во АН СССР, 1955а; XV Тимирязевское чтение. М., Изд-во АН СССР, 1966; сб. «Проблемы фотосинтеза». М., Изд-во АН СССР, 1959. Новиков В. А. Опытная агрономия Ю. В., 1928, вып. 1; Бюлл. среднеаз. НИХИ. Ташкент, 1934, 4—5; Физиол. раст. М., Сельхозгиз, 1961. Новицкий С. И. Тр. Пушк. с.-х. ин-та. Л., 1940, вып. 14; 1949, вып. 19. Новогрудский Д. М. и Синепол М. Ф. Вестн. АН КазССР, 1947, 6. Новодережкина М. А. Тр. н.-и. землед. центр. р-нов нечерн. полосы, 1959, вып. XVII. Овчаров К. Е. Роль витаминов в жизни растений. М., Изд-во АН СССР, 1958. Овчинников Б. Ф. Семеноводство, 1934, 4; Кормовая база. 1950, 2. Оганесян А. П. Сов. агрономия, 1953, 5; Изв. АН АрмССР, биол. и с.-х. науки, 1954, 7; Почвоведение, 1954, 10. Оглезнева В. В. Тез. Моск. конф. молодых ученых-биол. Изд-во МГУ, 1962; Вестн. МГУ, биол. и почв., 1963а, 6; Автореф. канд. дисс. М., 1963б. Олейникова Т. В. Бот. журн., 1960, 45, 12. Оргильянова Л. В. и Родченко О. П. 1-я конф. физиологии и биохимии растений Сибири. Иркутск, 1960. Павлов Е. А. Вестн. АН КазССР, 1954, 7. Павлов И. П. Докл. ВАСХНИЛ, 1958, вып. 3. Пахомова Л. М. Канд. дисс. Л., 1959. Пейве Я. В. Сб. «Микроэлементы в сельском хоз. нечерноз. полосы СССР». М., Изд-во АН СССР, 1954; сб. «Микроэлементы и урожай». Рига, 1961. Первухин Ф. С. и Смирнягина М. М. Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1962, 9. Петербургский А. В. Почва и растение. М., Сельхозгиз, 1957; Корневое питание. М., РоссельУкрзидат, 1964а; Как и чем питается растение. М., «Наука», 1964б; Агрохимия и система удобрения. Л., «Колос», 1967. Петин Н. С. Реф. работ учрежд. отд. биол. наук за 1940 г. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1941. Петин Н. С., Шайдуров В. С. Физиол. раст., 1963, 10, вып. 5. Пискунова Р. П. Метеорол. и гидрол. 1941, 4. Пленник Р. Я. Перспективы введения в культуру некоторых кормовых растений. Новосибирск, 1963. Позорихин Ф. Л. Культура люцерны в степи. Киев, 1961. Полякова Т. Ф. Вопросы семеноводства красного клевера. Изд-во ЛГУ, 1954. Пономарев А. Н. Изв. естеств.-научн. ин-та при Пермск. гос. ун-те, 1950, XII, 10; Бот. журн., 1954, вып. 9. Попов И. С. Аминокислотный состав кормов. М., Сельхозгиз, 1962. Попов И. С., Томмэ М. Ф., Елкин Г. М. и Попандупуло П. Х. Корма СССР. М., Сельхозгиз, 1944. Поправко В. В. Агробиология, 1952, 14. Потапов В. Я. Биохим. особенности растений Якутии. М., «Наука», 1964. Признаки голодания растений. М., ИЛ, 1957. Прокопов П. Е. Сб. «Культура многолетних трав в БССР». Минск, 1955. Проценко Д. Ф. Сб. н.-и. работ Азово-Черном. с.-х. ин-та. Новочеркасск, 1940. Проценко Д. Ф., Дубинская Г. М. и Ядринцева Е. Ф. Научн. зап. Киевск. гос. ун-та, 1952, XI, вып. 1. Прянишников Д. Н. Агрохимия. М., Изд-во АН СССР, 1931; Азот в жизни растений и в земледелии СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1953. Радзевенчук П. Ф. Тр. Ленингр. с.-х. ин-та, 1958, 14. Ратнер Е. И. и Буркин И. А. Физиол. раст., 1958, 5, 4. Рипа А. К. Изв. АН ЛатвССР, 1966, 6(227). Рипа А. и Гейдан М. Изв. АН ЛатвССР, 1964, 8. Родченко О. П. Тез. докл. III конф. молодых научных раб. Вост.-Сиб. фил. АН СССР, 1957а; Тез. докл. объедин. сессии фил. и отд. биол. наук АН СССР, 1957б; ДАН СССР, 1957в, 115, 2; Изв. АН СССР, сер. биол., 1958, 5; Тр. Вост.-Сиб. фил. АН СССР, сер. биол., 1959а, вып. 20; Автореф. канд. дисс. М., 1959б; Тр. Вост.-Сиб. фил. АН СССР, сер. биол., 1960, вып. 20; Зимостойкость клевера и люцерны в Иркутской области. Иркутск, 1961. Родченко О. П., Пальшина Л. Г. Физиология питания, роста и устойчивости растений в Сибири и на Дальнем Востоке. М., Изд-во АН СССР, 1963. Родченко О. П., Шутило К. В. Регуляторы роста и рост растений. М., «Наука», 1964. Рождественский М. И. Советский хлопок, 1938, 7; Соц. сельское хоз. Узбекистана, 1939, 3—4. Ромашев П. И. Химиз.

соц. земл., 1936, 11; Почвоведение, 1939, 4. Ромашов Н. И. Кн. «Многолетние травы в лугопастбищных севооборотах». М., Сельхозгиз, 1951.

Рубин Б. А. Физиология растений. М., «Сов. наука», 1954, Рубин Б. А., Арциховская Е. В. и Иванова Т. М. Сб. «Биохимия плодов и овощей». М., Изд-во АН СССР, 1951, 2. Руководство по апробации с.-х. культур. Кормовые растения. М.—Л., Сельхозгиз, 1950, IV. Румянцев В. И. Сб. памяти акад. Вильямса. М., Изд-во АН СССР, 1942. Рыбак В. Н., Лазурский А. В., Ширяева З. И. Научн. тр. Укр. н.-и. ин-та физиол. раст. Киев, 1958. Рыжов Н. И. Повышение качества семян кормовых трав. М., Сельхозгиз, 1944. Сабинин Д. А. Тимирязевское чтение. VII. Изд-во АН СССР, 1949. Савельев Н. М. Биол. основы возделывания люцерны в Зап. Сибири. М., Изд-во АН СССР, 1960. Селаври М. К. Докл. научн. конф. ТСХА, 1948, 8. Селиванов И. А., Крюгер Л. В., Хацкевич Л. К. Уч. зап. Пермск. гос. пед. ин-та, 1966, вып. 39. Сечкарев Б. И. Культурная флора СССР. М.—Л., Сельхозгиз, 1950, 13, 1. Сикстель Д. А. Тр. Чув. с.-х. ин-та, 1955, III, вып. 2. Силин А. Г. Изв. естеств.-научн. ин-та при Пермск. ун-те, 1966, 13, вып. 9. Симонова Е. Ф. ДАН СССР, 1954, 94, 5. Симп А. Х., Тали В. С. и Ялвисте Х. В. Изв. АН ЭстССР, сер. биол., 1958, 3. Синская Е. Н. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1948, 28, вып. 1; Культурная флора СССР, М.—Л., Сельхозгиз, 1950, 13; Научн. тр. Майкоп. опытно-ст., 1964, вып. 3. Сиротин Ю. О. и Данкова М. В. Земледелие, 1958, 10. Скоблин Г. С. Докл. ТСХА, 1965, вып. 108. Скрябин Ф. А. Соц. сельское хоз. Узбекистана. 1950, 3. Смелов С. П. Теоретические основы луговодства. М., «Колос», 1966. Сметанникова А. И. Сб. научн. раб. БИН АН СССР за 1941—1946 гг. Л., Изд-во АН СССР, 1946; Культурная флора СССР. М.—Л., Сельхозгиз, 1950а, 13, вып. 1; Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 1950б, вып. 7; 1951а, 1951б, вып. 8; 1953, вып. 9; 1962, вып. 15; Тр. БИН АН СССР, сер. III, 1963а, вып. 14; сб. «Друга Укр. Респ. наук. конф. з фізіол. та біохімії рослин». Київ, 1964а; сб. «Рост и развитие растений и урожай». М.—Л., «Наука», 1954б; сб. «Общие закономерности роста и развития растений». Вильнюс, 1965; кн. «Люцерна на Северо-Западе СССР». Л., «Наука», 1967а; Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 1967б, вып. 19. Сметанникова А. И. и Юдин В. Г. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 1956, вып. 11. Смирнов А. М. Физиол. раст., 1956, 3, вып. 4. Смирнов А. М., Бардинская М. С. и Кузовкина И. Н. Физиол. раст., 1962, 9, вып. 2. Смирнов А. М., Овчаров К. Е. Физиол. раст., 1960, 7, вып. 2. Смирнова Г. А. Докл. ТСХА, 1948 (1949), вып. 8; Сов. агронт., 1949, 6. Смирнова М. И. Докл. ВАСХНИЛ, 1939, вып. 18. Смирнова М. И. и Кургатников М. М. Биохимия культурных растений. М., Сельхозгиз, 1938, II. Смирнова-Иконникова М. И. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции. Л., 1959а, 28, 3; Культурная флора СССР. Л.—М., Сельхозгиз, 1950б, 13, вып. 1. Смирнова-Иконникова М. И., Глаголева Т. А. Сб. работ по кормл. с.-х. жив. Сельхозгиз, 1954. Смирнова М. И. и Катанская Г. А. Сб. «Наука в помощь соц. животноводству». Л., 1950. Смирнова-Иконникова М. И. и Лаврова М. Н. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1950, 28, вып. 3. Соболев Г. А. Селекция и семеноводство, 1948, 3. Советов А. В. О разведении кормовых трав на полях. СПб., 1869. Соколенко Н. Ф. Возделывание люцерны в степи УССР. Одесса, 1960. Соколов А. А., Овчинников Б. Ф., Макас М. Ф. Люцерна. М., ОГИЗ—Сельхозгиз, 1934. Сокольская Б. П. Сб. «Опыление с.-х. растений пчелами». Изд-во МСХ СССР, 1960, вып. 3. Соловьев Н. Г. Тр. Моск. зоотехн. ин-та, 1936, 3; Тр. ТСХА, 1940, 4, вып. 4, вып. 3. Соловьев Ф. Я. Селекция и семеноводство, 1948, 12. Станков Н. З. Тр. Всес. н.-и. ин-та убодр. и агропочвовед., 1960, вып. 34. Старец Р. И. Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, 1948, вып. 4; 1949, вып. 16. Степанова З. И. и Разин Н. С. Кн. «Повышение урожайности красного клевера». М., Изд-во

АН СССР, 1952. Столбунова А. Е. Животноводство, 1954, 1. Сто-
рожева М. М. ДАН СССР, 1954, 95, 6. Сулейманов И. Г. Уч.
зап. Казанск. гос. ун-та, 1956; Физиология устойчивости растений. М.,
Изд-во АН СССР, 1960; Структурно-физические свойства протоплазмы и
ее компоненты в связи с проблемой морозоустойчивости культурных рас-
тений. Казань, 1964. Сумневич Г. П. Систем. заметки гербария Томск.
ун-та, 1932, 1—2. Тагеева С. В. Докл. совещ. по физиол. раст., 1946.
1. Таранец М. П. Тр. ИФР АН СССР, 1950, 7, вып. 1. Тарасо-
ва Т. Л. и Хрычева Г. П. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 1956,
вып. 24. Тарковский М. И. Многолетние травы в полевых севообо-
ротах. М., Сельхозгиз, 1952; Люцерна в нечерноземной полосе. М., Сель-
хозгиз, 1959. Тарковский М. И., Константинова А. М. Лю-
церна в нечерноземной полосе. М., Сельхозгиз, 1951. Тарков-
ский М. И., Константинова А. М., Шанин С. О., Глад-
кий М. Ф., Герасимова А. И., Миняева О. М. Люцерна. М.,
«Колос», 1964. Теи А. Г. Докл. ТСХА, 1960, вып. 53; Агробиология 1965, 5.
Теи М. П. Соц. сельское хоз. Узбекистана. 1951, 6. Терехова А. Ф.
Автореф. канд. дисс. Л., 1953. Тиунов А. Н. и Метельский Ф. И.
Красный клевер и тимофеевка в сев.-вост. зоне Европ. части СССР. М.,
Сельхозгиз, 1953. Томмэ М. Ф., Ксанфопуло О. И., Семен-
товская Н. М. Минеральный состав кормов. М., Сельхозгиз, 1948.
Тоомре Р. И. Опыт использования культурных пастбищ в Эстон-
ской ССР. Таллин, 1950; Изв. АН ЭстССР, 1953, II, 1. Тошеви-
кова А. Г. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 1936, вып. 2. Трегубенко М. Я.
Докл. ВАСХНИЛ, 1947, вып. 4; Агробиология, 1959, 6. Трегубен-
ко М. Я. и Рак Ф. К. Докл. ВАСХНИЛ, 1946, вып. 5—6. Трепа-
чев Е. П. Сб. «Микроэлементы в жизни растений и животных». М.,
Изд-во АН СССР, 1952. Тужихин Г. А. Сов. ботаника, 1939, 5. Ту-
манов И. И. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1926, 16, 4; Иссле-
дование морозостойкости озимых культур прямым замораживанием и кос-
венными методами. М., 1929; Физиологические основы зимостойкости куль-
турных растений. М.—Л., Сельхозгиз, 1940. Тумановский С. Н.
Кормовая база, 1953, 4. Туркова Н. С. Автореф. докт. дисс. М., 1953.
Тютюникова А. И. Автореф. докт. дисс. Л.—Пушкин, 1962. Тют-
юникова В. А. Наука и передовой опыт в сельском хозяйстве,
1957, 4. Умаров Х. У. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 1960, вып. 14; Бот.
журн., 1962, XLVII, 2; Докл. АН УзССР, 1964, 3. Фаттахова Л. Т.
Автореф. канд. дисс. Казань, 1955. Федоров Д. В. Культуры люцер-
ны. Пгр., 1915. Федоров М. В. Биологическая фиксация азота атмо-
сферы. М., Сельхозгиз, 1952. Федоров М. В., Главачкова Е. В.
Изв. ТСХА, 1956, вып. 1. Федоров М. В. и Подъяполь-
ская В. П. ДАН СССР, 1950, LXXIII, 5. Федорова В. М. Автореф.
канд. дисс. М., 1956. Федорова В. С. ДАН СССР, 1946, 53, 4. Фе-
дорчук В. Ф. Тр. ТСХА, 1944, 25. Филатов Ф. И. Агробиологи-
ческие основы возделывания многолетних трав. Саратов, 1951. Филимо-
нов М. А. ДАН СССР, 1952, 84, 2; Бюлл. МОИП, отд. биол., 1954, 59,
вып. 2; Вестн. с.-х. науки, 1957, 5; сб. «Научные вопр. семеноводства, се-
меноведения и контрольно-сем. дела». Киев, 1962. Фроловская Т. П.
Тез. докл. второй межвуз. научно-отчетной конфер. Л., 1963; Влияние
свойств почв и удобрений на качество растений. Изд-во МГУ, 1966. Ха-
лилов Г. Р. ДАН АзССР, 1956, XII, 6. Халлер Э. Тез. докл. респ.
конфер. по физиол. и генет. раст. Таллин, 1961. Хананян С. Х. Куль-
тура люцерны в условиях орошения. М.—Л., Изд-во ВАСХНИЛ, 1936.
Харьков Г. Д. Докл. ВАСХНИЛ, 1965, 6. Хасенов У. Х. Вестн.
с.-х. науки Каз. акад. с.-х. наук, 1959, 5. Ходасевич Э. В. Бюлл. Ин-
та биол. АН БССР, за 1956 г., 1957а, вып. 2; 1957б (1958), вып. 3; 1958,
вып. 3; 1960, вып. 4; 1961а, вып. 6; Автореф. канд. дисс. Минск, 1961б.
Ходьков Л. Е. и Князева Р. Н. Агробиология, 1953, 1. Хоро-
шайлов Н. Г. Люцерна в Ленинградской области. Лениздат, 1950;
Местные сорта красного клевера. М.—Л., Сельхозгиз, 1952. Чайла-

хян М. Х. Гиббереллины растений. М., Изд-во АН СССР, 1961. Чайлахян М. Х., Меграбян А. А., Карапетян и Каладжян Н. Л. Изв. АН АрмССР. Биол. и с.-х. науки, 1961, 14, 12. Чепикова А. Р. Вопросы кормодобывания. М., Сельхозгиз, 1951, вып. 3. Черенков Н. И. Агрохимия, 1965, 1. Чернавина И. А. Микроэлементы в жизни растений и животных. М., Изд-во АН СССР, 1952. Чесноков В. А., Рахимов Г. Вестн. ЛГУ, 1964, вып. 1, 3. Чижиков Н. В. Кормовая база, 1951, 7. Чуксанова Н. А. Вопросы семеноводства красного клевера. Изд-во ЛГУ, 1954. Шайн С. С. Вестн. с.-х. науки, 1963, 3. Шайн С. С., Богданов П. И., Кашманов А. А., Косарева Е. Г., Кособоков Г. И., Кузнецова Г. К., Мотова А. В., Трусова Н. Р. и Тимин В. А. Свет и развитие растений. М., Сельхозиздат, 1963. Шайн С. С. и Мельникова М. А. Докл. ВАСХНИЛ, 1958, вып. 12. Шатилов И. С. Реф. докл. ТСХА. М., 1954, вып. XIX. Шатилов И. С., Рачинский В. В. и Поликарпова П. Г. Изв. ТСХА, 1957, вып. 3. Шатилов И. С. и Бебина Т. П. Изв. ТСХА, 1968, вып. 2. Шахов А. А. Солеустойчивость растений. М., Изд-во АН СССР, 1956. Шеина А. И. Селекция и семеноводство, 1951, 7; Уч. зап. Петрозав. гос. ун-та (1957), 1958а, 8, вып. 3; 1958б, 9, вып. 3. Шишкина Л. А. Изв. Биол. ин-та Казанск. фил. АН СССР, 1956, 5. Школьник М. Я. и Макарова Н. А. ДАН СССР, 1949, LXVIII, 1; Микроэлементы в сельском хозяйстве. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957. Шнейдер Ю. И. Кн. «Вирусные болезни с.-х. растений и меры борьбы с ними». М., «Колос», 1964; Вестн. с.-х. науки, 1965, 2. Шенкова М. С. Дикорастущие многолетние кормовые травы Коми АССР. Изд-во АН СССР, 1961. Щербаков А. З. Тр. ИФР АН СССР, 1949, вып. 10. Щербаков Б. И. Тр. Ин-та бот. АН Казахск. ССР, 1962, 14. Щербакова В. Д. Сб. «Красный клевер». М., Сельхозгиз, 1950. Щибря А. А. Селекция и семеноводство, 1947а, 6; 1947б, 8. Щибря А. А. и Копержинский В. В. Сб. «Вопр. кормодобыв.». М., Сельхозгиз, 1947, вып. 1. Щукина А. П. Физиол. раст., 1961, 8, вып. 4. Энгельгардт В. А. и Букин В. Н. Биохимия. 1937, 2, вып. 3. Ювенская С. И. Кормовая база, 1951, 8. Юхимчук Ф. Ф. Научн. тр. Укр. ин-та физиол. раст. Киев, 1958, 13—14. Яковлева В. В. Методические указания по учету эффективности бор-магниевого удобрений. М., Изд-во МСХ СССР, 1952; сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Рига, 1956. Якушева Е. И. Вестн. соц. растениеводства, 1940, 5; Тр. ИФР АН СССР, 1945, 4, вып. 2. Якушкин И. В. Растениеводство. М., Сельхозгиз, 1953. Ячевский А. А. Грибные и бактериальные болезни клевера. Тула, 1916; Бактериозы растений. М.—Л., Огиз—Сельхозгиз, 1935. Beck W. A. a. Redman R. Plant physiol., 1940, 15. Binglefors S. Sver., utsädesfören. Tidsk., 1955, LXV, 6. Blok a. Weiss. Aminoacid Handbook. Berlin, 1956. Boissier E. Flora orientalis, 1872, 11. Bula R. J., Smith D. Agron. journ., 1954, 46, 9. Bula R. J., Dale Smith a. Hodgson H. J. Agron. journ., 1956, 48. Corns W. G. Canad. Jour. Plant. Sci., 1958, 383. Girst G. R., Mott G. O. Agron. journ., 1957, 49, 1. Lofffield J. V. G. Carnegie Inst. Washington, 1921, 314. Nagasima H. Jap. Jour. Bot., 1939, 9, 3. Ormrod D. P. a. Williams W. A. Plant Physiol., 1960, 35. Schultze E. Acker u. Pflanzenbau, 1957, 103, 2. Sur B. K., Singh P. P. Current Science, 1961, 30, 12. Tabi M. L., Ouellette G. J. Naturaliste canad., 1966, 93, 4. Tincker M. A. Ann. Bot., 1925, 42. Thomas M. D. and Hill G. R. Nature, 1936, 137, 34; Plant Physiol., 1937, 12, 2. Virtanen A. J. Chenosty and Industri, 1935, 22(47). Wilding M. Dean, Mari A. Stahman a. Dale Smith. Plant Physiol., 1960, 35, 5. Zaleski A. and Dent J. W. Jour. Brit. Grassland Soc., 1960, 15, 1.

ФИЗИОЛОГИЯ МНОГОЛЕТНИХ КОРМОВЫХ ЗЛАКОВ

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И БИОЛОГИЯ МНОГОЛЕТНИХ ЗЛАКОВ

Тимофеевка луговая. Тимофеевка луговая является важнейшим по кормовой ценности многолетним, рыхлокустовым злаком для всей нечерноземной полосы СССР. Она относится к роду *Phleum*, виду *Phleum pratense* L., секции *Euphleum* Griseb. Ее мощная мочковатая корневая система неглубокая и способствует образованию структуры верхних горизонтов почвы.

Стебли полые, цилиндрические, отличаются устойчивостью к полеганию. У основания стеблевые побеги часто имеют утолщения в виде луковичек (гаплокорм), служащих местом отложения запасных веществ и содержащих преимущественно инулинообразные вещества.

У тимофеевки луговой различают три типа побегов: укороченные вегетативные (подсед); удлиненные вегетативные с нормальным стеблем, но недифференцированным конусом нарастания; стеблевые генеративные. Соотношение типов побегов сильно меняется в зависимости от возраста и условий выращивания. На вегетативных побегах листьев всегда больше, чем на стеблевых генеративных, поэтому чем больше вегетативных стеблей, тем выше питательность сена (Тарковский, 1952).

Кущение у тимофеевки луговой проходит в два периода: в весенний и летне-осенний. Такая динамика побегов особенно ярко выражена у растений в разреженных посевах. Каждый боковой побег создает свою корневую систему, что способствует более полному использованию растением питательных веществ почвы. Кустистость зависит от многих факторов: возраста растения, стадии развития, фазы вегетации, наследственной природы, а также от факторов внешней среды (света, температуры, воды, пищи) (Смелов, 1966).

С укорочением светового дня увеличивается число побе-

гов. Так, при естественной длине дня в условиях Ленинградской области тимофеевка образовывала в среднем 12,4 побега, при 14-часовом — 19,6, при 13-часовом — 49, при 12-часовом — 44. Число листьев с уменьшением длины дня значительно возрастало (Корякина, 1957). В условиях ослабленного света тимофеевка луговая снижает кустистость (Сметанникова, 1951; Лебедева и Мельникова, 1961, и др.).

Листья тимофеевки луговой линейные, плоские, острошершавые, светло-зеленые с сизоватым оттенком. Язычок пленчатый, по краю зазубренный, притупленный; листовое влагалище открытое.

Соцветие моноподиального типа и представляет колосовидную, плотную, цилиндрическую метелку, называемую султаном или ложным колосом. Длина султанов, их форма и другие признаки резко колеблются в зависимости от условий выращивания. Колоски одноцветковые, колосковые чешуи пленчатые, наверху притупленно усеченные, переходящие в короткое, крепкое острие. Семя (ложный плод) — мелкая зерновка округло-овальной формы. Средняя всхожесть семян 95% (Корякина, 1937). Она довольно хорошо сохраняется в течение нескольких лет: в условиях комнатной температуры через 8 лет семена имели всхожесть 97%, через 9 лет — 84,5% (Корякина, 1930).

Формирование органов плодоношения тимофеевки луговой описано Е. И. Ржановой (1955).

Тимофеевка луговая относится к яровому типу многолетних злаков. Семена ее при благоприятных условиях прорастают очень быстро и дружно — на 5—7-й день. В фазе первого настоящего листа начинается формироваться узловая корневая система (Добрынин, 1956).

Тимофеевка луговая отличается быстрым темпом развития. При посеве весной в чистом виде без покрова она дает укосную массу и генеративные побеги, но образует обычно короткие султаны с недоразвитыми семенами. В условиях Ленинградской области (Карельский перешеек) тимофеевка трогаются в рост в первой половине мая, бутонизировать начинает к середине июня, полного цветения достигает в первых числах июля, созревание семян — в первой половине августа. Период цветения обычно проходит в 10—12 дней, а созревание — в 15 дней. Длина периода прохождения фаз варьирует в зависимости от метеорологических условий и сорта. Общая длина вегетационного периода от начала весеннего отрастания до созревания семян у тимофеевки в разных зонах СССР колеблется от 80 до 150 дней (Тарковский, 1952).

А. Н. Пономарев (1954) относит тимофеевку к группе злаков, цветущих на исходе ночи и утром (с 3 до 10—12 час), цветение продолжается в течение 6—8 час. А. Ф. Суслов

(1950) установил, что тимopheевка луговая цветет при температуре воздуха не ниже 10°.

Зрелость семян тимopheевки определяется по осыпанию верхних колосков султана. Семенники следует убирать немедленно, так как созревшие семена быстро осыпаются.

Тимopheевка луговая переносит низкие температуры и суровые зимы. Кормовая ценность, урожайность и долголетие особенно хорошо проявляются при возделывании ее в условиях более обильного увлажнения и питания. Наиболее мощного развития тимopheевка достигает на 2—3-й год жизни, но может произрастать до 10 лет и давать высокие урожаи надземной массы.

При весеннем посеве под покровом в смеси с клевером красным тимopheевка развивается и растет очень медленно. Совместное же произрастание тимopheевки с клевером без покрова при одинаковом процентном соотношении компонентов имеет большое преимущество перед чистым посевом (Корякина, 1950; Годлевская, 1960). При этом после выпадения клевера из травосмеси тимopheевка дает лучшую продуктивность надземной массы и семян, чем высеянная в чистом посеве, изменяется и соотношение отдельных элементов структуры травостоя. Так, на 3-й год жизни число султанов у тимopheевки при густоте стояния 5×5 см в чистом посеве в среднем было 3,5, в смеси с клевером — 12,4; при густоте 10×10 см в чистом посеве — 6,9, в смеси — 20,5.

При благоприятных условиях произрастания тимopheевка может быть ценным пастбищным растением. Она предпочитает суглинистые и глинистые почвы, плохо переносит песчаные и супесчаные, удовлетворительно развивается на подзолистых почвах, низинных лугах и осушенных болотах.

На территории Советского Союза существует несколько ценных сортов тимopheевки. Наиболее старым местным сортом считается местная вологодская, которая хорошо приспособилась к условиям возделывания в Вологодской и смежных областях, где дает высокие урожаи; сорт зимостоек, долговечен. В Псковской области создан сорт под названием «Псковская тимopheевка», он дает высокие урожаи зеленой массы. Имеются известные местные сорта в Ярославской области и во многих других областях Союза. Из селекционных сортов тимopheевки луговой заслуживают внимание: тимopheевка 204, выведенная Ленинградской областной опытной станцией; тимopheевка 362Б и 1480, выведенные для Московской области Институтом зернового хозяйства; тимopheевка 297, созданная Моршанской селекционной станцией, и др.

Овсяница луговая. Овсяница луговая — многолетний, рыхлокустовой злак, принадлежит к группе верховых злаков, имеющих большое хозяйственное значение. Дает высокопитательный корм в виде зеленой травы и сена.

Овсяница луговая принадлежит к роду овсяниц *Festuca*, виду *Festuca pratensis* Huds. Относится к злакам озимого типа, к группе длиннодневных растений. Наибольшее распространение имеет в нечерноземной полосе СССР, где является одним из основных компонентов в травосмесях кратковременного и длительного пользования. Высевается обычно с клевером красным, но хорошо произрастает и с люцерной посевной (Корякина, 1951; Сметанникова, 1951); в травостоях сохраняется 7—10 лет.

Корневая система овсяницы мощная, рыхлая, мочковатая, иногда с короткими ползучими корневищами. Корни проникают в почву более глубоко, чем у тимopheевки, поэтому овсяница более устойчива к засухе; основная масса корней располагается в пахотном слое.

Стебли прямостоячие, гладкие, округлые, достигающие высоты 120—170 см. Плодоносящие побеги слабо облиственны; укороченных вегетативных, хорошо облиственных побегов в несколько раз больше, чем генеративных; удлинённых вегетативных побегов не образуется. Форма куста овсяницы луговой в густых посевах прямостоячая, в разреженных — раскидисто-распластанная.

Листья длинные, мягкие, нежные, уколинейные с блестящей нижней стороной, влагалища их незамкнутые. Язычок очень короткий плотный, зеленоватый, по краю гладкий или тупозубчатый, без ресничек.

Соцветие — редкая, зеленоватая метелка длиной 14—25 см, с короткими шероховатыми веточками, колоски (3—10) цветковые. Наиболее характерна узкая, односторонняя, сжатая метелка, лишь во время цветения раскидистая. Созревшие семена плотно облегаются цветковыми пленками и от них отделяются, представляя так называемый ложный плодик, или зерновку. Семена овсяницы луговой при комнатной температуре сохраняют всхожесть в течение 5 лет — на 75—62% (Корякина, 1930).

Прорастание семян при температуре 2—3° происходит только на 8—10-й день. Кущение начинается с появлением первых боковых укороченных побегов, выходящих из пазухи листьев основного побега. К фазе бутонизации растения переходят в первых числах июня. Цветение в условиях Ленинградской области наблюдается с конца июня до первых чисел июля и проходит очень быстро (в течение 6—8 дней). Полное созревание семян наступает в середине июля. В условиях Карельского перешейка овсянице луговой при нормальных метеорологических условиях требуется от начала вегетации до цветения 55—60 дней, а до плодообразования — 70—75 дней (Корякина, 1964). Цветение овсяницы проходит утром (с 4—5 до 10 час), продолжительность его около 3—5 час (Пономарев, 1954). По окончании плодоношения с наступле-

нием осенних холодов стебли генеративных побегов отмирают, продолжают жить лишь укороченные побеги (Смелов, 1966).

Наблюдения показали, что в одни годы наибольшее число растений овсяницы луговой выколашивается в первый год жизни (при посеве весной широкорядным способом), но, как правило, зрелых семян не образуется, а в другие годы весь период вегетации растения остаются в фазе розеток (Корякина, 1951; Ржанова, 1955)..

Формирование органов плодоношения овсяницы луговой описано Е. И. Ржановой (1955)..

Наиболее мощного развития овсяница луговая достигает на удобренных глинистых, суглинистых, богатых перегноем почвах; хуже растет на песчаных и плохо — на сухих почвах с низким уровнем грунтовых вод. Выносит длительное затопление полыми водами. Нуждается в умеренной влажности, на засуху реагирует отрицательно. Обладает высокой зимостойкостью и хорошо переносит весенние заморозки. Склонна к полеганию.

По сравнению с другими многолетними злаками овсяница имеет более высокую семенную продуктивность, благодаря большому числу генеративных побегов. Она пригодна для пастбищного использования в большей степени, чем другие верховые травы, так как способна хорошо отрастать и имеет нежную листву.

Полного развития овсяница достигает на 2—3-й год жизни, но устойчивые урожаи при надлежащем уходе дает в течение 10 лет и более. В травосмесях хорошо произрастает с клевером красным; после выпадения клевера из травостоя овсяница в течение дальнейших лет жизни продолжает давать высокие урожаи сена и особенно семян (Корякина, 1951). По данным Г. М. Шекун (1960), в условиях Ленинградской области травосмеси с овсяницей луговой в сравнении с травосмесями с тимopheевкой луговой дают более высокие урожаи зеленой массы и сена (в среднем на 15%), оставляют в почве больше органических остатков и улучшают структуру почвы.

У овсяницы луговой все фракции урожая и особенно вегетативные укороченные побеги значительно богаче протеином, чем у тимopheевки луговой (Ларин и др., 1950). Еще более резкая разница в пользу овсяницы получена при сравнении ее с ежой сборной. Большое значение для кормовой ценности сена имеют соцветия. Содержание протеина в них высокое, близкое к содержанию протеина в листьях. Для овсяницы луговой это обстоятельство имеет особое значение, так как соцветий у нее обычно больше, чем у других злаков.

Для введения в культуру рекомендуются следующие сорта: сорт 804, Московская 62, Йыгева 47, Прискульская 519,

Северо-Двинская 130, Моршанская 1304, для Ленинградской области сорт 410.

Ежа сборная. Ежа сборная *Dactylis glomerata* L. является высокорослым, многолетним, рыхлокустовым кормовым злаком, достигающим высоты 100—150 см. Растение, давно известное в культуре, имеет большое распространение в нечерноземной полосе СССР. Относится к группе отличных злаков, дает высокие урожаи сена и семян.

Корневая система мощная с обилием мочковатых, тонких корней; вес корней ежи больше, чем вес надземной массы. Основная масса корней расположена в верхнем пахотном слое почвы. Наиболее интенсивный рост корней в глубину происходит в фазе кущения (Смелов и Любская, 1940). В этот период корни уходят в глубину до 70 см.

Стебли прямые, гладкие, хорошо облиственные, отличаются устойчивостью к полеганию. У ежи различают два типа побегов: укороченные вегетативные и генеративные. Число стеблей сильно варьирует в зависимости от густоты посева и других условий выращивания. Существуют два периода кущения: весенний и летне-осенний, как и у тимофеевки луговой.

Листья серо-зеленые или сизо-зеленые, широкие, длинные, обычно в молодом состоянии сложенные вдоль лодочкой, а во взрослом — с острым продольным килем, слегка шероховатые. Листовые влагалища замкнутые, сплюснутые, особенно у молодых вегетативных побегов. Листья у ежи имеют большую массу, чем у других злаков (Тоомре, 1966). Пластинка листа снизу покрыта очень короткими реснитчатыми волосками или голая. Язычок продолговато-яйцевидный, наверху бахромчато надорванный.

Соцветие метельчатое, однобокое, во время цветения метелка широколанцетная, позднее — сжатая. Цветковые колоски (3—5) собраны на концах ветвей и веточек в плотные клубочки. Длина метелки в среднем около 15 см. Зерновка продолговатая, с внутренней стороны желобчатая, с заостренным, слегка загнутым концом, серовато-зеленого цвета. Семена не отделяются от цветочных и колосковых чешуй. Форма семян трехгранная. После 10 лет хранения в сухой обстановке семена сохраняют всхожесть на 15—29% (Корякина, 1930). Прорастают семена на 10—11-й день.

Ежа сборная относится к озимому типу многолетних злаков. В год посева развивается медленно и к генеративной фазе не переходит. К осени в условиях Ленинградской области при широкорядном посеве образует большие рыхлые кусты, содержащие до 50 укороченных побегов и большое количество (до 240) листьев на одно растение. На 2-й и последующие годы жизни с весны ежа рано отрастает и быстрее других злаков выкидывает метелки, а во второй половине июня отме-

чается начало цветения. Полное созревание семян наступает в начале июля. Вегетационный период у ежи (от всходов до созревания семян) 70—75 дней (Ленинградская область, Корякина, 1964).

А. Н. Пономарев (1954) относит ежу к злакам, цветение которых проходит утром (с 5—6 до 10—12 час), продолжительность цветения 3—5 час.

В благоприятных условиях в травосмесях ежа произрастает до 8—10 лет. Семенная продуктивность ее достигает максимума на 2—3-й год жизни, однако урожаи семян сильно колеблются в зависимости от метеорологических условий. После скашивания и срамливания быстро отрастает. В ранний период развития ежа охотно поедается скотом, в более поздние сроки травостой ее грубеет.

Лучше всего ежа растет на суглинистых, хорошо дренированных почвах, богатых легкодоступными питательными веществами при слабо выраженной кислой реакции; сильно реагирует на недостаток влаги, застойных грунтовых вод не переносит. Чувствительна к весенним заморозкам, в бесснежные зимы вымерзает.

Высокие и устойчивые урожаи ежа сборная дает в течение ряда лет и лучше в смеси с клевером красным, чем в чистых посевах. Так, высота растений в опытах Корякиной (1964) в чистом посеве равнялась 108 см, в смешанном — 118 см, число побегов в среднем на одно растение соответственно было 14,5 и 21,6, а сухой вес — 55 и 127 г. Следует отметить, что ежа с возрастом менее засоряется сорняками, образуя после выпадения клевера почти чистый от сорняков травостой. При этом ее генеративная способность падает и увеличивается число прикорневых длинных листьев.

На характер развития ежи сильно влияет густота посева. Длина листьев и длина метелки с уменьшением густоты стояния уменьшаются, но число листьев и метелок на одно растение увеличивается. В зависимости от способа посева меняется и время наступления фаз развития. Отмечено, что в смешанном посеве по сравнению с чистым развитие ежи несколько запаздывает, так же как запаздывает созревание ее семян при редком стоянии растений (40×40 см) (Корякина, 1964).

Ежа сборная считается очень устойчивой к грибным заболеваниям.

Кроме ряда популяций местных, пригодных для введения в культуру, имеются селекционные сорта ежи сборной: Моршанская 143 (Моршанская селекционная станция), Ленинградская 853 (Ленинградская опытная станция), Московская 222 (Институт зернового хозяйства нечерноземной зоны) (Тарковский, 1952), Йыгева 220 и 242.

Костер безостый. Костер безостый — многолетний, корневищный высокорослый злак, достигающий 150—170 см высо-

ты. Он хорошо облиствен, в течение длительного времени дает высокие урожан сена и семян, отличается высокими питательными качествами.

По классификации, разработанной З. Н. Жеребиной (1931), у костра можно выделить группы: луговую, степную и промежуточную. Мы остановимся на луговой группе *Bromus inermis* Leyss subsp. *borealis* Zherebina, которая распространена в более влажной климатической зоне и отличается высокой кормовой продуктивностью.

Костер безостый является одним из наиболее долголетних злаков, образует длинные, упругие, ползучие побеги-корневища, которые расположены главным образом в поверхностных слоях почвы. Ф. И. Филатов (1951) приходит к выводу, что смеси бобовых с костром восстанавливают структуру почвы не хуже других смесей, увеличивают в ней количество водопрочных структурных агрегатов и тем самым значительно повышают плодородие.

Корневая система костра безостого изучается давно (Клинген, 1914; Смелов, 1937; Андреев, 1949, и др.). Исследователи считают, что по накоплению корневой массы костер стоит на первом месте по сравнению с овсяницей луговой, ежой сборной, лисохвостом луговым и тимофеевкой луговой. Продолжительность жизни корней обычно превышает один год, корневища костра образуются от узла кушения (Смелов, 1966). По данным Н. Г. Андреева (1949), продолжительность существования корневищ ограничивается 3—4 годами. Морфологическим признаком однолетних корневищ является наличие хорошо выраженных редуцированных листьев. Листья на подземных побегах в виде небольших чешуек буроватого цвета, весьма недолговечны. От узлов корневищ образуются придаточные корни, которые достигают большого развития и глубоко уходят в почву.

Стебли прямостоячие, достигающие высоты 150 см. Различают три хорошо выраженных типа побегов костра: укороченные вегетативные, удлиненные вегетативные и стеблевые генеративные. Исследования А. Р. Чепиковой (1949) показали, что побеги летнего кушения дают на следующий год основную массу генеративных побегов, а побеги осеннего кушения — удлиненные хорошо облиственные вегетативные побеги; как правило, число генеративных побегов у костра меньше, чем вегетативных; на стеблевых удлиненных вегетативных побегах листьев всегда больше, и они длиннее, чем на генеративных. Листья вегетативных побегов имеют значительно больше сахарозы, чем листья генеративных побегов.

П. В. Лебедев и Т. А. Боровская (1961) нашли, что высокие дозы азота при достаточной влажности почвы стимулируют побегообразование у костра за счет удлиненных вегетативных побегов, ускоряют ростовые процессы и повышают

его продуктивность. Интенсивность побегообразования у костра выше, чем у тимофеевки и овсяницы луговой.

Листья костра безостого широкие, длинные, слабо шероховатые, цвет их тусклый, серо-зеленый. При пониженных температурах листья молодых побегов костра принимают красно-фиолетовую окраску от присутствия пигмента антоциана. Нижние влагалища костра безостого замкнутые, что составляет его характерную особенность. Язычок короткий, приглушенный, с тонкозубчатыми краями.

Соцветие — крупная метелка, прямостоячая, раскидистая, с довольно тонкими, длинными, направленными вверх или повисающими ветвями, на концах которых сидят колоски. Длина метелки колеблется от 10 до 30 см. Колоски многоцветковые (5—12).

Цветение костра (по Пономареву, 1954) происходит в солнечную, теплую погоду при температуре от 20 до 31° с 16 до 19 час. В условиях Ленинградской области он цветет часто и утром и во второй половине дня. Неоднократно цветение наблюдалось после прошедшего дождя и при понижении температуры (Корякина, 1964).

Зерновка плотно одета цветочными чешуями широколанцетной формы, длиной 6—10 см. Семена сохраняют высокую всхожесть до трех лет (87%), после 7—8 лет хранения всхожесть падает до 20% (Корякина, 1930).

Семена произрастают довольно дружно. По данным В. Н. Макаревич (1955), всходы появляются на 8—9-й день после посева. В 1-й год жизни в течение всего вегетационного периода растение находится в фазе кушения и образует укороченные и удлиненные вегетативные побеги. При раннем посеве весной нами отмечались единичные метелки, в основном на растениях краевых, имеющих большую площадь питания и лучшую освещенность. Формирование органов плодоношения костра безостого описано Е. И. Ржановой (1955).

Костер безостый может выносить длительное (от 45 до 56 дней) затопление полыми водами, отличается хорошей зимостойкостью и засухоустойчивостью. К периодическим летним засухам также проявляет большую стойкость. В условиях Ленинградской области он хорошо отрастает с весны и в течение вегетационного периода легко дает два укоса. Наблюдения за ростом и развитием костра в течение 10 лет доказали его большую устойчивость, высокую урожайность зеленой массы и семян. Продуктивность костра подвергается сильным колебаниям в зависимости от количества осадков, почвы, температуры, возраста, способа посева, густоты стояния и других условий.

Наибольший сеносбор в фазе выбрасывания метелок, в это время костер содержит наибольшее количество протейна

и белка; к концу вегетации он заметно грубеет и дает малопривлекательный корм.

Костер безостый приспосабливается к самым разнообразным экологическим условиям, но лучшими местообитаниями в культуре следует считать пойменные условия. Он устойчив к выпасу и может быть рекомендован как пастбищное растение.

Высокая урожайность, долголетие, хорошая облиственность, широкий ареал распространения, большая семенная продуктивность и устойчивость к грибным заболеваниям должны способствовать широкому включению в культуру этого ценного злака.

По данным М. Коликова, Н. Мухина, З. Шутовой (1965), наиболее урожайным сортом в Заполярье является Кинельский 1 из Куйбышевской области, в Ленинградской — Моршанский 760 из Тамбовской области. Хорошими по урожайности оказались местные Башкирский, Безенчукский 9, Пензенский.

В таблице 133 приводятся посевные качества семян злаковых трав, утвержденные ГОСТом 81755, 1964 г.

Известно, что всхожесть семян и энергия их прорастания у одного и того же вида могут быть различны в зависимости от условий местообитания, времени сбора семян, температуры, влажности почвы и других факторов внешней среды.

Большое влияние на всхожесть семян многолетних злаков оказывает время определения их всхожести. Исследования В. Ф. Корякиной (1937) показывают, что семена луговых злаков, проращиваемых на песке при комнатной температуре в различные периоды года, имеют различную всхожесть. Семена костра безостого, овсяницы луговой и красной, ежи сборной, мятлика лугового и позднего, полевицы белой и обыкновенной и бекмании в год сбора имели осенью низкую всхожесть, выразившуюся для некоторых видов в единицах процентов (мятлики, полевицы, бекмания). Эти же виды в марте, апреле, редко в мае и феврале, значительно увеличивали процент всхожести (рис. 21). В течение всего дальнейшего опытного периода, продолжавшегося 20 месяцев, у всех злаков наблюдалось то снижение, то повышение всхожести семян. Следует подчеркнуть определенную закономерность в изменении всхожести семян трав по периодам года. Максимум всхожести у всех луговых злаков приходится на февраль и чаще всего — на март и апрель. В сентябре — октябре наблюдался второй подъем и в марте следующего года — третий, превышающий у некоторых образцов (мятлик луговой, полевица белая, бекмания) первый максимум. Между этими периодами максимальной всхожести семян наблюдались минимумы: первый — в июне, июле, второй — в декабре, январе и третий — опять в июне.

Посевные качества семян многолетних злаков
(по ГОСТу, 1964)

Культура	Класс	Семян основной культуры, %	Семян других культурных растений	Семян сорняков, шт. на 1 кг, не более	Всхожесть, % не менее
Ежа сборная	I	96	0,5	250	90
	II	90	2,0	1 000	80
	III	80	4,0	4 000	70
Костер безостый и прямой	I	95	0,5	500	90
	II	90	2,0	2 000	80
	III	80	3,0	8 000	65
Овсяница луговая и восточная	I	97	0,5	250	90
	II	92	1,5	1 000	85
	III	85	3,0	3 000	75
Тимофеевка луговая	I	97	0,5	500	90
	II	95	1,0	4 000	85
	III	90	2,0	12 000	75
Лисохвост луговой и солончаковый	I	90	0,5	500	85
	II	80	2,0	2 000	75
	III	75	4,0	4 000	60
Житняки	I	95	0,5	500	90
	II	90	2,0	2 000	80
	III	80	3,0	7 000	65
Райграс высокий	I	95	0,5	250	90
	II	85	1,5	2 000	80
	III	80	4,0	5 000	70
Мятлик луговой болотный	I	95	5,0	500	75
	II	85	2,0	4 000	65
	III	75	4,0	12 000	50
Овсяница красная, бороздчатая, овечья	I	96	0,5	250	90
	II	90	1,0	1 000	85
	III	80	4,0	3 000	75
Райграс пастбищный	I	97	0,5	500	90
	II	92	1,5	4 000	85
	III	85	3,0	12 000	75

Из испытывавшихся на всхожесть семян видов многолетних трав семена тимофеевки луговой и райграса высокого в год сбора семян и в течение дальнейшего опытного периода (20 месяцев) при ежемесячных определениях на всхожесть

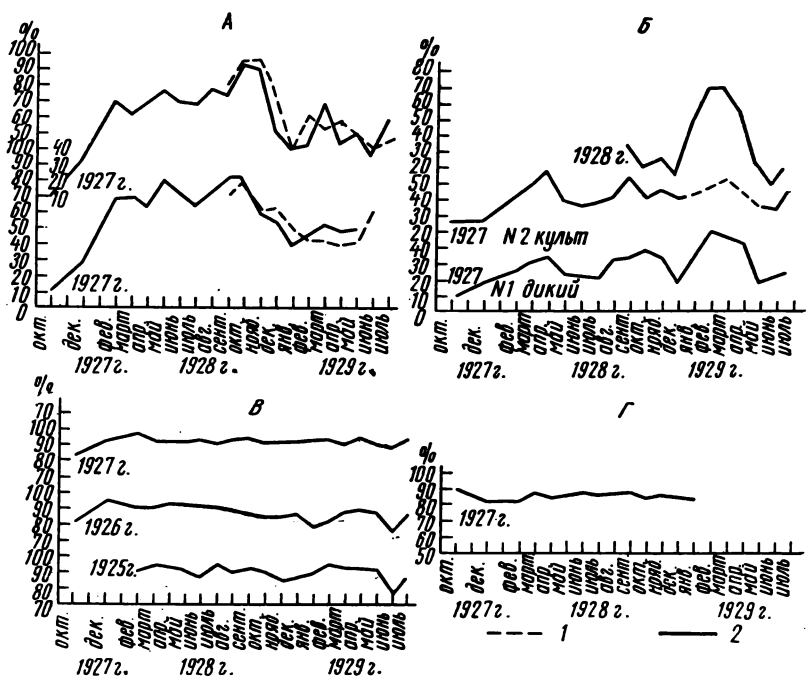


Рис. 21. Всхожесть семян злаковых трав, пророщенных в разное время года:

А — овсяница луговая *Festuca pratensis* Huds.;
 Б — мятлик луговой *Poa pratensis* L.; В — тимофеевка луговая *Phleum pratense* L.;
 Г — райграсс высокий *Arrhenatherum elatius* (L.) M. et K.
 1 — в термостате; 2 — при комнатной температуре

имели весьма незначительные колебания. Это можно объяснить тем, что оба эти вида являются давно введенными в культуру и потеряли природное свойство проявлять всхожесть в определенные периоды года. Видимо, всхожесть злаков претерпевает изменения в силу каких-то определенных причин. Максимумы всхожести семян некоторых видов злаков приходятся на ранние весенние месяцы, когда пробуждается жизнь природы, и на осенние месяцы, когда происходит естественное обсеменение злаков. Этот вопрос требует дальнейшего изучения.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ОБ ОБМЕНЕ ВЕЩЕСТВ МНОГОЛЕТНИХ ЗЛАКОВ

Кормовая характеристика. Большое значение для характеристики кормового достоинства многолетних злаков имеют исследования их химического состава (содержания белков, углеводов, витаминов, каротина, хлорофилла и др.). Ведущая роль в обмене веществ из общего химического состава принадлежит белкам, которые в течение вегетационного периода подвергаются разнообразным химическим изменениям и превращениям. Однако имеющиеся в литературе сведения по химическому составу весьма ограничены и касаются только небольшого числа видов трав и их изменчивости в зависимости от фазы развития, способа посева, структуры травостоя, агрофона и т. п.

Таблица 134

**Химический состав и питательность злаков
(по Попову и др., 1944)**

Растение	На 100 кг корма, кг			Химический состав корма, %						
	перевариваемого белка	крахм. эквивалентов	кормовых единиц	вода	протеин	белок	жир	клетчатка	безазотистые экстрактивные вещества	зола
Ежа сборная	2,6	39,8	23,9	17,0	6,5	5,6	1,6	30,2	38,1	6,6
Лисохвост луговой	3,1	55,2	33,1	17,0	7,8	6,1	1,8	18,5	50,0	4,9
Мятлик луговой	2,2	50,3	30,2	17,0	5,3	4,6	2,0	30,7	40,4	4,7
Овсяница луговая	—	—	—	—	7,6	6,4	2,1	35,5	47,3	7,5

Изучению химического состава многолетних кормовых злаков посвящены работы ряда исследователей (Попова, Томмэ, Елкин, Попандупуло, 1944; Томмэ, Ксанфопуло и Сементовская, 1948; Знаменский, 1948; Чепикова, 1949; Ларин и др., 1950; Егоров, 1954; Журавлев, 1957; Глаголева, 1958, и др.). Из большой сводки химического анализа и питательности злаковых растений (Попов, Томмэ, Елкин, Попандупуло, 1944) приводим анализ некоторых видов злаков западных областей нечерноземной полосы (табл. 134).

Судя по этим данным, наилучшей питательностью отличается лисохвост луговой, содержащий наибольшее количество переваримого белка, высокий процент протеина и наименьшее количество клетчатки. На втором месте по содержанию

протеина стоит овсяница луговая, но в отличие от других злаков она содержит большое количество клетчатки.

Видовые различия многолетних злаков по содержанию белка, золы и клетчатки представлены в табл. 135. По содержанию белка и золы выделяются овсяница луговая и ежа сборная, особых расхождений в содержании клетчатки у этих видов не отмечено. Содержание белка и золы снижается к концу вегетации, в это время значительно нарастает сухое вещество. В начальные фазы развития наибольшее количество белка и золы у овсяницы луговой и ежи сборной. Изменения в содержании белка являются следствием изменения структуры травостоя по мере его роста и развития: с увеличением количества хорошо облиственных побегов содержание белка увеличивается. В фазу созревания белка содержится в 3—5 раз меньше, чем в фазу кущения.

Журавлев (1957) приводит химический состав тимофеевки луговой и костра безостого по фазам развития и по отдельным органам растения. Максимальное количество белка в них содержится перед колошением или в фазу колошения. Затем оно снижается и в период созревания семян растения в 2 с лишним раза беднее белком, чем в ранние фазы развития. Потери в содержании протеина к концу цветения у тимофеевки луговой достигают 25%, у костра безостого — 15%, у пырея

Таблица 135

**Химический состав многолетних злаков
(по Глаголевой, 1958)**

Растение	Фаза развития	Сухое вещество	В процентах на сухой вес		
			сырой белок (N × 6,25)	зола	клетчатка
Тимофеевка луговая	кущение	29,4	14,9	8,0	22,9
	колошение	32,4	8,9	5,8	33,4
	цветение	48,5	6,1	4,6	34,9
	созревание	50,7	5,5	4,0	34,0
Костер безостый	кущение	27,2	16,3	8,1	29,0
	колошение	32,4	9,4	6,8	29,2
	цветение	42,7	6,0	4,6	34,7
	созревание	47,4	5,2	3,7	—
Овсяница луговая	кущение	21,8	24,4	10,0	—
	колошение	27,7	11,0	6,2	27,9
	цветение	33,1	7,1	5,4	36,6
	созревание	35,5	5,5	5,6	—
Ежа сборная	кущение	25,0	23,1	8,1	—
	колошение	24,1	10,4	6,6	30,9
	цветение	32,6	5,8	5,0	34,4
	созревание	36,0	5,2	4,4	—

бескормежного — 30%. При этом разрушаются наиболее ценные, легко усвояемые белки, в связи с чем коэффициент переваримости белка и в целом корма значительно снижается. После цветения часть белков, углеводов и других веществ переходит из листьев в семена (Миرونенко, 1953).

По мере созревания многолетних трав переваримость их изменяется. Она резко снижается к началу цветения, особенно у ежи сборной и тимофеевки луговой. Лучшая переваримость отмечена у костра безостого (Благовещенский, 1957).

Из органов злаков наиболее богаты питательными веществами листья и соцветия. Стебли содержат белка в 2—4 раза меньше, чем листья, они богаче клетчаткой (Журавлев, 1957, 1958).

Листья ежи сборной (Корнеева, 1964) накапливают сухого вещества, протеина, жира и золы больше по сравнению со стеблями и соцветиями. В период созревания питательная ценность их резко снижается, количество протеина уменьшается на 60%, золы — на 52%.

При совместном произрастании тимофеевки и овсяницы вместе с бобовыми содержание протеина в них увеличивается по сравнению с выращиванием в чистых посевах (Киршин и Кадочникова, 1959).

Азотистые вещества. Содержание протеина в луговых злаках в связи с густотой травостоя (площадь питания 5×5, 15×15, 25×25 см) приводят С. П. Смелов и О. Фармаковская (1960). По мере уменьшения густоты травостоя у тимофеевки луговой и костра безостого наблюдалось закономерное увеличение содержания протеина. В загущенных посевах наблюдалось снижение уровня питания, что отразилось на содержании протеина в растениях. У костра безостого в условиях широкорядного посева по сравнению с загущенным наблюдалось увеличение количества протеина и клетчатки и уменьшение содержания золы (Соловьев, 1948).

Установлено, что образцы тимофеевки луговой с длинным вегетационным периодом содержат более высокий процент белка по сравнению с образцами раннеспелыми. Весьма ценными по химическому составу являются образцы дикорастущей тимофеевки из Красноярского края, из Горно-Алтайской автономной области и из Швеции. Наиболее высокобелковые формы овсяницы луговой являются Алтайские, содержащие 7,4—7,7% белка, а также и из Сибири. Повышенным содержанием белка выделяется ежа сборная из Кабардинской области и из Молдавии. Химический состав костра безостого мало отличается от данных, полученных для тимофеевки луговой, овсяницы луговой и ежи сборной. Лучшими образцами по белку оказались образцы дикорастущих костров из Армении и из Ленинградской области, содержание белка в них колеблется от 5,9 до 8,3%. Заслуживают внимания местные ди-

Аминокислотный состав протеина многолетних злаков
(по Лукашик и др., 1965)

Аминокислоты	Тимофеевка луговая		Овсяница луговая		Костер безостый		Ежа сборная		Мятлик луговой		Канареечник тростниковый	
	кущение, 1/VI	колошение, 12/VI	кущение, 1/VI	колошение, 12/VI	кущение, 1/VI	колошение, 12/VI	выход в трубу, 1/VI	полное цветение, 12/VI	кущение, 1/VI	цветение, 12/VI	кущение, 1/VI	колошение, 12/VI
Цистин	0,84	0,87	0,97	1,00	0,43	1,06	0,49	0,49	0,57	0,58	0,93	0,64
Лизин	5,52	6,10	5,40	5,96	3,50	3,37	4,16	3,93	5,12	4,75	4,34	4,22
Гистидин	3,68	3,62	1,87	2,27	1,85	1,64	1,80	1,73	2,22	2,38	2,46	2,31
Аргинин	6,65	6,00	4,93	6,35	3,18	3,85	4,69	4,59	6,94	6,64	6,21	5,57
Глицин	3,68	6,62	4,40	4,27	2,75	2,78	4,05	3,75	3,77	3,48	3,42	4,65
Треонин	3,61	3,73	3,63	4,57	3,25	2,87	3,25	3,41	3,65	4,88	4,40	4,57
Метионин	1,20	1,54	1,41	1,79	1,03	1,22	1,87	1,67	1,59	1,32	1,42	1,51
Валин	3,26	5,21	6,25	6,08	4,85	5,85	5,26	5,71	4,73	5,04	5,72	5,13
Фенилаланин	4,08	4,80	4,59	5,74	3,33	3,33	4,97	4,59	3,43	3,30	4,71	5,27
Лизин + изолейцин	9,29	12,90	10,84	13,54	8,27	8,79	11,90	11,82	11,77	11,03	14,06	13,47
Триптофан	0,66	0,74	1,06	1,18	0,83	0,72	0,91	0,65	0,86	0,92	0,96	0,85
Протеин	24,89	15,87	13,25	9,79	15,44	12,75	17,61	10,41	16,11	14,82	18,65	15,26

кострающие формы из Ленинградской области (Глаголева, 1958, 1959).

В условиях Башкирии среди изучавшихся трав (костры, пырей бескорневищный, житняк гребневидный) одно из первых мест по содержанию протеина, белка, золы, кальция и фосфора занял костер безостый Уфимский. Сено прямого костра и дикорастущих костров безостых с южного Урала и Зауралья было грубее, оно содержало меньше белка и протеина и больше клетчатки (Пахомова, 1959).

Лучшими по питательности в условиях Ленинградской области являются: тимopheевка луговая 2-го года жизни, костер безостый 2-го и лисохвост луговой 3-го годов жизни (Курбатова, 1960).

И. Е. Знаменский (1948) определял содержание различных форм азота у типичного ксерофита — типчака и мезофита — тимopheевки луговой. Оказалось, что ксерофиты имеют более низкие показатели общего, белкового и аминного азота (2,04; 1,42 и 0,13) по сравнению с мезофитами (2,26; 1,82 и 0,16 %).

Наибольшим содержанием аминокислот отличаются тимopheевка луговая, овсяница луговая, мятлик луговой, канареечник тростниковидный. Эти виды особенно обогащены аргинином, лизином; канареечник и овсяница — лизином с изолейцином. Ежа и костер содержат мало лизина, гистидина и аргинина (табл. 136). В содержании аминокислот у большинства видов злаков существенных изменений по фазам кушения и колошения не наблюдается. Только содержание валина у тимopheевки, костра, мятлика и ежи увеличивается в фазу колошения по сравнению с фазой кушения, у остальных видов он почти не изменяется. По содержанию протеина на первом месте стоит тимopheевка, затем канареечник и ежа. В фазу кушения у всех многолетних злаков протеина значительно больше, чем в фазу колошения.

Количество всех аминокислот под действием азотных удобрений увеличивается (Картау, 1962; Благовещенский, 1967).

Минеральные вещества. Наибольшее количество кальция и фосфора содержит тимopheевка луговая, наименьшее содержание фосфора у костра безостого и лисохвоста лугового. Золы наиболее богаты лисохвост и ежа (табл. 137).

Костер безостый отличается от тимopheевки луговой и ежи сборной большим содержанием кремнезема, кальция и хлора, но меньшим содержанием железа. Наиболее обогащены фосфорной кислотой и калием в начале вегетации ежа и тимopheевка (табл. 138).

По данным К. М. Смирновой (1954), в тимopheевке луговой среди зольных элементов первое место занимает калий (44,6% от количества золы), второе — кремнезем. Корни как

по количеству золы, так и по составу мало отличаются от стеблевой части. В них меньше калия, но в отношении других элементов значительных отклонений не обнаружено.

В сводных таблицах минерального состава многолетних злаков по фазам развития из различных областей и республик Союза (Томмэ, Ксанфопуло и Сементовская, 1948; Ларин и др., 1950) видно, что содержание золы у злаков по мере развития растений снижается. Содержание фосфора с воз-

Таблица 137

Содержание золы, кальция и фосфора в сене многолетних злаков (в %)
(по Попову и др., 1944)

Растение	Вода	Зола	Кальций	Фосфор
Тимофеевка луговая	17,7	4,86	0,384	0,174
Овсяница луговая	15,0	4,63	0,218	0,167
Ежа сборная	15,0	6,07	0,239	0,157
Костер безостый	16,0	3,96	0,224	0,095
Лисохвост луговой	16,0	7,27	0,239	0,103
Мятлик луговой	15,0	4,39	0,227	0,163

растом уменьшается у тимофеевки, ежи сборной, мятлика лугового, а магний и кремний увеличиваются у мятлика лугового. Большим количеством золы отличаются костер безостый, ежа сборная, лисохвост луговой, меньше ее в тимофеевке луговой и мятлике луговом.

По данным Волгина (1958), посевные клевер и тимофеевка богаче по содержанию золы, кальция и фосфора по сравнению с дикорастущими видами, что связано, очевидно, с лучшим водным и воздушным режимами посевных трав, с их удобрением и т. п.

А. Р. Чепикова (1949) изучала влияние возраста и времени года на содержание фосфатидов в почвах тимофеевки луговой и овсяницы луговой. Почки молодых растений 2-го года жизни более богаты фосфатидами, чем почки старые (5-го года жизни). В последних количество нуклеопротеидов как у овсяницы, так и тимофеевки значительно меньше. В почках растений 2-го года жизни количество нуклеопротеидов изменяется в зависимости от времени года: осенью оно больше, чем весной. В почках же старых растений осенью и весной количество нуклеопротеидов почти одинаково. Неорганические соединения фосфора встречаются во всех органах растений. У старых растений их больше, чем у молодых. У старых растений тимофеевки и овсяницы (5-го года жизни) содержание неорганического фосфора в почках мало изменяется: и осенью и весной оно почти одинаково. Это, видимо, связано с общим

Таблица 138

Химический состав золы многолетних злаков по фазам развития (в % от абсолютно сухого вещества)
(данные Троицкого, 1940, цит. по Ларину и др., 1950)

Фаза развития	Дата определения	Зола	Азот	SiO ₂	P ₂ O ₅	Cl	Fe ₂ O ₃	MnO	CaO	MgO	K ₂ O	Na ₂ O
Тимофеевка луговая												
Выход в трубку	10/VI	8,14	—	1,38	0,71	0,38	2,27	—	0,46	0,16	3,61	0,53
Цветение	26/VI	—	—	2,03	0,39	0,29	1,63	—	0,50	0,19	—	—
Плодоношение	26/VII	—	—	1,37	0,22	0,07	0,66	—	0,32	0,10	—	—
Костер безостый												
Колошение	25/V	9,82	1,77	3,21	0,56	0,98	0,06	0,04	0,75	0,20	3,14	0,41
Цветение	14/VI	6,13	1,24	3,33	0,48	0,53	0,04	0,10	0,64	0,06	2,03	0,56
Плодоношение	26/VII	8,43	0,85	4,87	0,37	0,27	0,06	0,09	0,82	0,11	1,38	0,45
Ежа сборная												
Выход в трубку	27/V	11,46	3,48	1,81	0,79	0,31	—	—	0,48	0,20	5,11	0,49
Цветение	29/VI	6,39	1,09	1,90	0,37	0,19	—	—	0,39	0,10	—	—
Плодоношение	29/VII	5,88	0,92	2,41	0,28	0,11	—	—	0,43	0,14	—	—

снижением интенсивности жизненных процессов с возрастом и меньшим гидролизом сложных фосфорорганических соединений.

По определениям А. Р. Кожевникова и Е. И. Поповой (1946), содержание азота, фосфорной кислоты и калия в корнях трав колеблется в зависимости от возраста растения и глубины залегания корней. В корнях костра P_2O_5 содержится 0,225%, K_2O —0,17%, а азота (N) — 1,28%.

Результаты многочисленных исследований по химическому составу многолетних злаков показывают, что не только виды, но и экотипы и сорта одного и того же вида значительно различаются по содержанию питательных веществ.

Углеводный обмен. Сведений по углеводному обмену различных многолетних культурных злаков в литературе мало.

Накопление суммы углеводов и их фракций специфично для каждого вида растений и меняется в процессе роста и развития, а также в зависимости от факторов внешней среды.

Изучение углеводного обмена у растений различных экологических групп показало, что у злаков, относящихся к ксерофитам, содержание моноз и гемицеллюлоз выше, чем у мезофитов. У последних преобладает сахароза (табл. 139). По мнению И. Е. Знаменского (1948), гемицеллюлозы играют роль не только запасного питательного вещества, но и способствуют сохранению некоторого запаса воды у растений, выращиваемых на сухих почвах. При улучшении водоснабжения содержание моноз в листьях растений как ксерофитов, так и мезофитов возрастает.

Т. А. Малкина-Крупникова (1951) определяла содержание углеводов у растений, выращиваемых при разной влажности почвы (70 и 25%). Содержание общей суммы растворимых

Таблица 139

Содержание углеводов в листьях луговых растений
(в % на абсолютно сухой вес)
(по Знаменскому, 1948)

Название растения	Монозы	Сахароза	Крахмал	Гемицеллюлоза
Ксерофиты				
<i>Festuca sulcata</i>	2,01	2,17	1,19	4,05
» <i>rubra</i>	1,98	2,21	1,23	4,09
<i>Koeleria gracilis</i>	2,11	1,99	1,25	3,98
<i>Agropyrum cristatum</i>	1,87	2,27	1,14	3,85
» <i>menerum</i>	1,82	2,28	1,12	3,79
Мезофиты				
<i>Phleum pratense</i>	1,68	4,79	1,02	1,83
<i>Phalaris arundinacea</i>	1,75	3,96	1,35	2,15

углеводов и сахарозы в обоих вариантах опыта у ксероморфных злаков было в 2—3 раза меньше, чем у мезоморфных, количество же моноз у ксерофитов на сухой почве большей частью повышено по сравнению с мезофитами, а при оптимальном увлажнении — снижено.

Исследование углеводного обмена у злаков, произрастающих в условиях высокогорий (Памир), показало, что наибольшее количество углеводов (18—29%) представлено в растениях сахарозой (7—27%) и гемицеллюлозой (5—16%) (Рейнус, 1960).

Таблица 140

Содержание углеводов. (в % на сухой вес) в листьях тимфеевки луговой первого года жизни (по Корякиной, 1953)

Способ посева	Вариант густоты	Фаза развития	Углеводы					Остаточное количество углеводов
			Монозы	сахароза	фракция мальтозы	сумма растворимых углеводов	крахмал	
Чистый	5×5	колошение	2,7	5,1	0,7	8,5	0,07	8,57
»	10×10	»	2,1	4,3	0,6	7,0	0,15	7,16
»	20×20	»	2,1	4,5	0,5	7,1	0,07	7,17
»	10×10	начало цветения	2,3	11,1	0,2	13,6	0,22	13,82
В смеси с клевером	10×10	то же	2,3	5,9	1,0	9,2	0,22	9,42

Углеводный обмен у тимфеевки луговой в чистом посеве и в смеси с клевером (по 50% каждого вида при густоте стояния 5×5, 10×10, 20×20 см) изучался в условиях Ленинградской области Корякиной (табл. 140). Результаты анализов показали, что содержание углеводов в первый год жизни в листьях тимфеевки в фазе колошения значительно меньше, чем в начале цветения: от фазы колошения до фазы цветения происходит увеличение углеводов приблизительно в два раза. По-видимому, в данном случае сказалось неблагоприятное действие водного дефицита и высокой температуры воздуха, вызвавших низкое содержание углеводов в листьях. Возможно, имело значение также большое расходование углеводов при переходе растений в период засухи в генеративное состояние (фаза колошения).

Из всех форм углеводов сахароза в листьях тимфеевки была доминирующей, и ее содержание изменялось в связи с изменениями густоты травостоя и с прохождением фаз развития. Монозы являются стабильной формой углеводов и содержатся в листьях тимфеевки в небольшом количестве. Со-

держание фракции мальтозы низкое, а крахмал, как и вообще в листьях злаков, обнаружен в очень малом количестве.

Львов и Фихтенгольц (1936) и Львов (1940) придают особое значение сахарозе, считая, что она играет важную роль в жизни растений, определяя устойчивость их к засухе; при массовом гидролизе крахмала в растениях происходит накопление именно сахарозы, а не мальтозы и глюкозы.

У тимофеевки второго года жизни также на первом месте стоит сахароза, содержание которой особенно варьирует в зависимости от фазы развития, способов посева и вариантов густоты стояния растений. Содержание углеводов в листьях повышается в редком травостое по сравнению с более густым. В чистом посеве на более загущенных участках при переходе растений от вегетативной фазы к цветению наблюдается увеличение содержания сахарозы; в смешанном посеве, наоборот, содержание сахарозы уменьшается при переходе к цветению растений.

На третьем году жизни в листьях тимофеевки не отмечено закономерных различий в количестве углеводов в разных вариантах густоты — ни в чистом посеве, ни в смеси с клевером. Однако общая сумма углеводов в листьях из смешанного посева (с клевером) была меньше, чем в чистом.

Сравнение количества углеводов в листьях тимофеевки по трем годам жизни показало, что оно бывает наибольшим во второй год (Корякина, 1953).

В стеблях тимофеевки луговой по сравнению с содержанием в листьях общее количество углеводов, за счет моноз и особенно сахарозы, значительно выше. Стебли растений из смешанных посевов также содержат больше сахарозы, особенно в загущенных посевах. Следует отметить, что переход к репродукции растений из смешанных посевов происходит крайне замедленным темпом и большинство особей остается в вегетативном состоянии, в то время как тимофеевка чистого посева в первый же год переходит в генеративное состояние. В работе С. А. Каспаровой и Глазунова (1945) отмечается, что в смесях, где растения имели угнетенный вид и где задерживалось прохождение фаз развития, наблюдалось накопление большого количества сахаров, так как последние из-за угнетения роста растений не были использованы.

Листья костра безостого характеризуются большим содержанием растворимых углеводов (главным образом сахарозы) и малым количеством крахмала. В фазе цветения как в чистом, так и смешанном посевах они содержат больше сахарозы и крахмала, чем в фазе выбрасывания метелок (табл. 141). В стеблях содержание углеводов значительно больше (32,7%), чем в листьях (17,1%) (Школьник, Макарова и Стеклова, 1947; Школьник, 1950; Корякина, 1953; Журавлев, Волкова, Меженко и Ивановский, 1957). Большое количество

Таблица 141

Содержание углеводов (в % на сухой вес) в листьях костра безостого и овсяницы луговой при различных способах посева, 2-й год жизни

(по Корякиной, 1953)

Способ посева	Вариант густоты	Фаза развития	Углеводы					
			монозы	сахароза	фракция мальтозы	сумма растворимых углеводов	крахмал	общая сумма углеводов
Костер безостый								
Чистый посев	10×10	начало выкидывания метелок	4,40	4,68	нет	9,08	0,37	9,45
То же	20×20	то же	2,11	7,03	нет	9,14	1,41	10,55
»	10×10	цветение	3,00	10,98	1,60	15,58	2,27	17,25
»	20×20	»	2,65	12,82	0,58	16,05	4,35	20,40
В смеси с люцерной	20×20	начало выкидывания метелок	2,16	6,05	1,30	9,51	2,13	11,64
То же	20×20	цветение	2,51	13,04	0,69	16,24	3,02	19,26
Овсяница луговая								
Чистый посев	10×10	трубкование и начало выбрасывания метелок	2,37	9,45	3,03	14,85	0,43	15,28
В смеси с люцерной	10×10	то же	2,66	8,08	1,89	12,63	0,66	13,29

углеводов в метелках представлено гемицеллюлозами. Изменения в углеводном обмене в связи с возрастом растений наиболее заметны, когда растения находятся в условиях загущенного посева (Львов и Березнеговская, 1934; Красовская, 1946).

Овсяница луговая по содержанию углеводов и соотношению их форм в листьях не отличается существенно от костра безостого. В целом листья костра, овсяницы и тимopheевки не имеют резких расхождений в содержании углеводов в связи с изучавшимися факторами. Однако в фазу цветения преимущество по сумме углеводов остается за костром. Урожай надземной массы и содержание углеводов в его листьях выше, чем у тимopheевки.

Растения тимopheевки луговой, высеянные в разные сроки вегетационного периода, имели различное содержание углеводов в листьях, стеблях, корнях ко времени уборки (14/XI). В это время растения тимopheевки раннемайского посева находились в фазе цветения, растения второго майского посева — в фазе колошения, а растения июньских посевов — в фазе стеблевания (табл. 142). Результаты показали, что листья растений июньских посевов содержали максимальное количество

Таблица 142

Содержание углеводов в тимopheевке луговой на первом году жизни (в % на абсолютно сухой вес) при разных сроках посева (по Корякиной, 1959)

Срок посева	Фаза развития	Моно-зы	Саха-розы	Фракция мальтозы	Сумма раство-римых углеводов	Крах-мал	Геми-целлю-лозы	Общая сумма углеводов
Листья								
7/V	цветение	1,05	5,66	1,04	7,75	2,21	10,01	19,97
22/V	колошение	1,66	8,17	0	9,83	2,51	6,36	18,70
7/VI	стеблевание	1,31	12,37	0,92	14,59	3,34	8,78	26,71
22/VI	»	1,00	11,38	0,59	12,97	3,44	8,91	25,32
Стебли								
7/V	цветение	2,33	19,93	0	22,23	0,93	13,51	36,67
22/V	колошение	2,54	19,98	0	22,52	1,77	12,35	36,64
7/VI	стеблевание	2,83	13,73	0	16,56	2,18	13,09	31,82
22/VI	»	2,36	6,60	0	8,96	1,33	14,09	24,38
Корни								
7/V	цветение	0,86	3,27	0	4,13	0,93	17,20	22,26
22/V	колошение	1,04	4,56	0	5,60	0,66	16,20	22,46
7/VI	стеблевание	0,43	3,23	0	3,66	0,55	17,86	22,07
22/VI	»	0	2,23	0	2,23	0,55	16,82	19,60

ство углеводов, из них на первом месте стоит сахароза; меньшее содержание сахаров оказалось в листьях майских посевов, что объясняется оттоком их в репродуктивные органы и стебли. Стебли тимофеевки были также наиболее богаты углеводами, особенно сахарозой (майские посевы). Общая сумма углеводов в стеблях в фазе цветения в 2 раза превосходит сумму углеводов в листьях. Корни отличаются большим содержанием гемицеллюлоз, которые составляли до 85% от общей суммы углеводов; растворимых углеводов здесь значительно меньше, чем в надземных органах растений.

Считается (Мирошниченко, 1950), что гемицеллюлозы являются основной формой запасных веществ и определяют морозоустойчивость растений (Rosa, 1921; Гребинский, 1941).

На второй год жизни в листьях тимофеевки общее количество углеводов падает по мере развития растений. Это объясняется тем, что начало вегетации растений проходит в условиях пониженных температур, вследствие чего расход сахаров на рост растений был ограничен. По срокам посева наблюдалось постепенное возрастание растворимых углеводов у растений от ранних сроков посева к более поздним.

А. Р. Чепикова (1951) в течение нескольких лет развития растений определяла содержание пластических веществ в различных злаках (timoфеевка луговая, овсяница луговая, мятлик луговой). Ею показано, что у тимофеевки и овсяницы с годами и до 8-го года жизни происходит увеличение гемицеллюлоз. Такое нарастание можно расценивать как положительный показатель, характеризующий повышение их зимостойкости. Верховые злаки имеют высокое содержание воднорастворимых углеводов до 4-го года жизни, в 6—8 лет количество этих углеводов значительно снижается. У мятлика лугового стабильно содержание растворимых и нерастворимых углеводов, что объясняется большей ежегодной обновляемостью низовых злаков при интенсивном кущении.

В таблице 143 приводятся данные по содержанию углеводов в запасяющих органах многолетних злаков на втором году их жизни в фазу цветения.

Таблица 143

Содержание углеводов (в % на сухое вещество) в запасяющих органах многолетних злаков (по Тоомре, 1966)

Виды злаков	Корни	Нижняя часть соломки	Укороченные междоузлия
Овсяница луговая	9,22	13,77	11,06
Овсяница красная	13,33	17,28	7,72
Ежа сборная	7,31	13,18	9,62
Райграс пастбищный	11,17	15,55	14,65
Мятлик луговой	17,61	19,86	13,62

Наибольшее количество углеводов содержится у злаков в нижней части стеблей, затем в укороченных междоузлиях, меньше — в корнях. Пастбищные злаки (овсяница красная, райграс пастбищный и мятлик луговой) особенно обогащены углеводами, меньше их у овсяницы луговой и ежи сборной.

По данным Н. И. Козловой (1965), злаковые травы по сравнению с бобовыми запасают углеводов в 1,5 раза больше. Из злаков мятлик луговой по сумме углеводов превосходит тимофеевку. Максимальное накопление углеводов у тимофеевки, мятлика, клевера красного и клевера белого происходит в фазу цветения — плодоношения; к концу 1-й декады после начала отрастания наблюдается снижение углеводов.

Углеводный обмен у тимофеевки луговой может нарушаться под влиянием кислой реакции среды; количество моносахаридов при этом резко возрастает, а сумма сахаров уменьшается, так как при рН 4,5 тормозится превращение моносахаридов в сахарозу. Тимофеевка особенно чувствительна к кислой реакции среды в первый период (около 20 дней) — после прорастания семян (Авдонин, Кузина и Лебедева, 1954).

Изучение углеводного обмена многолетних злаков (овсяница луговая, ежи сборной и костра безостого) первого года жизни в зависимости от различного светового режима производилось под Ленинградом В. Ф. Корякиной (1959). Растения одновременно находились под воздействием 12-часового дня (вечерние и утренние часы) в течение 30 дней июня и 30 дней июля (табл. 144).

Растения овсяницы, ежи и костра, находящиеся в условиях короткого дня, в течение июня образовали большее число побегов, имели лучшую облиственность, большую высоту и больший вес надземной массы, чем контрольные (естественный день); у костра и овсяницы увеличилось также число соцветий; ежа сборная дала небольшое число частично созревших метелок, у контрольных — репродуктивных органов не было.

Воздействие коротким днем в течение июля на растения костра и овсяницы вызвало снижение роста в высоту, но число побегов у этих видов увеличилось, так же как и облиственность по сравнению с контрольными. Число метелок у костра возросло в 10 раз, у ежи метелки были в единичном числе; овсяница луговая оставалась весь период вегетации в розеточной фазе. Листья опытных растений костра безостого содержали углеводов в два раза меньше, чем листья контрольных (за счет сахарозы). Такое резкое снижение углеводов можно объяснить тем, что растения под влиянием короткого дня сильно увеличили число репродуктивных органов, что было связано с большим расходом питательных веществ. В листьях контрольных и опытных растений ежи сборной содержание углеводов было одинаковым; в листьях овсяницы

Таблица 144

Содержание углеводов в листьях злаков 1-го года жизни (в % на абсолютно сухое вещество), выращенных при различной длине дня (по Корякиной, 1959)

Растение	Варианты опыта	Фаза развития	Моно- зы	Саха- роза	Фракция мальтозы	Сумма раствори- мых углеводов	Крахмал	Общее количество углеводов
Овсяница луговая	контроль	розеточные листья	0,91	11,30	1,45	13,66	1,21	14,87
	короткий день, июнь	то же	0,74	11,10	2,32	14,16	1,43	15,59
	то же, июль	»	0,92	8,16	1,51	10,59	0,99	11,58
Ежа сборная	контроль	»	0,86	3,86	0,73	5,45	1,00	6,45
	короткий день, июнь	»	0,80	3,04	1,38	5,22	1,00	6,22
	то же, июль	»	0,73	2,93	1,30	4,96	1,43	6,39
Костер безостый	контроль	листья стеблевых и генеративных побегов	1,10	8,73	1,75	11,58	1,32	12,90
	короткий день, июнь	то же	1,09	3,58	1,15	5,82	0,66	6,48
	то же, июль	»	0,68	4,02	1,31	6,01	0,66	6,67

луговой меньше углеводов оказалось только в растениях, росших при коротком дне в течение июля.

На второй год жизни сумма растворимых углеводов в листьях костра безостого и овсяницы луговой по сравнению с первым годом, значительно возросла; несколько лучшие показатели дала и ежа сборная. Листья ежи сборной как контрольных, так и растений на коротком дне, содержали примерно одинаковое количество растворимых углеводов. Не обнаружено существенных различий в сумме углеводов в листьях контрольных и опытных вариантов костра безостого. Анализ влияния укороченного дня (12 час) на эти растения в отдельные сроки вегетационного периода (30-дневные) (Корякина, 1959, 1961, 1964) показал, что в листьях опытных растений тимофеевки разница в содержании отдельных форм углеводов между контрольными и опытными растениями невелика, несмотря на то, что растения находились в различной фазе развития и росли в разных условиях освещения. К осени в них становится много сахарозы и гемицеллюлозы, в небольшом количестве появляется крахмал. Можно предположить, что в это время растения прекратили рост и вследствие этого сахара не были использованы ими (Курсанов, 1933; Каспарова и Глазунова, 1945). Растения вариантов, которые в начале лета находились в условиях укороченного дня, расходовали много углеводов на образование репродуктивных органов. Н. М. Сисамян, Н. Васильева и А. Минина (1951) объясняют снижение содержания углеводов в растениях в период цветения тем, что эта фаза требует больших затрат энергетического материала. Листья теряют способность синтезировать крахмал и превращаются в поставщиков пластических веществ для репродуктивных органов.

Повышенное содержание углеводов в листьях и стеблях тимофеевки в первый год жизни, находившихся на коротком дне во вторую половину вегетации и оставшихся в вегетативной фазе, можно объяснить тем, что в период опыта в этих органах происходило отложение запасных веществ за счет уменьшения расхода их на процессы роста. На это указывает Л. А. Вакулина (1946). Она считает, что причиной повышения содержания углеводов в условиях короткого дня является не повышенный синтез ассимилятов, а повышенная способность к отложению запасных веществ за счет уменьшения расхода их на процессы роста.

Увеличение сахаров в поздний период вегетации можно объяснить и снижением температуры в сентябре. И. И. Туманов (1940), Батерс и Митчелл (Bathurst, Mitchell, 1958) утверждают, что у трав наивысшая концентрация сахаров свойственна растениям, выращенным в условиях пониженных температур.

Следовательно, сравнение данных по углеводному обмену

в различных видах многолетних злаков показало, что в первый год жизни по общей сумме углеводов и по сумме растворимых углеводов в листьях на первом месте стоит тимофеевка луговая, затем ежа сборная и костер безостый. Наибольшее количество растворимых углеводов и гемицеллюлозы в стеблях и корнях также содержится у тимофеевки, затем у костра и ежи. Наиболее лабильной из форм углеводов является сахароза, более стабильны гемицеллюлоза и другие формы углеводов. Это совпадает с данными С. Д. Львова и С. С. Фихтенгольца (1936) и А. Л. Курсанова (1941). Большое содержание гемицеллюлозы в растениях злаков, особенно в их корнях, по сравнению с бобовыми является важным признаком, обуславливающим высокую зимостойкость злаков.

Витамин С. В литературе очень мало данных по содержанию витамина С в многолетних злаках. Установлено (Махамаджанов, 1966), что в листьях злаков витамина С значительно меньше, чем в листьях бобовых (в среднем в семействе бобовых 1250 мг%, у злаков — 500 мг%).

Таблица 145

Содержание витамина С в листьях многолетних кормовых злаков по фазам развития (в мг на 100 г сухого вещества) (по Глаголевой, 1958)

Растение	Фаза развития			
	кущение	колошение	цветение	созревание
Тимофеевка луговая	566	274	253	103
Костер безостый	425	172	149	110
Овсяница луговая	485	247	123	89
Ежа сборная	437	345	148	97

Максимальное содержание аскорбиновой кислоты в растении накапливается уже в начале вегетации до фазы бутонизации и резко снижается к концу вегетации, но синтез витамина С, как и каротина, в конце вегетации не прекращается. Возможно, это связано с тем, что при созревании листья не засыхают, а продолжают ассимилировать.

Наиболее богата витамином С тимофеевка, затем овсяница, меньше его у костра безостого (табл. 145).

В тимофеевке луговой витамина С больше всего (490,1 мг%) в фазе перед колошением. В молодых соцветиях аскорбиновой кислоты значительно больше (175 мг%), чем в созревших (41,3) (Журавлев, 1957). В листьях костра безостого содержание витамина С в 4—14 раз больше, чем в стеблях. Максимальное количество витамина с единицы площади определено в начале цветения. Витаминность различных сортов житняка меняется по годам (Егоров, 1954).

Х. У. Умаров (1960, 1962) определял в течение двух лет содержание витамина С, глутатиона и иодвосстанавливающую активность тканей листьев у тимофеевки луговой в чистом посеве и в смеси с клевером на Карельском перешейке. Рано весной, когда растения достигли фазы 3—4 листьев и начала кущения, в листьях наблюдалось повышенное содержание витамина С, глутатиона и высокая иодвосстанавливающая активность тканей. В фазе кущения окислительно-восстановительная способность листьев уменьшалась. К началу колошения у тимофеевки резко возрастало количество витамина С, а с наступлением массового колошения оно вновь падало. Известно (Корякина, 1946), что растения в период сильного роста и интенсивного накопления органических веществ энергичнее накапливают витамин С и имеют высокую иодвосстанавливающую активность. Тимофеевка луговая, по данным Х. У. Умарова, характеризуется в этом отношении меньшими различиями, чем клевер.

Каротиноиды. Одним из наиболее важных представителей группы каротиноидов является каротин, который играет роль провитамина А и определяет кормовую ценность растения. Естественно, что в литературе ему уделялось большое внимание. В растениях каротин связан с окислительно-восстановительными процессами, фотосинтезом, ростом и т. п. Между содержанием протеина и каротина в кормовых травах имеется прямая связь (Журавлев, 1955). Количество его в кормовых травах зависит от плодородия почвы, вида минеральных удобрений, фазы вегетации, условий местообитания, способов сушки, хранения и т. п. Однако исследований, посвященных изучению содержания каротина в различных видах многолетних злаков в зависимости от различных условий произрастания, очень мало, эти вопросы требуют глубокого изучения.

Из многолетних злаков наибольшую ценность в отношении каротина представляет полевица белая, несколько меньше каротина содержат тимофеевка луговая, овсяница луговая, мятлик болотный и костер безостый, и наиболее низкое содержание каротина в бекмании и лисохвосте луговом. Содержание каротина у многих видов кормовых злаков зависит от экологического района их произрастания (Давыдов, 1954). Среди костров наибольшим содержанием каротина отличается костер пестрый (*Bromus variegatus*), наименьшим — костер полевой (*Br. arvensis*), два других вида (костер береговой — *Br. riparius* и костер безостый — *Br. inermis*) занимают промежуточное положение (Оганесян, 1956).

Синтез каротиноидов начинается при прорастании семени и образовании первого листа и предшествует синтезу хлорофилла. В дальнейшем образование каротиноидов происходит параллельно с образованием хлорофилла. Содержание каротина коррелирует со скоростью роста растений.

Наибольшее количество каротина у злаков наблюдается в фазе кущения — стеблевания (табл. 146), по мере развития растений оно падает. У разных видов содержание каротина в течение вегетационного периода различно. У овсяницы луговой и костра безостого первого года пользования содержание каротина в фазы кущения и стеблевания было сходным, оно резко падает в фазу колошения и затем постепенно уменьшается к фазе созревания. У тимофеевки луговой и лисохвоста лугового содержание каротина от кущения до фазы колошения сильно падает, в фазе цветения незначительно повышается, а затем вновь резко снижается. Приведенные данные указывают на различия процессов биосинтеза и накопления каротина у разных видов злаков.

Таблица 146

Содержание каротина (в мг на 100 г травы) в многолетних злаках 1-го года пользования по фазам развития (по Радзевенчук, 1958)

Фаза развития	Тимофеевка луговая	Овсяница луговая	Лисохвост луговой	Костер безостый	Ежа сборная	Мятлик луговой	Полвица белая	Райграс высокий	Овсяница тростниковая
Кущение	7,83	6,63	6,60	5,30	6,50	8,00	6,50	6,25	5,30
Стеблование	5,20	6,56	—	5,20	5,00	—	—	—	—
Колошение	3,12	4,40	3,50	3,80	3,85	—	—	—	—
Цветение	—	—	5,50	—	2,72	—	—	—	—
Конец цветения	4,03	2,40	—	1,36	—	—	—	—	—
Начало созревания	1,68	3,00	—	—	—	—	—	—	—
Созревание	—	—	2,90	1,81	3,20	—	—	—	—

По данным Глаголевой (1958), содержание каротина в тимофеевке луговой, костре безостом, овсянице луговой, еже сборной к концу вегетации снижается у всех видов трав с 41—59 мг на 100 г сухого вещества до 11—17 мг на 100 г сухого вещества.

По количеству каротиноидов и хлорофилла во все фазы развития, особенно в ранние фазы, выделяется овсяница луговая. В пределах изучаемых видов отмечена более резкая убыль питательных веществ и витаминов у скороспелых образцов по сравнению с позднеспелыми, это особенно четко проявилось у тимофеевки. Максимальный выход каротина с единицы площади у отдельных видов трав приходится на различные фазы. У тимофеевки и ежи при укосе в фазе колошения и цветения получены близкие количества каротина с 1 м² (21—28 мг). У костра безостого выход к фазе цветения, когда сильно уменьшается облиственность, количество каротина с 1 м² снижается с 24 до 8 мг.

Содержание каротина (в мг %) в тимофеевке луговой
(по Журавлеву и др., 1957)

Органы растения	Перед ко- лошением, 1/VI	Колоше- ние, 8/VI	Цветение, 25/VI	Созрева- ние, 17/VII
Листья	91,11	46,07	26,14	5,63
Стебли	10,84	6,53	6,63	4,01
Соцветия	—	12,31	12,14	2,03

Данные по содержанию пигментов в различных органах и по фазам развития у тимофеевки луговой и костра безостого приводятся в табл. 146 и 147.

Как видно, содержание каротина в тимофеевке по мере роста и развития резко понижается в листьях и более постепенно — в стеблях. В соцветиях значительное снижение каротина наблюдается в фазе их созревания (2,03 против 12,14 мг% в фазе цветения). Листья содержат каротина в 1,4—8,0 раз больше, чем стебли.

У костра безостого в стеблях пигментов значительно меньше (в 8—13 раз), чем в листьях; максимальное количество хлорофилла, каротина и ксантофилла здесь в ранние фазы развития.

Количество ксантофилла в листьях злаков приблизительно в 2 раза превышает количество каротина. По данным Т. А. Глаголевой (1958), в фазу кущения количество ксантофилла в тимофеевке луговой, костре безостом, овсянице луговой, еже сборной колеблется в пределах 34,0—36,0 мг на 100 г, причем овсяница луговая по содержанию ксантофилла несколько превышает остальные злаки.

Для образования растительных пигментов важно соотношение калия, магния и кальция в почве. Недостаток или избыток этих элементов уменьшает синтез каротиноидов. Особенно важно для синтеза каротиноидов наличие в почве азота (Егоров, 1954). Полное минеральное удобрение повышает содержание каротина, ксантофилла и хлорофилла в кормовых травах.

А. Д. Егоров (1954) в условиях Якутии определял содержание каротина в листьях пырея ползучего и костра сибирского, произраставших в различных экологических условиях (табл. 148). Содержание каротина значительно колебалось в зависимости от условий произрастания: чем богаче почва питательными веществами, тем выше было содержание каротина в листьях.

При выращивании злаков на торфяных почвах (табл. 149) наиболее богаты каротином оказались мятлик луговой и овсяница луговая. Тимофеевка с торфяных почв богаче кароти-

Таблица 148

Содержание пигментов (в мг % на сухое вещество) в костре безостом
(по Журавлеву и др., 1957)

Фаза развития	Органы растения	Каротин	Ксантофилл	Хлорофилл
Начало колошения, 8/VI	листья	36,3	74,2	1291
Цветение, 18/VI	листья	29,5	57,8	833
	стебли	4,2	10,4	134
Созревание, 3/VII	листья	21,1	55,0	751
	стебли	2,1	5,7	114

Таблица 149

Содержание каротина (в мг %) в листьях кормовых растений,
выращенных в различных условиях
(по Егорову, 1954)

Место произрастания	Фаза развития	Дата анализа	Сухое вещество	Каротин	
				на сырой вес	на сухой вес
Пырей ползучий					
Песчаный аллювий	выход в трубку	24/VI	32,7	18,56	56,70
Солонцеватая почва	то же	»	39,0	22,60	55,10
Песчаный аллювий	колошение	9/VII	30,9	14,10	45,60
Солонцеватая почва	»	»	40,8	11,66	28,60
Унавоженная суглинистая почва	»	»	32,6	12,88	39,50
Песчаный аллювий	незрелые семена	24/VII	27,1	9,59	35,38
Солонцеватая почва	то же	»	44,4	6,91	15,56
Унавоженная суглинистая почва	»	»	40,9	13,09	32,00
Песчаный аллювий	осыпание семян	5/VIII	36,4	9,12	25,05
Солонцеватая почва	то же	31/VII	37,8	4,79	12,67
Унавоженная суглинистая почва	»	»	34,9	10,29	29,48

Костер сибирский

Лесная поляна, перегной . . .	—	3/VII	30,4	14,23	46,80
Открытая поляна	—	»	36,6	12,90	35,25
Заливной луг	—	11/VII	31,7	11,75	37,06
Сухой луг	—	»	37,4	8,18	21,80

ном, чем тимофеевка с минеральной почвы. В фазу цветения трав значительная часть каротина в них разрушается.

Изучение содержания каротина в листьях тимофеевки луговой в зависимости от сроков посева растений показало, что процент каротина снижается — от ранних сроков к поздним (с 0,843 до 0,502 мг на 1 г сухого вещества). Это связано с характером структуры тимофеевки, ее облиственностью, развитием растения и т. п. (Корякина, 1959).

Изучение динамики накопления каротина у различных видов многолетних кормовых растений в различных условиях их произрастания позволит уточнить сроки наиболее эффективного использования растений с точки зрения содержания в них каротина (Оганесян, 1956).

Таблица 150

Содержание каротина (в мг на 1 кг сухой травы) в многолетних злаках, выращенных на торфяных почвах (по Гинбургу, 1956)

Органы растения	Начало колошения	Цветение	Органы растения	Начало колошения	Цветение
Тимофеевка луговая			Костер безостый		
Листья	436,2	374,9	Листья	416,4	319,2
Стебли	59,5	51,0	Стебли	29,0	22,4
В среднем в растении	197,8	98,2	В среднем в растении	200,6	116,6
Овсяница луговая			Мятлик луговой		
Листья	424,6	302,4	Листья	367,2	328,7
Стебли	80,9	61,1	Стебли	116,6	105,3
В среднем в растении	267,8	156,5	В среднем в растении	245,8	189,1

Зеленые пигменты. Данных в литературе по содержанию пигментов, в частности хлорофилла, в листьях многолетних кормовых злаков очень мало. Недостаточно изучен процесс его накопления в ходе роста и развития, в разные годы жизни, у разных видов и сортов, а также в различных условиях среды.

Хлорофилл в растении играет важную роль в обмене веществ (Мельников, 1936; Гюббенет, 1951; Мироненко, 1953; Лебедев, 1955, и др.). Гюббенет приписывает хлорофиллу, в частности, роль запасного вещества, которое в случае истощения других запасных веществ способно быстро вовлекаться в обмен веществ и потребляться репродуктивными органами.

Содержание хлорофилла в листьях многолетних злаков подвержено заметным изменениям в зависимости от наследственных особенностей вида и от условий произрастания.

Определение хлорофилла по фазам развития многолетних злаков дано в работе Т. А. Глаголевой (1958), которая показала, что максимальное накопление хлорофилла у тимофеевки луговой, костра безостого, овсяницы луговой и ежи сборной отмечено в молодом возрасте. В этот период наибольшее количество хлорофилла содержит овсяница луговая. К моменту цветения у костра безостого и ежи сборной содержание хлорофилла достигает 56—60% от количества, содержащегося в

период кущения, у тимофеевки же и овсяницы только 32—34%.

По данным Т. А. Малкиной-Крупниковой (1951), у ксерофитов (костра берегового, тимофеевки степной и типчака) количество хлорофилла в большинстве случаев выше, чем у мезофитов (ежи сборной, овсяницы луговой, тимофеевки луговой и костра безостого). Автором также показано, что количество хлорофилла у ксерофитных видов злаков в условиях недостатка влаги в почве немного возрастает, у костра же безостого и тимофеевки луговой при влажности почвы 25% от общей влагоемкости количество хлорофилла несколько меньше, чем при оптимальной влажности (70%).

Количество хлорофилла в листьях тимофеевки зависит от срока посева. Содержание хлорофилла в листьях тимофеевки луговой второго года жизни снижалось от ранней посадки к ранней посадке, в остальные сроки повышалось. Оно было при посеве 7/V—0,95, 22/V—0,86, 7/VI—0,78, 22/VI—1,07, 7/VII—1,00, 22/VII—1,02 мг на 1 г сухого вещества. Высокому содержанию хлорофилла в трех последних вариантах посева соответствовало и наибольшее накопление растворимых углеводов (Корякина, 1959).

При выращивании в условиях укороченного дня (12 час) наибольший процент хлорофилла в листьях растений оказался у ежи сборной, затем у овсяницы луговой, наименьший — в листьях тимофеевки луговой (табл. 151). С возрастом как контрольные растения, так и растения, находящиеся на коротком дне, уменьшали содержание хлорофилла. Особенно резкое снижение было в листьях ежи, где к фазе цветения процент хлорофилла по сравнению с вегетативной фазой снизил-

Таблица 151

Содержание хлорофилла (в мг на 1 г сухого вещества) в листьях луговых злаков в зависимости от длины дня (по Корякиной, 1964)

Вид растения	Фаза развития	Дата	Варианты опыта, 1954 г., 2-й год жизни	
			контроль	короткий день (июль)
Тимофеевка луговая	вегетативная	21/VI	1,21	1,21
	бутонизация	10/VII	1,25	1,04
Ежа собранная	вегетативная	21/VI	3,10	3,54
	бутонизация	29/VI	3,98	2,37
	цветение	10/VII	1,32	1,14
Костер безостый	вегетативная	21/VI	2,64	2,72
	бутонизация	29/VI	1,30	0,98
Овсяница луговая	вегетативная	21/VI	2,88	2,00
	бутонизация	10/VII	0,89	1,33

ся в два-три раза, снижение содержания хлорофилла в листьях растений с их возрастом отмечено в ряде работ (Бажанова, 1955; Горбунова, 1956; Журавлев, Волкова, Меженко и Ивановский, 1957; Корякина, 1959, 1964, и др.).

ФОТОСИНТЕЗ

По интенсивности и продуктивности фотосинтеза многолетних злаков имеется очень мало исследований, хотя этот процесс имеет первостепенное значение в формировании урожая.

Изучение суточного хода интенсивности фотосинтеза у тимофеевки луговой, овсяницы луговой, ежи сборной как в чистых, так и в смешанных посевах (Алексеевко, 1958) показало, что первый максимум интенсивности фотосинтеза падает на полуденные часы, второй — на 15—17 час. Повышение температуры воздуха и увеличение освещенности усиливают ассимиляцию, но до известных пределов. Отмечено также, что при интенсивном фотосинтезе не все ассимилянты успевают оттекать из листьев, а замедление их оттока снижает фотосинтез. После 14 час (в условиях Ленинградской области) при уменьшении освещения устьица открываются шире, пластические вещества оттекают из листьев и ассимиляция увеличивается. К вечеру интенсивность фотосинтеза снова падает.

Сезонный ход фотосинтеза у тимофеевки изменяется таким образом: интенсивность фотосинтеза постепенно возрастает в начале развития и достигает максимума к моменту бутонизации (Алексеевко, 1958).

Продуктивность фотосинтеза у тимофеевки и ежи по мере развития постепенно повышается и наивысшего значения (5,6 г на 1 м² в сутки у тимофеевки и 4,7 на 1 м² в сутки у ежи) достигает к 3-му году жизни. Затем наблюдается тенденция к снижению чистой продуктивности фотосинтеза (Алексеевко, Мартынова, 1965).

Главным фактором, определяющим величину урожая, считают степень облиственности и площадь листовой поверхности. У некоторых видов луговых ксерофитов при резком отставании их роста и сухого веса обнаружена повышенная фотосинтетическая способность листьев по сравнению с листьями мезофитов, а также большая устойчивость их фотосинтеза при подвядании растений (рис. 22). Завядание листьев у ксерофитов и мезофитов снижало фотосинтез, причем прямой пропорциональности между потерей воды листьями опытных растений и снижением их фотосинтеза не обнаружено. Фотосинтетическая способность ксероморфных видов в общем выше, чем у мезофитных злаков. Фотосинтез тонконога и ежи сборной обнаруживает максимальный подъем в одни и те же часы дня, однако общий ход кривой отличается у ксерофита большими колебаниями (Малкина-Крупникова, 1951).

А. Н. Данилов (1948) проводил исследование интенсивности фотосинтеза у ксерофитных и мезофитных злаков. Произраставшие в одинаковых с мезофитами экологических условиях ксерофиты проявляли при подходящих условиях меньшую интенсивность фотосинтеза, чем мезофиты, а иногда, наоборот, большую.

Автор подчеркивает, что благодаря большой сложности взаимоотношений между растением и средой не всегда удается обнаружить зависимость фотосинтеза даже от такого силь-

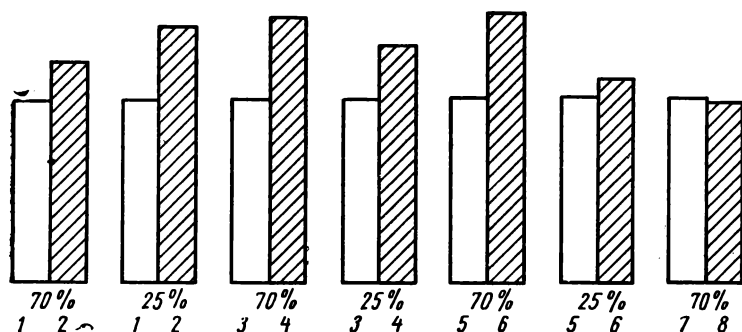


Рис. 22. Сравнительная величина фотосинтеза у ксерофитов (заштрихованные столбики) и мезофитов при различной влажности почвы (величина фотосинтеза мезофита принята за 100)

1 — коостер безостый; 2 — коостер береговой; 3 — тимopheевка луговая; 4 — тимopheевка степная; 5 — ежа сборная; 6 — тонконог; 7 — овсяница луговая; 8 — типчак

нодействующего фактора, как условия освещения. Ксерофиты имеют возможность переносить неблагоприятные условия, при улучшении же последних эти растения развивают фотосинтетическую деятельность не менее, а часто и более активную, чем мезофиты. В. Н. Любименко (1910) пришел к заключению, что при слабой напряженности света ассимиляция у растений, богатых хлорофиллом, начинается раньше, чем у растений, бедных хлорофиллом. Интенсивность фотосинтеза у разных видов растений не стоит в прямой связи с содержанием хлорофилла.

И. С. Шатилов, В. В. Рачинский и Л. Г. Поликарпова (1956) доказали, что у многолетних трав процесс фотосинтеза идет и при отрицательных температурах. Чем выше зимостойкость и морозостойкость растений, тем интенсивнее процесс фотосинтеза при отрицательных температурах. В темноте при слабом морозе также отмечается усвоение углекислоты листьями растений. Однако этот процесс идет в несколько раз медленнее, чем на свету, и практически не имеет значения.

Различные результаты отдельных авторов по интенсивности фотосинтеза, по-видимому, объясняются влиянием различ-

ных факторов внешней среды, из которых особое значение имеет свет. А. И. Сметанникова (1951) доказала, что под влиянием ослабления освещения (до 30% от полной) у овсяницы луговой и тимофеевки луговой сильно задерживается цветение и плодоношение, а также ослабляется корневая система. По данным Сопера (Soper, 1957), ослабление освещения оказывает отрицательное влияние на корневую систему у многолетнего райграса. Блэкман и Блэк (Blackman, Black, 1959) также нашли, что уменьшение интенсивности света снижает скорость роста растений многолетних злаков.

Интенсивность фотосинтеза в связи с разными способами посева изучалась рядом авторов (Сметанникова, 1951; Малкина-Крупникова, 1951; Сикстель, 1955; Шаин и Мельникова, 1958; Алексеенко, 1958, и др.). По данным Х. У. Умарова (1964), у тимофеевки в чистом и смешанном (с клевером) посевах особых различий в интенсивности фотосинтеза не наблюдалось. Период наиболее активного роста растений сопровождался повышением фотосинтеза (фазы кушения и колошения). Прямой связи между интенсивностью фотосинтеза и урожайностью не наблюдалось. Для тимофеевки луговой отмечено, что в чистом посеве поглощение углекислоты на 100 см² площади листа за 1 час составляет 24 мг, а в травосмеси — лишь 15,9 мг (Сикстель, 1955).

Одним из эффективных средств управления фотосинтезом и водообменом трав является минеральное питание. Под влиянием тройной дозы минеральных удобрений ускоряется формирование листьев с весны и увеличивается продолжительность их жизни; размер ассимиляционной поверхности возрастает на 43—58% (по сравнению с вариантами с одной дозой удобрений) (Алексеенко, Мартынова, 1965).

ДЫХАНИЕ

В литературе имеются только единичные сведения по исследованию дыхания у многолетних злаков.

Злаковые многолетние травы по сравнению с бобовыми обладают меньшей интенсивностью дыхания.

В условиях Башкирии наиболее интенсивное дыхание трав наблюдается в период их энергичного роста, т. е. в фазе стеблевания и колошения; в период цветения интенсивность дыхания снижается. Л. М. Пахомова (1959) приводит такие показатели по интенсивности дыхания ковра безостого (в мг на 1 г сухого вещества в час):

	11/V	28/V	6/VI	15/VI	4/VII
1956 г.	2,59	3,27	2,49	1,49	1,16
	20/V	3/VI	12/VI	21/VI	3/VII
1957 г.	2,64	1,64	1,91	1,78	1,24

Определение интенсивности дыхания у злаков различных экологических групп показало, что интенсивность дыхания у ксерофитов слабее, чем у мезофитов. При улучшении водоснабжения и повышении количества воды в листьях интенсивность дыхания возрастает и у ксерофитов, и у мезофитов. Так, у типчака выделение CO_2 в 1 час на 1 г сухого вещества равно 1,5 мг, а у тимофеевки луговой — 2,6; при затоплении корневой системы интенсивность дыхания снижается соответственно до 1,2 и 1,9 (Знаменский, 1948).

У ксерофитных злаков, произрастающих в одинаковых с мезофитами экологических условиях, интенсивность дыхания обычно значительно выше. Высокое дыхание ксерофитов обеспечивает более совершенное регулирование их водного режима (Данилов, 1948; Малкина-Крупникова, 1951).

Интенсивность дыхания у тимофеевки, как и у клевера, ниже в чистом посеве, чем в травосмеси (Умаров, 1962).

Интенсивность дыхания листьев тимофеевки в течение онтогенеза растений изменяется: первый минимум совпадает с фазой кущения, второй — с фазой цветения; максимальная интенсивность дыхания отмечается в фазе трубкования. Интенсивность дыхания падает при старении растений. Она повышается при недостатке освещенности и по мере возрастания температуры воздуха.

У растений второго года жизни в листьях отмечается прямая связь между интенсивностью дыхания и окислительно-восстановительной активностью тканей листа. Ослабление дыхания к концу вегетации объясняется тем, что у стареющих растений задерживается рост и происходят изменения протоплазмы. На интенсивность дыхания оказывает влияние накопление в листьях сахаров. С накоплением в листьях органических веществ интенсивность дыхания иногда снижается (Кокин, 1928; Умаров, 1962).

Л. М. Пахомова (1959) проводила учет активности окислительных ферментов — полифенолоксидазы и пероксидазы. Оказалось, что между интенсивностью дыхания многолетних трав и активностью пероксидазы и полифенолоксидазы прямой связи не наблюдается. Интенсивность дыхания листьев падает к периоду цветения и созревания семян, активность же пероксидазы и полифенолоксидазы в это время возрастает. Вначале (в фазу колошения) в листьях трав была обнаружена пероксидаза, полифенолоксидазы в этот период не обнаружено, или ее активность была очень низка. В фазе же цветения в листьях появляется полифенолоксидаза, активность которой по мере развития растений нарастает (табл. 152).

Внесение удобрений повышает активность окислительных ферментов. З. М. Климовицкая (1952) обнаружила, что внесение органических (навоз, 20 т/га) и органо-минеральных (навоз и полное минеральное удобрение) смесей повышает

**Активность некоторых окислительных ферментов трав (в мл 0,01 н. мода на 1 г сырого веса)
(по Пахомовой, 1959)**

Название растений	Дата	Фаза развития	Активность ферментов	
			пероксидаза	полифенолоксидаза
Костер безостый Уфимский	6/VI	конец колошения	14,0	0,5
	14/VI	цветение	17,0	10,0
	26/VI	начало созревания семян	23,5	13,0
Пырей бескорневищный Уфимский	6/VI	колошение	21,6	0
	14/VI	цветение	23,0	8,5
	26/VI	начало созревания семян	25,5	15,0
Житняк ширококолосый Чишминский 6	6/VI	конец колошения	11,5	0
	14/VI	цветение	22,0	10,0
	26/VI	начало созревания семян	34,0	16,5

активность пероксидазы у овсяницы после перезимовки. К первому укусу активность пероксидазы у овсяницы луговой в обоих случаях падает, а активность каталазы под влиянием органо-минеральных удобрений несколько повышается.

ВОДНЫЙ ОБМЕН

Одним из важнейших экологических факторов, влияющих на рост и развитие растений, является вода. Содержание воды и ее свойства имеют большое значение, изменения их сильно отражаются на жизнедеятельности растений.

Вопросам водного режима отдельных экологических групп растений в связи с их засухоустойчивостью посвящены крупные работы акад. Н. А. Максимова и его школы, работы академиков Б. А. Келлера и Е. Ф. Вотчала и их сотрудников. Однако объектами этих исследований в основном являлись представители степных районов нашей страны или однолетние культурные растения. Изучению же водного режима многолетних злаков мезофитов, являющихся ценными в кормовом отношении, уделялось мало внимания.

В результате исследований (Знаменский, 1948; Данилов, 1948; Корякина, 1951, 1959, 1964; Сметанникова, 1951; Малкина-Крупникова, 1951; Алексеенко, 1958, и др.) выяснилось, что водный режим у многолетних злаков меняется в зависимости от фазы роста и развития, от процентного соотношения отдельных видов в смеси, густоты стояния растений, по годам жизни и т. п.

В Ленинградской области проводились исследования водного режима у тимофеевки луговой, костра безостого, ежи

сборной и овсяницы луговой (Корякина, 1951, 1959, 1964). Определения велись по разным фазам развития, способам посева (чистый, смешанный), разной густоте стояния, годам жизни, а также при различной освещенности растений. Изучение динамики содержания воды в течение вегетационного периода в листьях многолетних злаков показало, что по мере роста и развития они постепенно снижают количество воды. По содержанию воды в листьях весной на первом месте стоит костер безостый, затем овсяница луговая и, наконец, тимофеевка луговая. В стеблях у молодых растений костра и тимофеевки в ранние фазы развития содержание воды выше, чем в листьях. С возрастом стебли грубеют и количество воды в них уже не отличается от количества воды в листьях. В листьях нижних ярусов количество воды значительно выше, чем в верхних (Максимов, 1926; Львов и Березнеговская, 1934; Алексеев, 1948, и др.).

Из литературы известно, что чем меньше в клетках остается воды, тем с большей силой она удерживается. Однако наши опыты показали, что листья костра безостого, содержавшие в фазе созревания меньшее количество воды, чем в фазе бутонизации, теряли воды больше, чем листья в фазе бутонизации.

Таблица 153
Процент содержания воды в листьях многолетних злаков и в почве (по Корякиной, 1951)

Густота стояния	Процент воды в листьях, 7/VII	Процент воды в почве, 9/VII
Тимофеевка луговая		
5×5	253,5	6,60
10×10	222,0	8,16
20×20	198,0	9,96
Овсяница луговая		
5×5	197,0	6,90
10×10	210,5	9,65
20×20	190,0	9,20

Содержание воды в листьях с понижением влажности почвы обычно уменьшается. Это вызывает нарастание их вододерживающей способности (Васильев, 1927; Лебединцева, 1929). Тем не менее степень влажности почвы не всегда соответствует содержанию воды в листьях растений (табл. 153).

Потеря воды (в % от первоначального веса листьев) у различных видов злаков различна. Тимофеевка луговая в фазе цветения теряет за 6 час завядания значительно больше воды, чем овсяница луговая, хотя первоначальное содер-

жание в них воды мало различается; еще меньше теряет воды ежа сборная (табл. 154).

Водоудерживающая сила тканей оценивается количеством воды, остающимся в растении при завядании, а также быстрой отдачей ее. Менее засухоустойчивые формы в первые дни засухи теряют воду быстрее, степень завядания их не находится в определенной зависимости от содержания воды в листьях. Наблюдались случаи, когда растения злаков, сохранившие больше воды в листьях, завядали сильнее тех, которые содержали меньше воды (Ершов, 1935; Алексеев, 1948; Корякина, 1951).

Таблица 154

Содержание воды (в % к сухому весу) в начале и в конце завядания и процент потери воды за 6-часовой период завядания в листьях многолетних злаков (по Корякиной, 1951)

Густота стояния	Содержание воды		Процент потери воды	Содержание воды		Процент потери воды
	в начале опыта	в конце опыта		в начале опыта	в конце опыта	
Фаза цветения						
Тимофеевка луговая			Ежа сборная			
5×5	253,5	52,4	79,3	215,5	136	36,8
10×10	222,0	72,7	67,2	206,5	151	27,0
20×20	198,0	73,5	62,9	270,5	190	29,8
Овсяница луговая						
цветение			формирование семян			
5×5	261,0	122,5	53,0	197,0	55,1	72,0
10×10	261,5	136,0	48,1	210,5	90,0	57,0
20×20	262,0	170,0	35,1	190,0	126,4	33,5

Густота стояния растений и способы посева также влияют на водный режим. Лучшую водоудерживающую способность имеют листья растений тимофеевки разреженных посевов (20×20 и 50×50), а также листья растений чистого посева по сравнению со смешанным (с клевером). В ходе развития листья тимофеевки в фазе бутонизации по сравнению с фазой цветения теряют меньше воды (табл. 155).

Снижение водоудерживающей способности листьев тимофеевки, выращенной в густых посевах, а также в смеси с клевером, по-видимому, объясняется меньшей освещенностью. Этим же можно объяснить и большую потерю воды в фазе цветения, когда растения лучше облиственны и сильнее затенены по сравнению с освещенностью растений в фазе бутонизации (Умаров, 1962).

У различных видов злаков водоудерживающая способность в связи с ростом и развитием менялась по-разному. Так,

Процент потери воды за 6-часовой период завядания листьев
тимофеевки луговой при разной густоте стояния
(по Корякиной, 1951)

Способ посева	Бутонизация, 19/VI				Цветение, 7/VII			
	5×5	10×10	20×20	50×50	5×5	10×10	20×20	50×50
Чистый	53,5	55,6	44,5	37,3	63,1	63,8	45,2	46,3
Смешанный	56,9	60,2	48,5	51,9	74,2	70,0	64,6	52,5

у тимофеевки луговой второго года жизни была отмечена высокая способность удерживать воду в листьях в фазе трубкования, в фазе же колошения она снижалась, в фазе созревания снова повышалась (Сметанникова, 1951). Растения костра безостого показали высокую водоудерживающую способность листьев в фазе бутонизации, в фазе же формирования семян эта способность снижалась. По вариантам густоты как в чистом, так и в смешанном посевах, заметных изменений водоудерживающей способности листьев костра в фазе бутонизации не наблюдалось, в фазе же созревания процент потери воды был несколько меньше при более редком размещении растений (Корякина, 1951).

Овсяница луговая относится к светолюбивым растениям, поэтому она реагирует на лучшее освещение в редких посевах повышением водоудерживающей способности. В смешанном посеве потеря воды была меньше, чем в чистом. По мере роста и развития и с ослаблением освещения уменьшается и водоудерживающая способность листьев (Корякина, 1951; Сметанникова, 1951).

У ежи сборной водоудерживающая способность увеличивается с увеличением площади питания, но разница между вариантами несущественна. Это можно объяснить тем, что ежа относится к более теневыносливым растениям, поэтому фактор света на водоудерживающую способность листьев ежи не имел существенного влияния.

По данным Пахомовой (1958), в условиях Башкирии водоудерживающая способность листьев костра безостого и костра прямого снижается в фазы образования метелок — цветения, что особенно сильно проявляется у костра прямого. В этот период многолетние злаки особенно чувствительны к недостатку воды.

Из злаковых трав быстрее теряют воду во все фазы развития пырей бескорневищный и регнерия волокнистая, медленнее — костры и житняки, особенно дикорастущие.

Изучение водного режима у ксерофитов и мезофитов показало, что ксерофиты (*Koeleria gracilis*, *Festuca sulcata*, *Sti-*

pa sareptana) в утренние часы в течение первого часа в общем больше теряют в весе, чем мезофиты (*Phalaris arundinacea*, *Dactylis glomerata*), тогда как в последние часы, наоборот, потеря воды становится у ксерофитов меньше по сравнению с мезофитами (табл. 156).

Таблица 156

Потеря воды листьями *Phalaris* и *Koeleria* (в % от первоначального веса), срезанными в разное время суток (по Данилову, 1948)

Продолжительность подсушивания	Phalaris						Koeleria				
	9 час	9 час 25 мин	9 час 40 мин	14 час	14 час 18 мин	14 час 40 мин	9 час 10 мин	9 час 30 мин	9 час 55 мин	14 час 10 мин	14 час 30 мин
10 мин . .	2	6	2	4	11	5	4	5	4	3	3
1 час . .	14	12	15	20	25	31	18	20	12	15	17
2 » . .	34	32	23	32	33	34	23	26	22	26	36
3 » . .	40	41	33	43	45	40	31	35	28	33	29

Ксерофит легче теряет воду, если имеются ее запасы в ткани, и, наоборот, теряет тем меньше, чем меньше ее остается.

Т. А. Малкина-Крупникова (1951) отмечает, что в листьях ксерофильного злака костра берегового воды содержалось больше, чем у мезофильного злака костра безостого. Определение водоудерживающей способности ксерофита типчика и овсяницы луговой (мезофита) показало, что водоудерживающая способность у ксерофита выше, чем у мезофита. Насыщение водой у листьев ксерофитов всегда выше, чем у мезофитов. Ксерофиты имеют более высокое осмотическое давление (в атм.) по сравнению с мезофитами (Знаменский, 1948): *Festuca sulcata* — 10,72; *Koeleria gracilis* — 10,02; *Agropyrum cristatum* — 9,72; *Agropyrum tenerum* — 9,25 (ксерофиты); *Phleum pratense* — 7,23; *Phalaris arundinacea* — 7,32; *Poa pratensis* — 7,13 (мезофиты). Величина осмотического давления меняется у растений в зависимости от условий местообитания. При лучшем водоснабжении, если корневая система не затоплена, количество воды в листьях ксерофитов повышается и осмотическое давление понижается, но остается более высоким, чем осмотическое давление у мезофитов, произрастающих в тех же условиях. Ксерофитные виды имеют большее количество сухого остатка в клеточном соке; содержание мюноз и гемицеллюлозы у них также выше, чем у мезофитов. Автор связывает величину осмотического давления с активностью инвертазы, которая оказалась выше у мезофитных злаков, чем у ксерофитных.

В смешанных посевах на водоудерживающую способность листьев того или иного вида в травосмеси влияет характер

взаимоотношений между компонентами. При господствующем положении вида водоудерживающая его способность выше, а у подчиненного вида ниже, чем в чистом посеве. Такое взаимовлияние компонентов при совместном их произрастании может быть подтверждено также данными роста и развития этих видов, составляющих простую травосмесь. Следовательно, интенсивность водоудерживающей способности листьев растения является отражением условий его произрастания, характера и интенсивности роста растения, взаимоотношений между компонентами и т. п. Угнетающее влияние одного вида на другой выражается в снижении способности удерживать воду в листьях прежде всего угнетенного растения и в повышении его у его конкурента.

Общая характеристика по водоудерживающей способности отдельных видов злаков показывает, что тимофеевка луговая и овсяница луговая характеризуются слабой водоудерживающей способностью, большей чувствительностью к изменениям факторов внешней среды; костер безостый и ежа сборная отличаются высокой водоудерживающей способностью, стабильностью по отношению к изменениям густоты стояния растений, способов посева, метеорологическим факторам и т. п. Водоудерживающая способность листьев овсяницы, тимофеевки, ежи увеличивается с увеличением площади питания, но в различной степени у разных видов.

Водоудерживающая способность листьев у тимофеевки в смеси с клевером снижается по сравнению с чистым посевом. У ежи в смеси с клевером, у костра в смеси с люцерной и у овсяницы в смеси с клевером по сравнению с чистыми посевами водоудерживающая способность, как правило, увеличивается или остается без изменения.

В процессе роста и развития водоудерживающая способность у овсяницы луговой, тимофеевки луговой и костра безостого уменьшается; по вариантам же густоты и способам посева различия в водоудерживающей способности объясняются, по-видимому, с одной стороны, степенью освещенности растений, и с другой — биологическими особенностями самого растения.

Сведений по интенсивности транспирации листьев многолетних злаков в литературе очень мало. А. И. Сметанникова (1951) определяла транспирацию у тимофеевки луговой и овсяницы луговой в зависимости от процентного их участия в травосмеси. Оказалось, что овсяница луговая более чувствительна к компоненту, в частности к люцерне, чем тимофеевка луговая к клеверу. У овсяницы транспирация в смешанном посеве была ниже, чем в чистом посеве; у тимофеевки же наоборот, сильнее транспирировали растения в смеси с клевером, несмотря на то, что она сильно угнеталась. Автор предполагает, что на физиологические особенности компонентов

смеси и на анатоμο-морфологическую структуру их повлияли степень развития и деятельность корневой системы при разных условиях освещения.

Интенсивность транспирации у трав в молодом возрасте выше, чем к концу цветения. Дневные изменения интенсивности транспирации находятся в тесной зависимости от метеорологических условий, а сезонные изменения — от возраста растений. На интенсивность транспирации также влияет разница температур и влажности воздуха в чистых и смешанных посевах, в последних температура воздуха ниже, а влажность выше (Алексеевко, 1958, и др.).

У тимофеевки максимум интенсивности транспирации отмечен в начале вегетации, в фазе 3—4 листьев. В фазе кущения она сильно снизилась, что наблюдалось по двум годам жизни. В фазах стеблевания и колошения отмечается повышение интенсивности транспирации, в дальнейшем вновь происходит снижение. В большинстве случаев транспирация была выше в травосмеси, чем в чистом посеве. Это объясняется, по-видимому, более высокой влажностью почвы под тимофеевкой в смешанном посеве. На водный режим тимофеевки оказывают большое влияние условия влажности почвы: чем она ниже, тем ниже интенсивность транспирации и выше водоудерживающая способность, особенно в засушливый год. Засуха повышает водоудерживающую способность и снижает интенсивность транспирации листьев растений в чистых и смешанных посевах (Корякина, 1951; Умаров, 1962). Листья тимофеевки в чистом посеве испаряют воды меньше, чем листья клевера, однако больше, чем люцерна и костер.

Растения меняют интенсивность транспирации в зависимости от того, с каким видом они находятся в смеси. Так, у тимофеевки при выращивании с клевером испарение усиливалось, у клевера в смеси с тимофеевкой, наоборот, наблюдалось снижение интенсивности транспирации. Костер в смеси с люцерной увеличивает интенсивность транспирации, а люцерна в смеси с коостром и с овсяницей уменьшает ее по сравнению с чистым посевом.

Следовательно, на интенсивность транспирации, как и на водоудерживающую способность листьев злаков при культуре их в смеси, влияет характер взаимоотношений между компонентами.

МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ

Данных по влиянию минеральных удобрений на продуктивность и качество травостоя в литературе имеется очень много, но мало физиологических исследований действия минеральных элементов на процессы жизнедеятельности растений. Поэтому в данном разделе излагаются сведения о примене-

нии макро- и микроудобрений и влиянии их на продуктивность и качество многолетних злаков.

Особенностью многолетних злаков является их высокая потребность в минеральных веществах. На каждый центнер сена злаки выносят из почвы по 1,5—2,0 кг азота и калия и 0,4—0,6 кг фосфора. Они используют для нормального роста и развития почвенного азота в 1,5—2,0 раза больше, чем хлебные злаки. Это объясняется тем, что многолетние злаки непрерывно наращивают вегетативную массу в течение всего вегетационного периода (Лебедев, 1963).

Разные виды трав используют питательные вещества в течение вегетационного периода неодинаково, в зависимости от экологических особенностей вида, химического состава, физиологических и биологических свойств почвенной среды, метеорологических условий, фазы развития растений и т. п. Наибольшую потребность в минеральном питании многолетние травы испытывают в период кущения. Поэтому фаза кущения является критическим периодом в потреблении ими азота, калия и фосфора (Лебедев, Углов, 1961).

Внесение удобрений не только повышает продуктивность надземной массы, но и влияет на химический состав травы, улучшая ее качество переваримости и вкусовые свойства.

Азотные удобрения. При совместном произрастании с бобовыми злаки используют азот, который накапливается клубеньковыми бактериями. При этом содержание протеина в злаковом компоненте повышается на 15—40% (Федоров, 1936; Федорова, 1956; Зонштейн, 1959; Байтулин, 1961, 1962; Межараупе, 1963, и др.). Клубеньковые бактерии клевера оказывают благоприятное действие на прорастание семян и на дальнейшее развитие многолетних злаковых трав. Злаки также способствуют развитию клубеньковых бактерий на корнях бобового компонента, благодаря своим корневым выделениям.

По данным И. К. Киршина и А. А. Кадочникова (1959), у тимофеевки и овсяницы луговой содержание протеина в сене во все годы было выше при произрастании в смеси с бобовыми, чем при посеве в чистом виде. Однако у растений коостра при произрастании с бобовыми количество протеина не увеличилось по сравнению с растениями чистого посева. Поэтому авторы считают, что совместное произрастание с бобовыми не всегда вызывает повышение процентного содержания протеина в злаковых травах. Содержание протеина в растениях будет зависеть от структуры урожая: чем больше листьев имеет растение, тем выше процент азота.

Травосмеси из злаков или с небольшим количеством бобовых необходимо удобрять азотом (Смелов, 1950; Рассель, 1955; Шебалина и Коликов, 1955; Лебедев, 1963, и др.). Опыты П. В. Лебедева (1963), А. С. Бабец и Т. С. Чибрик (1967)

показали, что внесение высоких доз азота ускоряет процесс заложения и развертывания листьев злаков, увеличивает общее число почек, размеры листьев, удлиняет их жизненный цикл, стимулирует кущение. При этом у многолетних злаков продолжительность пластохрона в летний период сокращается на 1—2 дня, а длительность жизнедеятельности листьев увеличивается на 5—10 дней. В результате этого возрастает общее число побегов, их мощность и облиственность, вес надземной массы резко увеличивается (табл. 157). Стимулируя кущение злаков, азот способствует более быстрому формированию и росту корневой системы.

В условиях обильного обеспечения ковра безостого азотным питанием и почвенной влагой ускоряются ростовые процессы и повышается продуктивность. Внесение высокой дозы азота при влажности почвы, равной 60% от полной влагоемкости, повышало продуктивность ковра в 2—3 раза по сравнению с контролем (Лебедев и Боровская, 1961). Овсяница луговая в условиях высокого уровня азотного питания при достаточной влажности почвы формирует больше побегов, а вегетативное развитие их ускоряется.

Таблица 157

Влияние азота на рост побегов и корней тимофеевки луговой и канареечника обыкновенного (в среднем на одно растение) (по Лебедеву, 1963)

Варианты опыта	Число побегов	Площадь листовых пластинок, см ²		Вес сухой массы, г			Объем корней, см ³
		на растение	на побег	побегов	корней	корней и корневищ	

Тимофеевка луговая

Без внесения азота	74	2812	38,1	15,0	10,7	—	47,5
Внесение азота	114	5107	44,8	35,6	19,2	—	53,4

Канареечник обыкновенный

Без внесения азота	154	—	—	29,6	—	47,9	255,0
Внесение азота	196	—	—	36,3	—	72,5	345,0

Спредж (Sprague, 1937, цит. по Чугунову, 1940) предлагает вносить азотные удобрения за 10—20 дней до обычного срока укоса в фазе цветения. Удобрения быстро поглощаются злаковыми травами и превращаются в органические соединения азота, пригодные для питания животных.

Опыты Л. А. Чугунова (1940) показали, что через 10 дней после внесения натриевой селитры содержание сырого протеина у злаков повышается на 29%, а через 20 — на 46% по сравнению с неудобренными растениями. Ш. М. Агабабян (1959) рекомендует выносить на горные луга азотное удобрение

ние ежегодно, эта необходимость вызывается быстрым действием азота.

Много исследований посвящено вопросам влияния минеральных удобрений на химический состав многолетних злаков (Ларин и др., 1950; Глаголева, 1958; Андреев и Савицкая, 1966, и др.).

Данные, полученные Т. А. Глаголевой (1958), показывают, что лучшие результаты по увеличению урожайности и содержанию белка в растениях тимopheевки были получены от внесения азотистых удобрений; в этом опыте количество белка по сравнению с контролем увеличивалось на 21—36%. Наилучшие результаты получены при применении полного минерального удобрения. Учитывая, что при этом повышается и урожай надземной массы (на 77—104%), можно считать, что тимopheевка активно реагирует на внесение азота.

В условиях Предуралья А. А. Хребтова (1961) испытывала влияние различных доз азотной подкормки на урожай сена ковра безостого (табл. 158). На дерново-подзолистой кислой почве внесение аммиачной селиты (поверхностно, 30 кг/га в фазе выхода в трубку) повышает урожай семян ковра на 2 ц/га. Более высокие дозы азота для семенных целей мало эффективны.

Таблица 158

Влияние разных доз азотной подкормки на урожай сена ковра безостого и на содержание протеина в корме (по Хребтовой, 1961)

Показатели	Контроль	Азотная подкормка, кг/га		
		30	60	90
Урожай сена, ц/га				
1-й год	43	47	49	55
2-й год	45	57	77	81
Всего	88	104	126	136
Содержание протеина, %	9,1	10,8	12,3	13,5
Количество протеина в урожае с 1 га, кг	310	392	477	540

Овсяница луговая положительно реагирует на все виды минеральных удобрений. Минеральные подкормки не только увеличивают урожай семян, но и улучшают их качество: повышается всхожесть семян, энергия прорастания, увеличивается вес 1000 зерен.

Для урожая ковра безостого выгодной оказалась доза азотной подкормки 60 кг действующего начала на гектар, значительно увеличивающая содержание протеина. Увеличение

азота вдвое (120 кг/га) дало небольшую прибавку протеина (Савицкая, 1965; Андреев и Савицкая, 1966).

Травостой с участием ежи (Лепкович, 1965) оказался более отзывчивым на внесение азота, чем травостой с лисохвостом луговым.

В годы с достаточным количеством осадков эффективно вносить высокие дозы азота в два приема: весной и после первого укоса. И. В. Сырокомская (1959) считает, что растения раннего ритма развития (мятлик луговой, душистый колосок) лучше развиваются при осеннем внесении азота, а растения позднелетние (тимофеевка) — при весеннем внесении, так как их малоразвитые вегетативные побеги слабо поглощают питательные вещества.

Т. А. Работнов (1966), по данным Реймонд и Скеддинг (Англия), указывает, что на пастбищах, где регулярно вносятся высокие дозы азота, влияние его проявляется в изменении химического состава травы, в которой увеличивается содержание влаги, протеина, минеральных форм азота, но содержание растворимых углеводов снижается. В корме увеличивается количество натрия, кальция, магния и снижается хлор.

На основании исследований, проведенных с использованием изотопного метода, выяснилось, что злаковые (тимофеевка) и бобовые (клевер и люцерна) в чистых посевах используют азот из внесенного в почву удобрения в равном количестве, при этом бобовые травы интенсивно усваивают азот из воздуха. За 2 года около 6% азота корнями злаковых культур усваивается другими растениями (Черепков, 1965).

Под многолетние злаки наиболее быстродействующими азотными удобрениями являются селитры (аммиачная, натриевая, кальциевая) и сульфат аммония. Вносить надо рано весной. Доза на гектар 30—50 кг действующего начала.

Фосфорные удобрения. Фосфорнокислые соединения необходимы для трав. Недостаток фосфора в начальный период роста растений вызывает ряд отклонений от нормального хода процессов поглощения и накопления веществ. Фосфорное голодание вызывает ухудшение кущения, уменьшение числа побегов, угнетение корневой системы. Положительное действие фосфатов на растительность проявляется в увеличении урожая надземной массы, улучшении качества трав вследствие увеличения процента протеина в траве, что имеет большое значение для поедающих их животных. Фосфорное удобрение увеличивает содержание жира в костре безостом, особенно в ранние фазы, а также содержание фосфора в растениях (Андреев и Савицкая, 1966). Фосфорнокислые удобрения, внесенные в почву в отличие от азотных удобрений прочно удерживаются в ней и отличаются длительностью действия. Последствие фосфатов нередко проявляется в течение 7—

8 лет и более (Чугунов, 1940). Доступность фосфорной кислоты несколько увеличивается с повышением содержания в почве кальция.

Интенсивность потребления фосфорной кислоты злаками выше, чем бобовыми. Поэтому фосфаты, как и калий, используются в травосмесях в первую очередь злаками (Ромашев, 1939). Тимофеевка по сравнению с клевером обладает большей устойчивостью при возделывании на кислых дерново-подзолистых почвах, так как она обладает высокой способностью усваивать труднорастворимые фосфаты почвы и легче, чем клевер, переносит кислую реакцию среды и подвижные формы алюминия (Авдонин и Грушевая, 1954). Наименьшей способностью к усвоению труднорастворимых фосфатов тимофеевка обладает в первые 2 месяца жизни.

Из фосфорных удобрений суперфосфат является легко-растворимым удобрением, поэтому его действующее вещество находится в доступной растениям форме. В преципитате и томасшлаке фосфор находится в сравнительно доступной форме, а в фосфоритной муке он труднорастворим. Доза удобрений на гектар 20—30 кг фосфорной кислоты.

Калийные удобрения. При недостатке калия урожаи трав сильно падают. Калийные удобрения повышают стойкость луговых трав к действию низких температур, содействуют повышению водоудерживающей способности, увеличению вязкости клеточного сока (Чепикова, 1938).

Наибольший эффект калийные удобрения дают на почвах, хорошо обеспеченных азотом и фосфором и содержащих до 20 мг K_2O на 100 г почвы. На почвах с более высоким содержанием калия, но слабо обеспеченных фосфором, калийные удобрения мало эффективны (Смирнова, 1965). В смешанных бобово-злаковых травосмесях (клевер + тимофеевка) при обеспечении почвы фосфором и калием азотные удобрения используются злаковыми травами в первую очередь. При резком недостатке в почве калия злаки, используя калий почвы, усиливают калийное голодание бобовых, подавляя их развитие (Ромашев, 1939). На сеяном бобово-злаковом травостое при высоком содержании азота в почве внесение калийных удобрений увеличивает количество протеина в сене на 1—2—8% (Ромашев и др., 1965).

К наиболее распространенным удобрениям из калийных относятся: сернокислый калий, 30—40%-ные калийные соли, сильвинит, хлористый калий, каинит, карналит и печная зола. Все калийные удобрения легко растворимы в воде, поэтому их вносить лучше весной перед посевом злаков. Доза внесения из расчета действующего начала 30—50 кг K_2O на гектар.

Полные минеральные удобрения (НРК). Продуктивность злаков и содержание протеина находятся в прямой зависимости от доз НРК. Особенно сильно реагируют на внесение раз-

личных доз удобрений ежа сборная и мятлик луговой. С увеличением доз полного минерального удобрения в злаках возрастает накопление протеина и сбор кормовых единиц, увеличивается процент общего азота и процент небелкового азота. Наибольшим содержанием азота отличается костер безостый (табл. 159, 160).

В опытах Е. А. Павлова (1954) под влиянием НРК на посевах смеси луговых злаковых трав было получено резкое увеличение количества протеина, жира, кальция, фосфора и хлорофилла; при внесении одного фосфора и фосфора с калием имело место лишь незначительное увеличение этих показателей.

Наибольший эффект в получении урожая сена создается при внесении полного удобрения и глубокой заделке в почву. Удобрения не увеличивают массы корней в почве или даже несколько уменьшают ее, но растения, имеющие в почве большое количество удобрений, легко снабжаются более слабо развитой корневой системой (Казаков, 1950).

Кальций. Кальций извлекается злаками из почвы в значительно меньшем количестве, чем бобовыми. Помимо того что известь содержит необходимый элемент питания растений, ее действие проявляется также в улучшении физических свойств тяжелых почв, в нейтрализации избыточной кислотности почвы. При наличии необходимых элементов питания злаковые травы хорошо растут при рН от 4,5—5,0 до 8,0, однако имеется определенно выраженная тенденция к несколько лучшему развитию при рН 5,5—6,0 (Чугунов, 1940). Известкование кислых почв усиливает микробиологическую деятельность и повышает урожай бобово-злаковых травосмесей.

Таблица 159

Урожайность видов многолетних злаков и содержание протеина в зависимости от доз минеральных удобрений (среднее за 1959—1962 гг.) (по Ромашеву и Ахламовой, 1965)

Варианты опыта	Воздушно-сухая масса, ц/га						Сырой протеин, % на воздушно-сухое вещество		Сбор кормовых единиц, кг/га		Сырой протеин, кг/га		Перевариваемость протеина на 1 кормовую единицу	
	Костер безостый	Овсяница луговая	Тимофеевка луговая	Ежа сборная	Мятлик луговой		ежа	мятлик	ежа	мятлик	ежа	мятлик	ежа	мятлик
N ₅₀ P ₅₀ K ₅₀ . . .	42,1	37,1	34,3	36,8	40,0	13,8	13,3	3312	3600	511	532	130	123	
N ₁₈₀ P ₁₀₀ K ₁₈₀ . . .	70,9	70,4	67,6	75,8	82,5	17,4	17,9	6822	7425	1322	1468	164	168	
N ₃₀₀ P ₁₀₀ K ₃₀₀ . . .	82,7	79,3	84,1	91,6	98,0	21,7	21,1	8244	8820	1996	2068	204	198	

Сильное и продолжительное действие извести оказывает на развитие аэробных и анаэробных азотфиксаторов, актиномицетов, нитрификаторов, которые максимально развиваются после укуса травы (Красильникова-Крайкова, 1959).

О. К. Кедров-Зихман, С. С. Ярусов и А. Н. Кожевникова (1952) предлагают проводить известкование многолетних трав в основном до их посева — в пару под озимые или с подсевом трав под яровые. Одним из способов эффективного применения малых доз извести (5—15 ц/га) под травы является внесение их в поверхностные слои почвы.

Таблица 160

Влияние минеральных удобрений на содержание азота в луговых травах (по Ромашеву и Ахламовой, 1965)

Растение	Варианты удобрений	Общий азот в воздушно-сухом веществе, %	Белковый азот	Небелковый азот
			% к общему	
Костер безостый	N ₅₀ P ₅₀ K ₅₀	3,19	90,6	9,4
	N ₁₂₀ P ₁₀₀ K ₁₂₀	3,66	88,0	12,0
	N ₃₀₀ P ₁₀₀ K ₃₀₀	4,24	84,4	15,6
Ежа сборная	N ₅₀ P ₅₀ K ₅₀	2,38	88,3	11,7
	N ₁₂₀ P ₁₀₀ K ₁₂₀	2,61	88,0	12,0
	N ₃₀₀ P ₁₀₀ K ₃₀₀	3,08	85,5	14,5
Мятлик луговой	N ₅₀ P ₅₀ K ₅₀	2,25	92,1	7,9
	N ₁₂₀ P ₁₀₀ K ₁₂₀	2,70	91,5	8,5
	N ₃₀₀ P ₁₀₀ K ₃₀₀	3,13	88,5	11,5

Магний имеет для растений также большое значение, которое определяется прежде всего тем, что он входит в состав хлорофилла. Резкий недостаток магния для растений проявляется часто в «мраморовидном» хлорозе листьев. Низкое содержание подвижного магния часто бывает на легких песчаных и супесчаных почвах дерново-подзолистой зоны. Растения на этих почвах испытывают сильное голодание и отзываются повышением урожая на внесение в почву небольших доз магниевых солей, например сульфата магния (20—25 кг/га) (Ратнер, 1965).

Микроудобрения. Исследований по микроудобрениям многолетних культурных злаков очень мало. В основном они касаются смешанных посевов, состоящих из бобового и злакового компонентов. Из многолетних кормовых злаков в литературе большое внимание уделено только тимфеевке луговой.

Злаки в значительно меньшей степени нуждаются в боре по сравнению с двудольными растениями, особенно до перехода к плодоношению. На предпосевную обработку семян бором хорошо реагирует тимфеевка луговая, отличающаяся

из многолетних злаков наибольшей потребностью в этом элементе. Влияние бора на рост и развитие злаков на торфяных почвах на фоне NK и P дало прибавку урожая тимофеевки от 14,4 до 60,0% по сравнению с контролем (Потахина, 1964). На выщелоченном черноземе под действием бора получено повышение урожая надземной массы на 18% у клевера и на 22% у тимофеевки (Старцева и Васильева, 1956). На дерново-подзолистой почве бор сильно повлиял на урожай семян тимофеевки луговой, который превысил контроль на известкованном фоне в 2 раза, а на неизвесткованном — на 65% (Дагис, 1956). Увеличение продуктивности семян злаковых растений под влиянием бора получено также Е. В. Бобко, В. В. Церлинг (1938) и др. Под влиянием буры (бора 2 кг/га) на торфяном верховом болоте в Латвии урожай семян тимофеевки повышается на 35,9% (Цинис, 1955). На осушенных лугах торфяной и дерново-глеевой почв на фоне РК имеет место значительная прибавка урожая семян овсяницы луговой и тимофеевки луговой (Рубенис, 1954).

Предпосевная обработка бором семян житняка ширококолоскового и костра безостого, выращенных на обыкновенном черноземе Воронежской области, дала значительную прибавку урожая надземной массы (Школьник и Макарова, 1957).

Бор увеличивает содержание белка в растениях злаков: в листьях ежи сборной без внесения бора 2,85% белка (на воздушно-сухое вещество), в стеблях — 2,39%, при удобрении бором соответственно 3,47 и 3,02. Особенно высокое содержание белка оказалось в листьях и стеблях ежи при внекорневом питании бором вместе с цинком: в листьях — 6,32, в стеблях — 4,22% (Корякина, 1963).

Большое применение борные удобрения находят за рубежом на пастбищах США и в Новой Зеландии (Walker, 1953).

Данных по влиянию молибдена на злаковые травы в нашей литературе очень мало. Дагис (1956) на дерново-подзолистой почве получил прибавку урожая семян тимофеевки луговой от внесения молибдена на известкованном фоне на 73%, а на неизвесткованном — на 41%. Молибден и его смесь с бором повышают количество хлорофилла; содержание витамина С возрастает на 48,2% на известкованном фоне и на 51,5% — на неизвесткованном.

В. Ф. Корякина (1963) показала положительное влияние молибдена (внесенного внекорневым путем) на содержание белка в злаковых растениях (табл. 161), особенно большой эффект был получен при применении молибдена вместе с цинком.

В Австралии и Новой Зеландии широко применяется на гравостой сенокосов и пастбищ молибден в виде молибденизированного суперфосфата (Работнов, 1966). Лобб (Lobb,

1952) указывает, что злаки на пастбищах в начале роста под влиянием молибдена имеют более густую зеленую окраску, что, вероятно, обусловлено влиянием этого элемента на доступность почвенного азота. В условиях Австралии молибден оказывает действие только тогда, когда устранен недостаток всех других элементов.

Таблица 161

Влияние микроэлементов на содержание белка в злаковых растениях
(в % на воздушно-сухое вещество)
(по Корякиной, 1963)

Варианты опыта	Лисохвост луговой		Ежа сборная	
	листья	стебли	листья	стебли
Контроль	3,70	1,59	2,85	2,39
Молибден	5,41	3,19	4,78	3,64
Молибден+цинк	6,10	4,07	6,37	4,40

Содержание кобальта в отдельных видах пастбищных растений сильно колеблется (Ковальский и Чебаевская, 1951). Многие из пастбищных растений (тимофеевка луговая, полевица белая, мятлик луговой) содержат мало кобальта. Кобальтовая питательность пастбища может быть определена только в результате учета относительного преобладания богатых или бедных кобальтом растений. Бобовые растения содержат значительное количество кобальта, а злаковые травы бедны им. Поэтому на злаковые травостои необходимо вносить кобальтовые удобрения. Однако сведений по содержанию кобальта в отдельных видах трав из семейства злаков и влиянию кобальтовых удобрений на кормовые злаки у нас пока очень мало.

Отсутствуют также широкие исследования по содержанию кобальта в почвах многих районов Советского Союза. Изучение кобальта в различных почвах Латвийской ССР показало, что наиболее обеспечены им суглинки, наиболее бедны легкие песчаные почвы побережья Балтийского моря и Рижского залива. При наличии в почве кобальта меньше 2,0—2,5 мг/кг корма содержат кобальт в недостаточном количестве, и животные, получая этот корм, заболевают сухоткой (Пейве и Айзупиет, 1945).

Уокер (Walker, 1951) указывает, что в Новой Зеландии кобальт широко применяется как удобрение на те почвы, в которых содержание этого элемента недостаточно.

По применению медных удобрений проведены широкие исследования, которые показали, что наибольшая потребность медных удобрений наблюдается на малозольных низинных торфах в связи с низким содержанием в них меди, а так-

же на железисто-карбонатных и карбонатно-торфяных почвах.

Злаковые травы хорошо отзываются на медь (Каталымов, 1967). М. М. Сторожева (1954) в условиях Зауралья применила медь под многолетние кормовые травы. На делянках с медью лисохвост хорошо сохранился и дал много генеративных побегов. У него повысилась активность обмена веществ.

М. Д. Бахулин (1955) применял медные удобрения на луговые травы. Урожай семян тимофеевки, удобренной медью, был почти в 4 раза больше, чем без меди. Качество надземной массы также повысилось. Внесение медных удобрений оказывало положительное действие в течение нескольких лет. Еще лучшие результаты были получены на овсянице луговой. Эффективность действия меди особенно проявилась при внесении поверхностно по всходам в виде раствора.

Г. И. Лашкевич (1955) применял колчеданный огарок и медный купорос под тимофеевку и овсяницу луговую. Мелко смолотый медный купорос смешивался с торфяной почвой. Урожайность сена тимофеевки на фоне фосфорно-калийного удобрения была 98,6 ц/га, с добавлением меди — 110,3 ц/га; урожай семян соответственно — 3,14 и 5,23 ц/га, продуктивность сена овсяницы луговой 102,2 и 109,6 ц/га, семян — 3,21 и 4,43 ц/га.

К. К. Бамберг (1956) утверждает, что содержание меди в семенах тимофеевки меняется в зависимости от характера почв, климата, удобрений и т. п. Содержание меди в семенах растений, выращенных на болотных и торфяных почвах, меньше, чем на минеральных. М. В. Каталымов (1957) определял содержание меди в урожае трав, выращенных на подзолистом суглинке, и урожай надземной массы и семян на торфянистых почвах. Медь, внесенная на торфянистые почвы, увеличивала урожай сена и семян тимофеевки луговой и овсяницы луговой.

По данным М. В. Каталымова (1955), тимофеечное сено имеет 40 мг цинка на 1 кг сухого вещества, общее количество цинка на гектар при урожае сена в 19 ц/га составляет 76 г. Сено клеверо-timoфеечное имеет 44,8 мг цинка на 1 кг сухого вещества, в урожае сена в 25 ц/га содержится цинка 112 г/га.

Для внесения в почву рекомендуется употреблять сернокислый цинк в количестве 6—10 кг/га или цинковые отходы промышленности в количестве 1,5—3,5 ц/га. Для предпосевной обработки семян необходимо применять растворы, содержащие 0,2—0,3 г сернокислого цинка в 1 л раствора; для внекорневого питания 0,1—0,2 г/л сернокислого цинка (Школьник и Макарова, 1957).

Магний участвует в качестве катализатора в реакции глутамина с NH_2OH , в окислительных процессах в организме, влияет на деятельность целого ряда ферментов, на углеводный обмен, находится во взаимодействии с витаминами

группы В, необходим для биосинтеза витамина С (Школьник и Макарова, 1957). Первые признаки болезни (серая пятнистость злаков), вызванные недостатком марганца, могут проявляться у злаков уже на 3—4-й день после прорастания.

В тимофеечном сене при урожае в 19 ц/га содержится 173 г марганца, в клеверо-тимофеечном сене при урожае в 25 ц/га — 330 г (Каталымов, 1955).

Для внекорневого питания применяются растворы, содержащие 0,5—1 г сернокислого марганца на 1 л; для внесения в почву — марганизированный суперфосфат.

Рациональное использование макро- и микроудобрений имеет чрезвычайно важное значение для получения высокого урожая трав, содержащего большое количество белков, углеводов, жиров, минеральных соединений, витаминов, аминокислот и др.

МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТЬ МНОГОЛЕТНИХ ЗЛАКОВ

По морозоустойчивости многолетних злаковых растений имеется немного данных, гибель же и повреждения кормовых культур, вызываемые неблагоприятными условиями погоды, особенно в зимнее время, резко отражаются на продуктивности этих растений.

Ряд исследований показал, что для закаливания и повышения морозоустойчивости многолетних злаков имеет значение длина дня. В. И. Душечкин (1952) изучал в условиях Хибин зимостойкость различных сортов тимофеевки луговой и овсяницы луговой. Более зимостойкие сорта сильнее реагировали на сокращение дня, задерживали рост и развитие и формировали куст с утолщенными побегами, имевшими очень тесно сближенные междоузлия.

Изучение морозоустойчивости многолетних кормовых злаков в зависимости от условий выращивания (Халин, 1964) показало, что в отношении реакции на длину дня многолетние луговые злаки делятся на две группы; повышающие морозостойкость в условиях 14- или 12-часового дня и 24-часового дня. К первой группе относятся костер безостый, тимофеевка луговая, лисохвост луговой, райграс высокий, ко второй — овсяница луговая и ежа сборная.

На морозоустойчивость злаков существенное влияние оказывают температурные режимы закаливания. Условия медленного закаливания многолетних злаков, выращенных на оптимальной для морозостойкости длине дня, способствуют сохранению побегов кушения, что имеет большое практическое значение для получения высокого урожая семян трав. Причиной снижения морозостойкости растений первой группы после выращивания в условиях непрерывного освещения является малая степень их озимости. Эти растения в год по-

сева обильно выколашиваются, а костер безостый образует большое количество удлинённых вегетативных стеблей. Растения группы с четко выраженной озимостью в первый год не выколашиваются и не выходят в трубку при выращивании их в условиях непрерывного освещения (овсяница луговая и ежа сборная). Этим определяется морозостойкость этих растений.

Опыты в условиях Ленинградской области показали, что растения тимopheевки при выращивании в условиях 13- и 12-часовой длины дня в течение 5 лет имели наименьшую гибель по сравнению с контрольными, находящимися на естественном дне, и растениями, выращенными при 14-часовой длине дня (Корякина, 1956). Короткий день способствует повышению зимостойкости тимopheевки луговой не только в год посева, но и в последующие годы. Объясняется это тем, что длительное пребывание растений тимopheевки в условиях короткого дня (12—13 час) задерживает в год посева рост и развитие растений, но способствует усилению кущения, облиственности, увеличению размеров листьев и изменению их формы. На второй и последующие годы жизни растения тимopheевки 13- и 12-часового дня также дали большее число побегов и султанов, больший вес надземной массы и вес семян, лучший рост, чем контрольные; выше был и процент перезимовки этих растений. Следовательно, последствие короткого дня сказывается весьма положительно не только на зимостойкости растений, но и на отдельных элементах структуры растений тимopheевки в течение нескольких лет жизни, сохраняя одну и ту же закономерность (рис. 23). Причиной изменений, происходящих в растениях тимopheевки луговой под влиянием сокращения длины дня, является затормаживание роста вегетативных органов, вследствие чего происходит накопление большого количества пластических веществ. Способность к накоплению запасных веществ особенно усиливается у растений, находящихся при 13-часовом дне. Тимopheевка, произрастающая в условиях длинного дня, в год посева переходит к репродукции, что связано с большим потреблением пластических веществ.

Луговые злаки по-разному реагируют на длину дня в период вегетации и закаливания. Важную роль при этом играет характер ростовых процессов и запас питательных веществ в узлах кущения (Якушева, 1940; Чепикова, 1952; Разумов, Олейникова, Иорданов, 1954; Федоров, 1954; Шанин, 1959, и др.).

В периоды покоя растениям особенно необходимы продукты, вырабатываемые в процессе фотосинтеза. Они служат резервом, используемым растением в такие периоды жизни, когда фотосинтез полностью или частично прекращается. Эти запасные вещества потребляются в первую очередь на про-

цесс дыхания, но могут идти и ростовые процессы, если температура под снегом не снижается или опускается лишь немного ниже (Смелов, 1966). Запасные вещества могут расходоваться в течение роста и развития растений, в процессе корневого питания, при поглощении минеральных веществ, при прохождении стадий развития и т. п. Наибольшее значе-

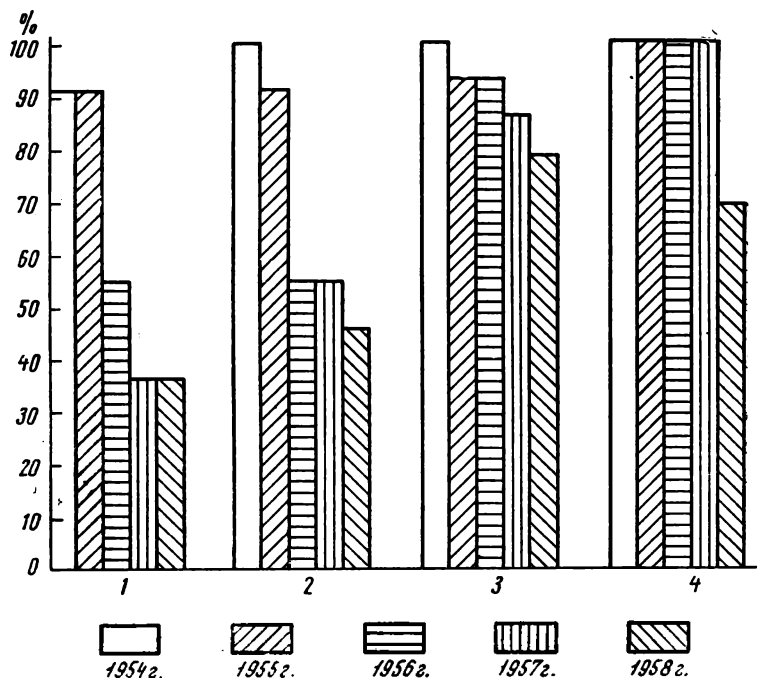


Рис. 23. Перезимовка растений тимфеевки луговой по годам жизни:

1 — контроль (естественная длина дня); 2 — 14-часовой день; 3 — 13-часовой день; 4 — 12-часовой день

ние имеют вещества углеводного комплекса (моно- и дисахара, крахмал, инулинообразные вещества, гемицеллюлозы). Многолетние злаки умеренно холодного климата (тимфеевка луговая, овсяница луговая, ежа сборная, райграс пастбищный) в качестве запасных углеводов имеют значительное количество фруктозанов. Исследования, проведенные С. П. Смеловым, показали, что значительное количество запасных углеводов у многолетних злаков содержится во всех органах растений, однако их больше в нижних вытянутых и укороченных междоузлиях и меньше — в корнях.

У злаков по абсолютному содержанию запасных углеводов на первом месте стоят корни, на последнем — узел куще-

ния (укороченные междоузлия). Особо высоким содержанием запасных углеводов отличаются корневища ковра безостого и мятлика лугового. Много запасных веществ в нижних частях надземных побегов и у овсяницы луговой, ежи сборной, райграса пастбищного. Это указывает на то, что при низком скашивании и скармливании мы уничтожаем в большом количестве у растений не только рабочие зеленые органы, но и важный источник запасных веществ, необходимых при формировании нового поколения побегов (Смелов, 1966).

По степени накопления запасных веществ в подземных органах С. П. Смелов (1966) располагает многолетние злаки в таком порядке: костер безостый, овсяница луговая, райграс пастбищный, лисохвост луговой, ежа сборная.

Изменения в содержании углеводов в надземных и подземных органах находятся в определенном соотношении с процессами роста. Во время быстрого роста надземных органов количество их в корнях уменьшается, осенью (при ослаблении роста) увеличивается. Такая же закономерность установлена и в динамике азотистых соединений. Близкая картина наблюдается у запасных углеводов и у фосфора.

С. П. Смеловым также доказано, что у всех многолетних злаков в момент выхода растений из-под снега наблюдается относительно низкое содержание запасных углеводов, в фазу кущения оно несколько повышается, в фазу колошения — выметывания ясно выражено падение, а в фазу цветения наступает второй подъем, наконец, при отмирании генеративных побегов содержание запасных углеводов опять снижается.

БОЛЕЗНИ ЛУГОВЫХ МНОГОЛЕТНИХ ЗЛАКОВ

Листья и стебли многих злаковых трав поражаются **линейной ржавчиной**. Поврежденные семена оказываются щуплыми и легкими. Ржавчина вызывает появление подушечек ржаво-бурого цвета, расположенных линиями на стеблях и листьях растений. Болезнь распространяется посредством спор. К осени вместо ржавых полосок с летними спорами на травах появляются черно-бурые продолговатые полосы, состоящие из зимних спор гриба. Весной зимние споры прорастают, и на грибницах образуются новые споры. Они заражают барбарис, на листьях которого появляются оранжевые пятна, в которых находятся желтые чашечки, начиненные спорами, заражающими травы (Суслов, 1950).

Еще больший ущерб наносит многим кормовым злакам **корончатая ржавчина**. На листьях и влагалищах злаков появляются красно-оранжевые подушечки, которые к концу лета чернеют. Весной ржавчина развивается на слабительной крушине, образуя желтые группы пылящих подушечек на череш-

ках, молодых стеблях и листьях. Этот вид ржавчины, поражая злаки, сильно снижает их продуктивность.

Борьба: уничтожение барбариса, крушины (Суслов, 1950).

Спорынья поражает все злаковые культуры. На месте зараженных семян развиваются продолговатые, согнутые рожки темно-фиолетового цвета. Рожки созревают вместе с семенами трав. Весной из них развиваются грибы, которые к моменту цветения злаков образуют споры. Споры при помощи ветра и насекомых переносятся на цветки растений, где они и прорастают.

Листовая головня поражает почти все злаковые травы. Менее распространена стеблевая головня. Пыльная головня поражает костры и райграсы.

ЛИТЕРАТУРА

Авдонин Н. С. и Грушевая Т. Н. Кн. «Вопросы повышения плодородия почв нечерноземной полосы». Изд-во МГУ, 1954. Авдонин Н. С., Кузина Е. В. и Лебедева Л. А. Кн. «Вопросы повышения плодородия почв нечерноземной полосы». Изд-во МГУ, 1954. Агабабян Ш. М. Горные сенокосы и пастбища. М., Сельхозгиз, 1959. Алексеев А. М. Водный режим и влияние на него засухи. Казань, 1948. Алексеенко Л. Н. Бот. журн., 1958, 43, 11. Алексеенко Л. Н., Мартынова М. Ф. Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1965; 98, вып. 4. Андреев Н. Г. Костер безостый. М., Сельхозгиз, 1949. Андреев Н. Г., Савицкая В. А. Изв. ТСХА, 1966, 2. Бабец М. С. и Чибрик Т. С. Научн. докл. высшей школы, биол. науки, 1967, 1. Бажанова Н. В. Изв. вестн.-научн. ин-та им. П. Ф. Лесгафта, 1955, 27. Байтулин И. О. Вестн. с.-х. науки МСХ КазССР, 1961, 5; Автореф. канд. дисс. Алма-Ата, 1962. Бамберг К. К. Изв. АН ЛатвССР, 1956, 1. Бахулин М. Д. Земледелие, 1955, 8. Благовещенский Г. В. Докл. ТСХА, 1965, вып. 108; Использование сенокосов и пастбищ (из опыта Канады). М., «Колос», 1967. Бобко Е. В., Церлинг В. В. Бот. журн., 1938, 23, 1. Вакулина Л. А. Уч. зап. гос. ун-та им. А. М. Горького, 1946. Пермь, 4, 2. Васильев И. М. Тр. Сев.-Кавк. ассоц. н.-и. интов. 1927, 28, вып. 7. Волгин В. И. Тр. Лен. с.-х. ин-та. Л., 1958, вып. XIV. Вошинин П. А. Сб. «Многолетние травы в лугопастбищных севооборотах». М., Сельхозгиз, 1951. Гинбург Ф. Е. Тр. Белорусск. н.-и. мелнор. и водн. хоз. Минск, 1956, 7. Глаголева Т. А. Докл. ВАСХНИЛ. М., 1958, 5; Автореф. канд. дисс. Уфа, 1959. Годлевская Т. Р. Кн. «Вопросы сенокосно-пастбищного хозяйства». Изд. МСХ СССР, 1960. Горбунова Г. С. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 1956, вып. 11. Гребинский С. О. ДАН СССР, 1941, 31, 3. Гюббенет Е. Р. Растение и хлорофилл. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951. Давыдов Н. И. Мат. научн. конф. Рязань, 1954, вып. 1. Дагис И. К. Сб. «Микроэлементы в сельском хоз. и медицине». Рига, 1956. Данилов А. Н. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 1948, вып. 6. Добрынин Г. М. Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1956, вып. 11. Душечкин В. И. ДАН СССР, 1952, 85, 1. Егоров А. Д. Витамин С и каротин в растительности Якутии. М., Изд-во АН СССР, 1954. Ершов В. И. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, сер. III, 1935, вып. 8. Жеребина З. Н. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1931, 25, вып. 2; Руководство по апробации с.-х. культур. М.—Л., Сельхозгиз, 1936. Журавлев Е. М. Автореф. докт. дисс. Пенза, 1955; Сб. тр. Пенз. с.-х. ин-та. Пенза, 1957, вып. 11; 1958, вып. 2. Журавлев Е. М., Волкова М. Г., Межен-

ко И. В. и Ивановский В. М. Сб. трудов Пенз. с.-х. ин-та, Пенза, 1957, вып. 2. Искандеров С. Г. Сб. трудов аспиранта и мол. научн. сотр. ВИР. Л., ВАСХНИЛ, 1964. Знаменский И. Е. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 1948, вып. 6. Зонштейн Л. Я. Кн. «Производство белковых кормов». М., Сельхозгиз, 1959. Иванов Д. А. Луга и пастбища. М.—Л., Сельхозгиз, 1953. Казаков В. Е. Тр. Казанск. с.-х. ин-та, 1950, III, вып. 1. Картау С. Сб. «Луговоеводство». Таллин, 1962. Каспарова С. А., Глазунов. Рефераты научн.-исслед. работ АН СССР за 1945 г. М., Изд-во АН СССР, 1945. Каталымов М. В. ДАН СССР, 1955, 104, 4; Микроэлементы и их роль в повышении урожайности. М., Госхимиздат, 1957. Кедров-Зихман О. К., Ярусов С. С., Кожевникова А. Н. Докл. ВАСХНИЛ, 1952, вып. 5. Киршин И. К., Кадочников А. А. Уч. зап. Уральск. гос. ун-та, 1959, вып. 10. Климовицкая З. М. Научн. тр. Ин-та физиол. раст. и агрохимии, Киев, 1952, 32, 5. Клингген И. Н. Костер безостый. СПб., изд-е 2-е, 1914. Ковальский В. В., Чебаевская В. С. Докл. ВАСХНИЛ, 1951, вып. 8. Кожевников А. Р. и Попова Е. И. Научн. отчет Сиб. н.-и. ин-та зерн. хоз., 1941—1942 г. ОГИЗ—Сельхозгиз, 1946. Козлова Н. И. Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1965, 98, вып. 4. Кокин А. Я. Изв. Гл. бот. сада, 1928, 8. Кокина С. И. Изв. Гл. бот. сада, 1927, 26. Коликов М., Мухина Н., Шутова З. С.-х. произв. нечерноз. полосы, 1965, 3. Корнеева Л. У. Тез. докл. XX научн. сессии секции биол. наук. Черновцы, 1964. Коровин А. И., Барская Т. А. и Новицкая Ю. Е. Кн. «Физиология устойчивости растений». М., Изд-во АН СССР, 1960. Корякина В. Ф. Обзор новой лит. мол. хоз. ин-та. Вологда, 1930, вып. VII; Бот. журн., 1937, 22, 6; Сб. научн. работ БИН, 1946; Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 1950, 7; 1951, 8; 1953, 9; 1956, 11; ДАН СССР, 1957, 115, 2; Тр. БИН СССР, сер. IV, 1959, 13; 1960, 14; кн. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961, 1; кн. «Микроэлементы в сельском хозяйстве». Киев, 1963, 3; Особенности роста и развития многолетних кормовых растений. М.—Л., «Наука», 1964. Красильникова-Крайкова А. И. Уч. зап. Горьк. гос. ун-та, 1959, вып. 1. Красовская И. В. Соц. зерн. хоз., 1946, 2—3. Курбатова Р. И. Кн. «Вопросы сенокосно-пастбищного хоз-ва». М., Изд-во МСХ СССР, 1960. Курсанов А. Л. Природа, 1933, 20; Сб. работ по физиол. раст. памяти К. А. Тимирязева. М., Изд-во АН СССР. Ларин И. В., Агабабян Ш. М., Работнов Т. А. и др. Кн. «Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР». М.—Л., Сельхозгиз, 1950, 1. Лашкевич Г. И. Применение микроудобрений на торфяных почвах. Минск, 1955. Лебедев С. И. Природа, 1955, 6. Лебедев П. В. Физиол. раст., 1963, 10, вып. 3. Лебедев П. В., Боровская Т. А. Бот. журн., 1961, 46, 9. Лебедев П. В., Мельник Н. С., Боровская Т. А. Зап. Свердл. отд. Всес. бот. о-ва, 1964, вып. 3. Лебедев П. В., Углов Н. П. Кн. «Биология и агротехника лугопастбищных трав». Свердловск, 1961. Лебединцева Е. В. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1929—1930, т. 23, 2. Лепкович И. П. Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1965, 98, 4. Лукашик Н. А., Колодцева Е. Е., Табакова З. Ф., Григорьев Л. В. Изв. ТСХА, 1965, 1. Львов С. Д. Тез. докл. совещ. по физиол. раст. М., Изд-во АН СССР, 1940; Сб. «Тимирязевское чтение VIII». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950. Львов С. Д., Фихтенгольц С. С. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 1936, 2. Львов С. Д., Березнеговская Л. Н. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 1934, 1. Любская А. Ф. Рукопись Всес. ин-та кормов. М., 1938. Максимов Н. А. Физиологические основы засухоустойчивости растений. Изд. Ин-та прикл. бот. Л., 1926. Макаревич В. Н. Автореф. канд. дисс. Л., 1955. Малкина-Крупникова Т. А. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 1951, 8. Межараупе В. А. Микроорганизмы и растения. Рига, 1963. Мельников А. Н. Соц. растениеводство, сер. А. 1936, 19. Мироненко А. В. Изв. АН БССР, 1953, 6. Мирошниченко К. Г. Изв. Акад. пед. наук РСФСР, 1950, вып. 29. Оганесян А. Б. Изв. АН АрмССР, 1956, IX, 7.

Павлов Е. А. Вестн. АН КазССР, 1954, 7. Пахомова Л. М. Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1958, 1; Канд. дисс. Л., 1959. Пейве Я. В. и Айзупиете И. П. Изв. ЛатвССР, 1945, 5 (22). Пономарев А. Н. Бот. журн., 1954, 39, 5. Попов И. С., Томмэ М. Ф., Елкин Г. М., Попадопуло П. Х. Корма СССР. М., Сельхозгиз, 1944. Потахина Л. Н. Уч. зап. Петрозав. гос. ун-та, 1964, 12, вып. 3. Работнов Т. А. Луга и пастбища. 1966. 1. Радзевенчук И. Ф. Тр. ЛСХИ, 1958, вып. 14. Разумов В. И., Олейникова Т. В. и Иорданов И. Т. Физиол. раст., 1954, 1, вып. 1. Рассель Э. Д. Почвенные условия и рост растений. М., ИЛ, 1955. Ратнер Е. И. Питание растений и применение удобрений. М., «Наука», 1965. Рейнус Р. М. Автореф. канд. дисс. Л., 1960. Ржанова Е. И. Сб. «Этапы формирования органов плодоношения злаков». Изд-во МГУ, 1955, 1; Биологические основы культуры многолетних злаков. Изд-во МГУ, 1957. Ромашев П. И. Химиз. соц. землед., 1939, 7; Удобрение лугов и пастбищ. М., Сельхозгиз, 1949. Ромашев П. И., Ахламова Н. М. Вестн. с.-х. науки, 1965, 7. Рубенис А. Я. (Рубенс). Автореф. канд. дисс. Рига, 1954. Савицкая В. А. Докл. ТСХА, 1965, вып. 113. Семена и посадочный материал с.-х. культур. М., Изд. Гос. комитета стандартов мер и измерит. приборов СССР, 1964. Сикстель Д. А. Тр. Чувашск. с.-х. ин-та, 1955, 3, 1. Сисакян Н. М. Изв. АН СССР, сер. биол., 1939, 1. Сисакян Н. М., Васильева Н. и Минина А. Журн. общей биологии, 1951, 12, 2. Смелов С. П. Бот. журн., 1937, 22, вып. 3; Химиз. социал. землед., 1937, 5; Биологические основы луговодства. М., Сельхозгиз, 1947; Сов. зоотехния, 1950, 4, 37; Теоретические основы луговодства. М., «Колос», 1966. Смелов С. П. и Любская А. Ф. Сб. «Кормодобывание». М., Сельхозгиз, 1940, вып. 3. Смелов С. П. и Фармаковская О. Ф. Вестн. с.-х. науки, 1960, 2. Смелов С. П., Чепикова А. Р. и Любская А. Ф. Кн. «Вопросы кормодобывания». М., Сельхозгиз, 1947. Сметанникова А. И. Сб. «Руководство по аппробации с.-х. культур». Л., Сельхозгиз, 1936, II; Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 1951, вып. 8. Смирнова К. М. Сб. «Вопр. повышения плодородия почв нечерноз. полосы СССР». Изд-во МГУ, 1954. Смирнова Р. С. Агрохимия, 1965, 8. Соловьев Н. Г. Сов. агрономия, 1948, 2. Старцева А. В. и Васильева И. М. Сб. «Микроэлементы в сельском хоз. и мед.». Рига, 1956. Сторожева М. М. Тр. Биогеохим. лабор. АН СССР, 1954, 10. Суслов А. Ф. Агротехника луговых кормовых трав на семена. М., Сельхозгиз, 1950. Сырокомская И. В. Бот. журн., 1959, 44, 3. Тарковский М. И. Многолетние травы в полевых севооборотах. М., Сельхозгиз, 1952. Томмэ М. Ф., Ксанфопуло О. И. и Сементовская Н. М. Минеральный состав кормов СССР. М., ОГИЗ — Сельхозгиз, 1948. Тоомре Р. И. Долголетние культурные пастбища. М., «Колос», 1968. Троицкий В. Минеральный состав и азот в кормовых травах. Алма-Ата, 1940. Туманов И. И. Физиол. основы зимостойкости культурных растений. М.—Л., Сельхозгиз, 1940. Умаров Х. У. Бот. журн., 1962, 67, 2; Докл. АН УзССР, 1964, 3. Федоров А. К. ДАН СССР, 1954, 94, 2. Федоров М. В. Микробиология. М., Сельхозгиз, 1936; Автореф. канд. дисс. М., 1956. Филатов Ф. И. Агробиологические основы возделывания многолетних трав. Саратов, 1951. Халин Г. А. Автореф. канд. дисс. Л., 1964. Хребтова А. А. Сб. «Мат. Уральск. совещ. по землед. и кормлению с.-х. животных». Свердловск, 1961, вып. 11. Цинис Э. Тез. докл. Всес. совещ. по микроэлементам. Изд-во АН ЛатвССР, 1955. Чепикова А. Р. Химиз. социал. земл., 1938, 10; ДАН СССР, 1949, 68, 6; кн. «Вопросы кормодобывания». М., Сельхозгиз, 1951, вып. 3; Бюлл. МОИП, отд. биол., 1952, 57 (3). Черепков Н. И. Агрохимия, 1965, 1. Чугунов Л. А. Луговодство. М., Сельхозгиз, 1940. Шаин С. С. Сб. «Кормодобывание». М., Сельхозгиз, 1959, вып. 11. Шаин С. С. и Мельникова М. А. Докл. ВАСХНИЛ, 1958, вып. 12. Шатилов И. С., Рачинский В. В., Поликарпова Л. Г. Докл. ТСХА, 1956, вып. 22. Шебалина М. А., Коли-

ков М. С. Многолетние кормовые травы. Лениздат, 1955. Шекун Г. М. Сб. «Вопросы сенокосно-пастбищного хозяйства». М., Изд. МСХ СССР, 1960. Школьник М. Я. Природа, 1949, 7; сб. «Значение микроэлементов в жизни растений и в земледелии». Л.— М., Изд-во АН СССР, 1950. Школьник М. Я. и Макарова Н. А. ДАН СССР, 1949, 70, 1; сб. «Микроэлементы в сельском хоз.». М., Изд-во АН СССР, 1957. Школьник М. Я., Макарова Н. А., Стеклова М. М. Бот. журн., 1947, 32, 6. Якушева Е. И. Вестн. соц. растениеводства, 1940, 5. Bathurst N. O., Mitchell K. J. N. Z. Journ. Agric. Res., 1958, 1, 4. Blackman G. E., Black J. N. Ann. Bot., 1959, 23, 89. Lobb W. R. N. Z. Journ. Agric., 1952, 84. Rosa J. T. Mess. Agric. Exp. Sta. Res. Bull., 1921, 48. Soper K. N. Z. Journ. Sci. a. Technol., 1957, 38, 8. Sprague H. B. Journ. of American Society of Agronomy, 1937, 7. Walker T. W. World crops, 1953, 7. Witte K. Landw. Jahrb., Berlin, 1929, 69.

ФИЗИОЛОГИЯ ХЛЕБНЫХ ЗЛАКОВ (ЯЧМЕНЯ, РЖИ, ОВСА, ПРОСА) И ГРЕЧИХИ

ПРОИСХОЖДЕНИЕ, ЭКОЛОГИЯ И ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ

Происхождение злаков

Среди многочисленных растений, имеющих значение для человека, на первом месте бесспорно стоят злаки. К ним принадлежат не только все хлебные растения, которые дают основные продукты питания человеку, но и преобладающее количество луговых и степных трав, необходимых для кормления домашних животных, являющихся в основном травоядными.

Переход человека к оседлой жизни также всецело связан со злаками. Еще задолго до введения в культуру хлебных злаков человек собирал в качестве пищи плоды, клубни и корневища многочисленных дикорастущих растений и семена злаков. Время начала земледелия, судя по данным истории первобытного человека, относится к началу послеледникового периода — к палеолиту (а может быть, даже к третьему межледниковому периоду), так как в культурном слое неолита найдены ручные мельницы для изготовления муки и орудия прядильного и ткацкого искусства, что указывает на уже довольно высокий уровень земледельческой культуры (Комаров, 1931).

Предки человека были обитателями лесов, таковыми были, по всей вероятности, и первые люди. Считают, что первые попытки земледелия были сделаны на открытых местах близ лесов, а затем уже, при развитии его, перенесены в долины рек. Наиболее благоприятные условия для жизни человека и для первобытного земледелия представляли собой горные страны, где вовсе не требовалось полива, а если он был необходим, то легко мог быть обеспечен водой горных потоков.

Прекрасной иллюстрацией развития земледелия являются горные земледельческие районы Таджикистана и Бадахшана в Таджикской ССР, где до сих пор можно видеть разнообразные этапы земледельческой эволюции, сохранившиеся в условиях горной отчужденности от остального мира неизменными целые тысячелетия. Это было отмечено Н. И. Вавиловым в 1926 г. в связи с установлением им центров происхождения главнейших культурных растений. При помощи дифференцированного ботанико-географического метода, разработанного Н. И. Вавиловым, показано, что почти все наши хлебные злаки ведут начало из горных областей, а потому очагами земледелия, несомненно, являются горные районы; некоторые из них, например рожь и овес, возникли сравнительно недавно из сорнополевой растительности.

Применение дифференциального ботанико-географического метода привело к установлению отдельных флор, специфичных для разных областей. Таких очагов формообразования насчитывается восемь: китайский, индо-малайский, среднеазиатский, переднеазиатский, средиземноморский, абиссинский, центральноамериканский и южноамериканский, причем почти каждый из них имеет свои специфические хлебные злаки (Вавилов, 1935).

Некоторые культуры ведут свое начало из одного центра, другие (пшеница, овес, ячмень) — из нескольких; отдельным очагам или центрам свойственны различные линнеевские виды, отличающиеся обычно ясно выраженной физиологической особенностью и числом хромосом.

Главными хлебными злаками, культивируемыми в СССР, помимо пшеницы, являются рожь, ячмень, овес и просо; кроме того, как второстепенные хлебные растения возделываются сорго, могар и пайза.

Современное распределение злаков по земной поверхности является результатом действия не только разнообразных климатических и экологических условий, но в значительной степени связано с практической деятельностью человека (антропогенный фактор).

Основные экологические группы злаков

Важнейшим фактором в жизни злаков, как и всякого растения, является влажность окружающей среды. В зависимости от нее все злаки можно разделить на следующие основные группы: мезофиты, ксерофиты, гидрофиты. Само собой разумеется, что между этими группами существуют всевозможные переходы, столь же разнообразные, как и условия влажности в самой природе.

Гидрофиты — растения, всецело или частично погруженные в воду или живущие на постоянно перенасыщенной

водой почве. В анатомическом отношении они отличаются воздушными ходами во всех постоянно погруженных в воду частях тела — корнях, стеблях и листьях. К гидрофитам относится сравнительно небольшое количество злаков, большая часть которых принадлежит к трибе рисовых.

Мезофиты — злаки, произрастающие при умеренном увлажнении, т. е. в условиях, при которых растению не приходится прибегать к различным способам, уменьшающим испарение, или специально приспособляться к жизни при избытке воды. К мезофитам относятся почти все луговые, лесные и хлебные злаки (за исключением риса) и большинство сорных злаков.

Ксерофиты произрастают в почве с недостаточной влажностью. Они приспособлены к весьма экономному расходованию воды, т. е. к уменьшению транспирации. Листья ксерофитов обычно тверды, более или менее свернуты вдоль, с плотным эпидермисом, сильно развитой механической тканью и относительно небольшим количеством паренхимной хлорофиллоносной ткани. Устьица чаще расположены вдоль ребер, с внутренней стороны, при свертывании листа они сравнительно хорошо защищаются от избыточного испарения. К ксерофитам относятся злаки наших степей, прерий, пампасов, саванн, песков, скал и пустынь. Близки к ним и некоторые сорта хлебных злаков.

Ниже приводятся краткие сведения по экологии и систематике ячменя, ржи, овса и проса.

Ячмень представляет собой сборный вид *Hordeum distichon* L., который включает все возделываемые ячмени. В настоящее время он делится на три самостоятельные подвида: ячмень двурядный, многорядный или обыкновенный и ячмень промежуточный. Распространены в умеренных поясах обоих полушарий. Мезофиты и ксерофиты.

Рожь *Secale* — небольшой род, содержащий 10 видов; однолетние или многолетние формы. Культурная рожь *S. cereale* L. принадлежит к одному ботаническому виду, притом лишь к одной его разновидности *S. cereale vulgare* L., имеет большое хозяйственно-экономическое значение. В СССР возделывается преимущественно в нечерноземной, меньше в черноземной полосе.

Род *Avena* — **овес** содержит свыше 20 видов, распространенных по всему северному и южному умеренным поясам. Мезофиты или ксерофиты. Имеет крупное хозяйственно-экономическое значение. Наиболее распространенным видом является овес посевной *Avena sativa* L. В СССР возделываются преимущественно селекционные сорта.

Просо. *Panicum* — один из наиболее крупных родов злаков, насчитывающий свыше 400 видов. В СССР представлен только четырьмя видами, распространенными в засушливых

районах юга и юго-востока Союза. Наиболее распространено в культуре просо посевное *Panicum miliaceum* L. — вид, чрезвычайно варьирующий, насчитывающий большое количество сортов, из которых более 40 возделывается у нас в Союзе.

Особенности строения злаков

Среди цветковых растений семейство злаков является одним из наиболее крупных и наиболее широко распространенных по земному шару. Почти всюду они являются фоновыми растениями лугов, степей, прерий и т. д.

Семейство злаков представляет собой вполне обособленную, естественную группу, которую еще задолго до возникновения ботаники как науки люди умели более или менее хорошо отличать среди других растений по обычно травянистому членистому стеблям — соломинам, метельчатым или колосовидным с цветками, прикрытыми чешуйками вместо окрашенных венчиков, а главное по той пользе, которую они им доставляли как хлебные или кормовые растения.

Злаки — одно-, дву- или многолетние растения, обычно травянистые, за исключением очень немногих родов и видов, являющихся кустарниковыми или даже древовидными формами.

Соцветие верхушечное, редко пазушное, состоящее из многочисленных (реже немногих) колосков, собранных в виде колоса, метелки или кисти. Колоски состоят из чешуй и органов цветка, расположенных на укороченной колосковой оси в два ряда. В каждом колоске имеется от 1 до 10 (редко до 30) обоеполых или однополых цветков (например, у ржи двуцветковый колосок, у проса — одноцветковый); из них иногда недоразвиты или верхние, или нижние, или те и другие. Нижние чешуи колоска бесполое, обыкновенно числом 2 (реже 1 или 3—4), называются колосковыми, или кроющими. За ними следуют чешуйки, прикрывающие цветок, — так называемые цветковые: нижняя цветковая чешуя *palea inferior* и верхняя цветковая чешуя *palea superior*, между которыми и находятся части цветка. Нижняя цветковая чешуя бывает без ости или с остью, верхняя обычно пленчатая или кожистая, несколько меньше или равная нижней (редко длиннее), краями которой она обычно обхватывается; иногда верхняя цветковая чешуя отсутствует.

У многоцветковых колосков верхняя цветочная чешуя отдельных цветков, за исключением верхушечного цветка, обращена спинкой к оси колоска и имеет обычно 2 кия. Ось колоска нередко возвышается над верхним цветком в виде стерженька и иногда несет зачаточный цветок. Внутреннего околоцветника нет или он представлен так называемыми цветковыми пленками — околоцветными чешуйками *ladicula*, которые

встречаются обыкновенно в числе 2, реже 3. Цветковые пленки почти всегда маленькие, мало заметные, до и после цветения перепончатые, а во время цветения сочные. Набуханием цветковых пленок обуславливается раскрытие цветков при опылении.

Клейстогамные злаки (с нераскрывающимися цветками) цветковых пленок не имеют. Тычинок у них обыкновенно 3. Тычиночные нити тонкие, нежные, при цветении быстро удлиняющиеся, свободные. Качающиеся пыльники, прикрепленные к нитям спинкой около середины своей длины, раскрываются обыкновенно продольной трещиной. Завязь одногнездная, состоящая из 3 или 2 сросшихся плодолистиков. Рылец — 2 (реже 1 или 3), сидячих или расположенных на небольшом столбике, часто пурпуровых или желтого цвета; они короткоперистые или почти нитевидные.

У большинства наших злаков плод — зерновка (*cariopsis*), т. е. односемянный, нераскрывающийся плод, у которого семенная кожура (*testa*) более или менее сростается со стенками плода или околоплодника (*pericarpium*). Под оболочками плода находятся эндосперм и небольшой зародыш.

В экологическом отношении зерновка ведет себя как семя, а оболочка ее — как семенная кожура. С передней, спинной стороны плода, обращенной к нижней цветочной чешуе, в нижней части его, под кожицей находится зародыш, а на задней, брюшной стороне, обращенной к верхней цветочной чешуе, — небольшой рубец в виде точки или черточки, так называемый рубчик (*hilum*) — место отрыва семени от семенной ножки. На той же стороне у многих злаков (рожь, ячмень, овес) имеется более или менее глубокий продольный желобок, представляющий собой место спайки плодолистика. Верхушка зерновки либо голая, как у проса, либо волосистая, как это мы видим у ржи и многих других.

Эндосперм, занимающий большую часть зерновки, представляет собой покрытую кожистой оболочкой более или менее твердую однородную белую массу, которая по мере прорастания зародыша в молодое растение постепенно высасывается, сморщивается, а затем отмирает.

Зародыш у злаков маленький, прямой, реже согнутый. В нем всегда можно отличить: щиток (*scutellum*); подсемядольное колено, или стебелек (*hypocotylon*) с зачаточным корешком (*radicula*) и почечкой (*plumula*); влагалищный лист, или колеоптиле (*coleoptylon*), окружающий эту почечку, а иногда и зародышевую чешуйку (*epiblastus*).

Щиток является характерным образованием зародыша злаков. Это плоское, довольно толстое тело, одной своей стороной обращенное к эндосперму, другой (выемчатой) в большей или меньшей степени обхватывающее весь зародыш, который прикреплен к нему средней, стеблевой частью. С мор-

фологической точки зрения щиток рассматривается как семядоля.

Против щитка, на осевой части зародыша, с наружной его стороны у многих злаков есть зародышевая чешуйка. С морфологической точки зрения ее следует рассматривать как вторую зачаточную семядолю, которая у злаков дальше не развивается. Подсемядольное колено, от которого отходит щиток, у зародыша злаков всегда очень короткое и несет на верхушке почечку. В зависимости от длины верхней части подсемядольного колена почечка может быть сидячей или на ножке.

Почечка при прорастании всегда окружена влагалищным листом, который представляет собой длинный, в нижней части пленчатый, на верхушке твердый, трубчато-свернутый, шиловидно-заостренный лист с 2 киями и 2 жилками, спинкой обращенный к щиту. Лист этот в силу своей твердой консистенции и шиловидной формы нужно рассматривать как образование, способствующее прохождению почечки через твердую почву и защищающее ее при этом от повреждений. Достигнув поверхности почвы, влагалищный лист в верхней своей части продольно прорывается и пропускает вырастающие из почечки листья, а сам высыхает и отмирает. С морфологической точки зрения влагалищный лист следует рассматривать как первый, несколько метаморфизированный лист почечки, что вполне оправдывается его положением — спинкой к щитку, если принять зародышевую чешуйку за рудимент второй недоразвившейся семядоли.

Часть злаков (просо) имеет лишь один корешок на зародыше, у других их несколько. Однако и у видов, имеющих один корешок и прорастающих лишь одним главным корнем, очень рано появляются боковые корешки, которые выходят чаще непосредственно из подсемядольного колена. Обычно корешок в зародыше имеет вертикальное положение. Как главный, так и боковые корешки всегда эндогенного происхождения, а потому окружены тканью зародыша, которая при прорастании корешка образует вокруг него так называемое корневое влагалище (*coleorrhiza*). В процессе дальнейшего роста корешка корневое влагалище прорывается, оставаясь у основания его лишь в виде небольшого воротничка. Уже с самого начала развития корешок покрыт корневым чехликом, который является образованием самого корня и не связан с корневым влагалищем.

В зародыше преобладает образовательная ткань, или первичная меристема, состоящая из плотно прилегающих друг к другу тонкостенных клеток, заполненных густой протоплазмой с крупными ядрами. Клетки эти растут и делятся. По прекращении деления они постепенно видоизменяются и образуют различные постоянные ткани. Дифференцировка меристемы обычно начинается с корня. Сначала образуется ров-

ный наружный слегка столбчатый слой клеток — дерматоген (образователь кожицы), из которого со временем возникает эпидермис (у корня эпиблема); затем — элементы периблемы, несколько вытянутые перпендикулярно к клеткам дерматогена, наконец, кирпичикообразные клетки плеромы, дающие впоследствии начало осевому цилиндру корня. Позже из меристемы верхней части зародыша таким же путем образуются ткани отдельных частей почечки.

При прорастании зародыша зерновки из набухшего корневого влагалища развивается первый корешок, вслед за которым у большинства злаков по бокам появляется ряд других корней, называемых придаточными, или побочными корнями. Первый корешок и придаточные корни, которые вскоре достигают длины и толщины первого, образуют все вместе пучок первичных корней. Количество первичных корней у отдельных видов злаков весьма различно: у ячменя 5—8, у ржи 4, у овса обычно 3, у проса 1. Эти корни, хотя и достигают значительных размеров, постепенно отмирают, а функции их переходят к придаточным корням, вырастающим в значительном количестве из нижнего стеблевого узла. Придаточные корни ничем существенным не отличаются от первичных, но являются уже постоянными. Значительно реже первичные корни злаков остаются до конца жизни растения и играют более или менее существенную роль в питании.

Корни злаков, как и всех сосудистых растений, всегда эндогенного происхождения, имеют верхушечный рост и акропетальное ветвление (т. е. такое, при котором первоначальная точка роста и продольная ось сохраняются, а боковые ответвления чем моложе, тем ближе к верхушке); на своем кончике они несут особое образование — так называемый корневой чехлик (*calyptra*), по форме напоминающий палец перчатки, который покрывает точку роста корня и тем самым предохраняет нарастающие молодые нежные клеточки от повреждения при вращении корня в глубь почвы.

Анатомическое строение корня злаков несколько меняется в зависимости от местообитания, но в основных чертах оно остается одним и тем же для всех видов. Сформированный корень состоит из двух частей: первичной коры и центрального, или осевого цилиндра.

Кора (*cortex*) состоит из расположенных концентрическими слоями паренхимных клеточек, в которых можно различить эпидермальный слой, наружную кору, или корковую паренхиму, и внутреннюю кору или эндодерму.

Эпидермальный слой, или эпидермис, корня состоит из клеток с тонкими, неутолщенными стенками.

Наружная кора состоит из многогранных клеток, расположенных концентрическими (но не радиальными) рядами, размеры их обычно несколько увеличиваются снаружи внутрь.

Все клеточки настолько плотно прилегают друг к другу, что между ними нет межклеточных промежутков. Внешний слой наружной коры (экзодерма) состоит из клеток, в радиальном направлении более длинных, чем в тангентальном. Эти клетки по мере отмирания эпидермиса пробковеют, образуют пробковый слой, который является хорошей защитой для внутренних тканей корня при засухах.

За пробковым слоем внутри корня идет ряд концентрических слоев клеток, составляющих собственно корневую паренхиму. Количество этих слоев у различных видов злаков весьма различно — от 1 до 10. Все слои корковой паренхимы, или только наружные, состоят из утолщенных склеренхимных клеток и образуют твердый пояс. Он особенно хорошо развит у опорных корней, а также у корней гидрофильных злаков, у которых внутренняя кора прорезана многочисленными воздушными ходами.

Внутренняя кора, или эндодерма, состоит из довольно широкого пояса паренхимных, округлых или четырехугольных в разрезе клеток, расположенных более или менее правильными поясами и радиальными рядами. Клетки эти соприкасаются между собой только выпуклыми стенками, поэтому в углах образуются межклеточные ходы. У молодых корней клетки эндодермы имеют тонкую, гладкую оболочку с небольшими темными полосками на каждой радиальной (боковой) стенке. Со временем стенки клеток эндодермы утолщаются, пробковеют и даже деревенеют, в них появляется слоистость. У злаков этот процесс распространяется только на внутреннюю и боковые стенки, в то время как передняя остается не утолщенной.

Центральный, или осевой цилиндр у злаков образован клетками основной паренхимы, в которой радиально расположенные полоски сосудов (ксилема) чередуются с ситовидными пучками (флоемой). В основной паренхиме центрального цилиндра можно различить перицикл, или перикамбий, соединительные клетки и сердцевину. Значение перицикла в образовании тканей корня у семейства злаков ограничивается тем, что в нем образуются зачатки боковых корней.

Сосудистые пучки (ксилема) развиваются несколько позже, чем ситовидные пучки, они расположены сходящимися к центру группами в 2—3 (реже более) сосуда, причем наружные из них нередко заходят в перицикл. Диаметр сосудов всегда увеличивается от периферии к центру корня. По строению сосуды ксилемы бывают сетчатые, лестничные или точечные.

Ситовидные пучки (флоема) состоят из группы в 2—6, реже до 10, трубочек, расположенных между сосудистыми пучками и отделенных от них обычно 2—3 рядами соединительных клеток. Обычно ситовидные трубки расположены таким

образом, что более крупная трубка полукругом охвачена более мелкими.

Корень растет своим кончиком, так называемым конусом нарастания, представляющим собой меристему. По направлению к основанию корня образовательная ткань конуса нарастания постепенно превращается, путем дифференцировки клеток, в ткани коры и центрального цилиндра, по направлению же к вершине меристема дает начало корневому чехлику. Ближе к конусу нарастания клетки его, как более молодые, меньших размеров. У периферии они крупнее. При продвижении корня в почву наружные слои клеток, слабо соединенные между собой, постепенно шелушатся и заменяются изнутри новыми клеточками.

Боковые корни у злаков закладываются всегда только в определенных местах перицикла — над ситовидными пучками. Поэтому все боковые корни, соответственно расположению ситовидных пучков внутри центрального цилиндра, появляются на поверхности материнского корня более или менее правильными рядами.

Чувствительность корня к направлению роста Габерландт и некоторые другие ученые приписывают присутствию в клетках центральной части корневого чехлика подвижных крахмальных зерен, которые, повинаясь силе тяжести, всегда выстилают нижнюю часть клетки, чем вызывает более усиленный рост по направлению отвеса. Таким образом, клетки эти и содержащиеся в них подвижные крахмальные зерна играют роль органа, дающего возможность растению ориентироваться в пространстве. По аналогии с подобными органами у животных Габерландт назвал их статолитами.

Как было уже указано, у злаков главный корень или первичные корни отмирают и заменяются придаточными, вырастающими из узла кушения. Однако у различных видов злаков они образуются далеко не одинаково быстро: у овса через 2—6 дней, у проса — через 4—7, у озимой ржи — через 10—14, у ячменя — через 20 дней. Поэтому при одновременном посеве укоренение наступает быстрее у овса (через 12 дней), затем у озимой ржи и проса (19—20 дней) и сильно затягивается у ячменя (27 дней). Число придаточных корней на одно растение быстрее увеличивается у озимой ржи, проса и овса и медленнее — у ячменя. Начало образования придаточных корней у озимой ржи и ячменя совпадает с началом кушения, у овса появление придаточных корней происходит примерно за 11 дней до кушения.

Вслед за прорастанием корня вскоре начинается рост почечки зародыша, прикрытой влагалищным листом. У поверхностно заделанных в землю зерновок колеоптиль, вытягиваясь, скоро достигает верхних слоев почвы. Здесь образуется так называемый узел кушения, из которого развиваются

придаточные корни. Выйдя на поверхность почвы, колеоптиль под напором растущего в нем стеблевого побега разрывается продольной трещиной, выпускает наружу первый хлорофиллоносный лист молодого растения, сам же засыхает и отмирает.

Если зерновка заделана в почву более глубоко и колеоптиль не в состоянии достаточно вытянуться, чтобы достичь поверхности, то у большинства злаков вытягивается верхняя часть надсемядольного колена, или мезокотиль, и почечка, покрытая колеоптилем, выносится к поверхности до необходимой высоты; у тех же злаков, у которых мезокотиль не вытягивается, например у ячменя, ржи и некоторых других, вытягивается первое междоузлие над колеоптилем. Таким образом, между находящейся в земле прорастающей зерновкой и основанием первого зеленого листа нередко можно видеть одно, а иногда и два междоузлия.

Узел кушения представляет собой не что иное, как ряд сближенных, иногда почти налегающих друг на друга узлов нижней части стебля с очень короткими междоузлиями, остающимися сближенными в течение всей жизни растения. Образуется узел кушения чаще на глубине 1—2 см или у самой поверхности почвы, как это имеет место у ржи. Из каждого узла вырастает несколько придаточных корней, в каждом узле образуется или может образоваться по листу, в пазухе которого имеется по почке, могущей развиваться в стебель. Такое расположение — узел, лист и в пазухе листа почка — можно заметить уже в зародыше зерновки, где помимо главной почти всегда заметны и боковые почки.

Развитие боковых пазушных почек в побеге злаков приводит к обычному для всех растений ветвлению главного побега; особенностью злаков является лишь то, что у большинства из них сильно развиваются только самые нижние, находящиеся в узле кушения почки, в то время как в пазухах стеблевых листьев почки развиваются значительно реже и менее обильно.

Образование побегов от узла кушения или основания главного стебля (у злаков) называется кушением, развитие побегов из узлов, находящихся над поверхностью почвы — ветвлением. Образовавшиеся в узле кушения боковые побеги могут в свою очередь образовать в нижних узлах придаточные корни и побеги, которые также иногда ветвятся.

Снаружи стебель покрыт эпидермисом с кутикулой. Он состоит из клеток, вытянутых в длину и нередко содержащих кремнезем. Довольно часто клетки эпидермиса выделяют воск в виде налета из мелких зернышек, палочек, игл или коротких призматических телец.

Внутри стебля проходит сосудисто-волокнистый пучок. В нем можно отличить: 1) механическую ткань, состоящую из толстостенных волокон, окружающих со всех сторон пучок;

2) два больших пористых сосуда и между ними книзу еще два меньших — кольчатый и спиральный; 3) воздушную полость ниже сосудов; 4) ситовидные трубки и 5) сопровождающие их мелкие клетки — спутники.

В междуузлиях одни сосуды идут в поверхностных слоях параллельно наружной стенке и, спустившись до узла, непосредственно переходят в таковые же сосуды нижележащего междуузлия; другие (преимущественно у заполненных сердцевиной стеблей) плоской дугой проникают в более глубокие слои стебля и, пройдя несколько междуузлий, снова отгибаются к периферии, где присоединяются к поверхностным сосудам. В узлах сосудистые пучки более или менее сильно переплетаются, причем к ним нередко присоединяются многочисленные поперечные сосуды пазушных почек или побегов, которые вместе с паренхимой составляют перегородку узла, или диафрагму. Верхняя поверхность диафрагмы всегда покрыта тонкостенными паренхимными клетками, нижняя состоит из толстостенных склеренхимных клеток, придающих всей перегородке значительную упругость.

Над диафрагмой, немного выше влагалищного узла, находится растущая часть междуузлия, которая состоит из небольшой прослойки меристемы. С прекращением роста междуузлия эта часть также твердеет, но одревенение ее идет очень медленно. Часто со временем она превращается в стеблевое сочленение, или стеблевой узел, который вместе с влагалищным узлом или самостоятельно приподнимает стебли злаков при их полегании. При полном развитии стеблевого узла в этом месте получается небольшое вздутие, покрытое эпителием без устьиц. Следует отметить, что и здесь, в клетках стеблевого узла, принимающих активное участие в поднимании стебля после полегания, всегда находятся статолиты — подвижные крахмальные зернышки, которые регулируют односторонний рост клеток стебля и способствуют его выпрямлению.

Листья злаков представляют собой боковые органы стебля, на узлах которого они образуются. Обычно они состоят из двух главных частей: листового влагалища и листовой пластинки. У основания листа нередко образуются небольшие боковые выросты — ушки, а влагалище над листовой пластинкой несколько разрастается в виде так называемого язычка.

Анатомическое строение влагалища листа характеризуется тем, что склеренхимные пучки располагаются только с наружной стороны сосудов, в то время как с внутренней стороны они зачастую отсутствуют; кроме того, между каждыми двумя сосудами обычно проходит по большому воздушному каналу. Эпидермис внутренней стороны влагалища совершенно гладкий и блестящий, что необходимо для беспрепятственного передвижения через влагалище растущих листьев; напротив,

эпидермис наружной стороны влагалища твердый, состоит из клеток с утолщенными стенками и нередко покрыт длинными или короткими волосками, над эпидермисом часто находится субэпидермальная склеренхимная прокладка. Наиболее крепки влагалища средней части стебля, прикорневые же всегда слабее и никогда так плотно не обхватывают стебель. В противоположность влагалищному узлу само влагалище энергично ассимилирует световую энергию и углекислоту и испаряет воду, так как оно обычно обильно снабжено хлорофиллоносной тканью и устьицами. Кроме того, через него проводятся в стебель и корни выработанные в листовой пластинке продукты ассимиляции, а в лист передается вода из стебля и корня. Поэтому сосудистые пучки влагалищ листьев почти всегда развиты и в них, чаще чем в сосудах листьев, особенно у гигрофитов, встречаются анатомозы.

Ушки, расположенные в основании листа, благодаря своей эластичности замыкают верхний край влагалища, прижимая его к стеблю, чем предотвращают проникновение внутрь влагалища дождевой воды, различных посторонних веществ (пыли, мусора), а также насекомых. Следует заметить, что у верхних стеблевых листьев, влагалища которых под влиянием ветра могут быть оторваны от стебля легче, чем нижние, ушки всегда лучше развиты.

Язычок в типичной своей форме представляет небольшую пленочку, помещающуюся в пазухе листа на месте перехода влагалища в пластинку. Иногда он состоит только из ряда волосков, реже вовсе отсутствует. Пленчатый язычок встречается у большинства наших злаков. В жизни растения он несомненно играет некоторую роль, предохраняя нежные, молодые части растущего междоузлия от избытка влажности и проникновения спор грибков и бактерий.

Листовая пластинка у большинства злаков имеет длинную, линейную или лентовидную форму. Жилкование листа образуется сосудистыми пучками, тянущимися вдоль всей пластинки и опускающимися во влагалище, причем всегда можно отличить главную, срединную жилку и более мелкие боковые. Главная жилка обыкновенно состоит из нескольких, соединенных вместе сосудистых пучков, в нижней части пластинки она всегда сильнее развита, чем в верхней. Особенно мощно развита средняя жилка у крупнолистных видов просовых, отличающихся длинными и тяжелыми листовыми пластинками.

У значительного большинства злаков жилкование листовой пластинки линейное, без поперечных соединений.

Эпидермис листа состоит из простых эпидермических клеток, из трихоматических образований, или волосков, и устьиц.

В отличие от устьиц двудольных, замыкающие клетки которых бобовидной или полулунной формы, у злаков стенки

замыкающих клеток прямые параллельные друг другу. В средней части стенки эти сильно утолщены, а у концов тоньше. При повышении тургорного давления тонкостенные концы пузыревидно вздуваются и толстые стенки средней части раздвигаются, образуя устьичную щель. Располагаются устьица обычно правильными рядами между каждыми двумя продольными клетками над хлорофиллоносной (реже бесцветной) паренхимой, отсутствуя в полосах замыкающих клеток, а также в эпидермисе над склеренхимой и сосудистыми пучками. Особенно крупные устьица отмечены у овса.

Между эпидермисом верхней и нижней поверхностей листа расположен мезофилл. В нем можно всегда отличить: паренхиму хлорофиллоносную (ассимилирующую) и бесцветную, сосудистые пучки и склеренхимные пучки. Паренхима не занимает все свободное пространство между поверхностями листа, не занятое сосудистыми пучками и механической тканью. Сосудистые пучки состоят из крупных пучков, перемежающихся с более мелкими. В крупных пучках можно отличить два крупных пористых или сетчатых сосуда и некоторое количество более мелких сосудов и трахенд. Над ними, т. е. со стороны поверхности листовой пластинки, помещается один или несколько кольцевых сосудов, к которым нередко примыкает воздушная полость. Склеренхимные пучки состоят из вытянутых, тонких, по концам заостренных толстостенных клеток, образующих тяжи или пластинки. Склеренхима встречается в большем или меньшем количестве во всех листьях.

Особенности строения гречихи

Гречиха возделывается в основном для получения разных сортов крупы, которая отличается высокой питательностью. В семени гречихи содержится в среднем 59—62% безазотистых экстрактивных веществ, 11—12% белка и 2,5—2,7% масла. Иногда семена гречихи используются для получения муки, применяемой как ингредиент при изготовлении шоколада, для печения блинов и пр. Убирается гречиха в виде плодов, которые очищаются от склерифицированных околоплодников и лужки, составляющей 20% веса семени. Гречиха принадлежит к неплохим медоносам.

Род *Fagopyrum* был выделен как самостоятельный из обширного рода *Polygonum*, от которого он отличается гегеростилией, удвоением задней и левой тычинок внешнего круга, так что получаются 5 тычинок внешнего и 3 тычинки внутреннего кругов. Всего известно 3 вида.

Гречиха культурная, *Fagopyrum sagittatum* Fili (*Fagopyrum esculentum* Moench) — однолетнее растение 20—70 см высоты; стебель ребристый, красноватый; листья сердцевидно-

треугольные; цветки в кистях на длинных пазушных цветоносах щитковидно собраны на верхушке. Тычинок 8, пестик с 3 столбиками. Гетеростилия. Плод — трехгранный орешек. Цветение ремонтантное, оплодотворение легитимное (между особями, имеющими разную форму пестиков), а также иллегитимное, которое в некоторых случаях дает одинаковый урожай с легитимным. Встречаются самофертильные расы гречихи. Возделывается преимущественно на севере правобережной Украины, в центральных областях европейской части СССР и отчасти за Волгой. В диком состоянии не известна. В. В. Сахаровым получена ценная тетраплоидная форма гречихи.

Корень гречихи стержневой, проникает в почву на глубину до 1 м, основная масса корневых ответвлений залегает на глубине до 40 см, в верхнем (0—5 см) пахотном слое они развиваются слабо, в силу его пересыхания. Корни гречихи вначале растут быстро, затем рост их постепенно замедляется и значительно отстает от развития надземной массы. По данным Т. Т. Демиденко (1954), корни проникают в почву к началу фазы цветения на глубину 14,9 см, во время плодообразования — до 26,3 и к созреванию — до 29,4 см.

По исследованиям П. А. Сирыка (1959), на 18-й день после всходов у корней гречихи начинается побурение, к началу цветения бурую окраску приобретает 50% корней, а к полному цветению — 75%; к началу созревания 100% корней имеют темно-бурый цвет. Такую окраску корней автор связывает с их ранним старением, что, по его мнению, и является причиной низкого урожая зерна гречихи.

На развитие корней большое влияние оказывают глубина заделки семян, механический состав и плодородие почвы, удобрения, степень развития надземной массы и т. д. Мелкая заделка семян дает ослабленную корневую систему. По П. М. Демиденко (1960), вес корней в слое почвы 20 см при глубине заделки семян 4—5 см составляет — 0,780 г, при 6—7 см — 0,870 г и при глубине 8—10 см — 0,895 г. В почвах легких и достаточно плодородных корни лучше развиваются, чем в тяжелых и малоплодородных. Большая листовая поверхность растений, рыхлость почвы и высокая интенсивность фотосинтеза способствуют развитию корневой системы гречихи. При окулировании растения образуют придаточные надземные корни. Считается, что придаточные корни делают растения более устойчивыми к полеганию и увеличивают поступление питательных веществ и воды из почвы. На бедных почвах корневая система уменьшается в абсолютных величинах, но возрастает в относительных.

Корни гречихи выделяют муравьиную, уксусную, лимонную и щавелевую кислоты, что способствует усвоению ими труднорастворимых веществ.

Гречи́ха имеет 3 формы листьев. При прорастании семени появляются семядольные округло-почковидные листья с дуго-нервным жилкованием и большим числом устьиц на верхней стороне листа. Затем развиваются черешковые сердцевидно-треугольные листья, которые к верхушке стебля и ветвей переходят в сидячие стреловидные. В месте прикрепления листа к стеблю имеется перепончатый раструб, образовавшийся от срастания прилистников. Листья всех форм голые, но с мелкими сосочками по жилкам, которые лучше заметны с нижней стороны пластинки листьев верхнего яруса.

Позднеспелые формы гречи́хи в сравнении со скороспелыми имеют больше листьев, они крупнее размером, овальные, часто морщинистые, более эластичные, с лучше заметным жилкованием.

Величина листьев 10—11 см, на влажных и плодородных почвах размер их больше, чем на сухих и бедных. При широкорядном посеве облиственность растений выше, чем при сплошном.

Стебель у гречи́хи полый, прямой, голый, ребристый, коленчатый, состоящий из различного количества междоузлий. Узлы опушены, что, видимо, служит для предохранения нектара цветов от использования лезящими насекомыми. Число междоузлий у различных сортов колеблется от 6 до 20 — чем выше растение, тем больше междоузлий. Скороспелые сорта низкорослые и имеют меньшее число узлов на стебле, чем позднеспелые, более высокорослые.

Стебель гречи́хи может быть подразделен на 3 части: нижнюю, или подсемядольное колено; среднюю, или зону ветвления, и верхнюю часть, или зону плодоношения. Каждая из них отличается по строению, развитию и выполняемым в жизни растения функциям. Так, подсемядольное колено дает стеблевые корни и легко увеличивает количество их при затенении, увлажнении и хорошем доступе воздуха, но в то же время с трудом образует плодоносные побеги. Средняя часть стебля хорошо образует ветви. Сила ветвления зависит от густоты стояния растений и обеспеченности их питательными веществами. От этой части стебля отходят ветви первого порядка, они дают ветви второго порядка, а последние при редком посеве гречи́хи на плодородном участке образуют ветви третьего и более высоких порядков. В загущенном посеве ветвление отсутствует и цветоносы находятся только на верхушке стебля. Черенки, взятые со средней части стебля и высаженные во влажный песок, сравнительно легко образуют новые корни и дают растения средних сроков созревания. Верхняя часть стебля несет генеративные органы и при размножении черенкованием с трудом образует вегетативные органы. Растения, полученные из черенков с этой части стебля, отличаются скороспелостью.

Окраска стебля обычно зеленая с красным оттенком, который усиливается у растений редкого стояния или у крайних растений густого стояния, а также у сортов, сформировавшихся в условиях континентального климата.

Цветки гречихи расположены на длинных пазушных цветоносах, обоюполюе, собраны в кистевидные, на верхушке стебля в щитковидные соцветия, белые, бледно-розовые или красные, издающие особый (медовый) приятный запах. Околоцветник венчиковидный, пятираздельный. Тычинок 8, они расположены в 2 круга. В центре цветка находится трехстолбчатый пестик с 3 рыльцами, имеющий верхнюю трехгранную одногнездную завязь. На дне цветка, чередуясь с тычинками, располагаются в 2 круга 8 нектарников. Гречиха имеет диморфные, гетеростильные цветки, т. е. у одних растений цветки с короткими пестиками и длинными тычинками, а у других, наоборот, пестик по длине примерно в 2 раза превышает каждую тычинку. Первые цветки и растения называются короткопестичными, вторые — длиннопестичными. На каждом растении имеются цветки в основном одного из этих типов. На некоторых растениях можно встретить в небольшом количестве цветки с одинаковой длиной тычинок и пестика (гомостилия) и цветки только с тычинками (диклиния).

Окраска цветков гречихи зависит от природы сорта, условий возделывания и времени наблюдения. Сорта из горных районов и растения, рост которых до раскрытия бутонов протекает при пониженной температуре, имеют более интенсивную окраску цветков, чем сорта, сформировавшиеся в условиях теплого, влажного климата и выращиваемые в районах с сухой и жаркой погодой.

Плод имеет твердую плодовую оболочку (околоплодник), не сросшуюся с семенем. В ботанической литературе его называют орешком, а в народе — зерном, или семенем. Форма плода трехгранная. При анализе большой партии можно встретить в небольшом количестве плоды и с 2, 4, 5, 6, 7, 8, 10 и 12 гранями. Грани и ребра плодов гладкие. Ребра чаще острые на всем протяжении от верхушки до основания плода. У одних сортов ребра плода разрастаются и образуют крылья (крылатые плоды), у других сортов они очень слабо развиты (бескрылые плоды). Сорта с крылатыми плодами возделываются чаще в северных районах, а с бескрылыми — в южных. Это положение объясняется тем, что на более влажных, менее плодородных бесструктурных почвах крылатые плоды лучше, чем бескрылые, обеспечивают приток питательных веществ к формирующемуся зародышу и быстрее и в большем количестве всходят (дают более высокую полевую всхожесть).

По форме зёрна гречихи подразделяются на округлые, удлиненные и ромбические. К первым относятся зерна с длиной, равной ширине, выпуклыми гранями и малозаметными реб-

рами, ко вторым — зерна с длиной, заметно превышающей ширину, к третьим — зерна, имеющие ромбическую форму и хорошо развитые ребра. Кроме того, различаются зерна хорошо, средне и плохо выполненные. Первые называются в некоторых районах «ядренным зерном», а последние — щуплым зерном, или «рудяком».

Плоды гречихи бывают черного, коричневого или серого (серебристого) цвета. Только спелые плоды приобретают свойственную им окраску, а незрелые, щуплые имеют рыжеватый оттенок. Цвет плода обуславливается отложением красящих веществ в эпидермисе и расположенных под ним клетках. Черные плоды встречаются чаще в странах Восточной Азии, серые — в юго-западных районах СССР и в южных странах Западной Европы. Основной же цвет плодов гречихи в нашей стране — коричневый. Окраска плодов бывает однотонная или с рисунком в виде точек, штрихов и реже — расплывчатых пятен.

Величина плодов гречихи колеблется в широких пределах. В зависимости от сорта 1000 зерен весят от 16 до 30 г, в среднем 20—22 г.

РОСТ И РАЗВИТИЕ ХЛЕБНЫХ ЗЛАКОВ И ГРЕЧИХИ¹

Жизненный цикл злаков можно рассматривать начинающимся с прорастания семени и заканчивающимся формированием зерновок. Длительность этого цикла у разных растений одной трибы или даже вида существенно различается. В одном случае он заканчивается в течение одного вегетационного периода, т. е. растения относятся к яровым или однолетним формам. В другом случае цикл, начавшийся в текущем году, может быть завершён лишь в будущем, что характерно для озимых или двулетних форм растений. Существуют также растения, которые могут развиваться и как озимые и как яровые. Такие растения образуют особую группу так называемых двуручек. Развитие двуручек происходит в пределах очень широкого разнообразия внешних условий. Они представляют ценный материал для изучения механизма приспособления процессов развития к условиям среды и значения этих условий для формирования растений различных биологических типов. Такое разнообразие форм по продолжительности периода вегетации объясняется тем, что злаки, особенно рожь, ячмень, овес, имеют широкий ареал с большой амплитудой изменения условий освещения и температуры, что не могло не сказаться на ходе их развития и роста и наследственном закреплении особенностей этих процессов и механизма реакции растений на сочетание условий внешней среды.

Продолжительное время (почти вся первая четверть текущего столетия) изучение процессов роста и развития хлебных злаков сводилось к исследованию природы яровости и озимости и в связи с этим к проблеме регулирования длины вегетационного периода этой и других групп растений (Gassner, 1918; Муринов, 1913; Максимов и Пояркова 1924, 1925;

¹ Общие закономерности физиологии роста и развития растений рассмотрены во 2-м томе настоящего издания, к которому мы и отсылаем читателей. Здесь будут рассмотрены лишь данные по физиологии роста и развития ржи, ячменя, овса, проса и гречихи.

Максимов и Кроткина 1929, 1930; Максимов 1929, 1933; Любименко, 1933, и др.). Важным вкладом в решение проблемы регулирования длины вегетационного периода было открытие явлений фотопериодизма Гарнером и Аллардом (Garner, Allard, 1920).

Итоги работ этого периода подведены в теории стадийного развития Т. Д. Лысенко. Теория стадийного развития растений послужила толчком для широких исследований проблемы роста и развития растений в целом и хлебных злаков, в частности. Одним из важных направлений этих исследований является обоснование неразрывной связи между стадийными изменениями в растении и генезисом различных органов, специфичных для данного вида, в частности, генеративных органов. Возникло целое направление физиологического морфогенеза, начало которому положено исследованиями Gregory et al. (1937, и др.), А. А. Сапегина (1938—1941), Ф. М. Куперман (1940—1968) и др.

Прежде чем переходить к изложению современных данных о некоторых закономерностях роста и развития хлебных злаков в зависимости от термического и светового факторов, а также от других условий среды, рассмотрим кратко имеющиеся сведения о начальных этапах жизни семени этих растений.

У злаков, как и у многих других растений, при оплодотворении женских цветков пыльцой происходит слияние мужских и женских гамет, которое у ржи, ячменя и овса происходит в течение 30—45 мин. После слияния гамет начинается развитие зерновки, идущее параллельно за счет развития эндосперма и образования зародыша из зиготы. Первое деление первичного ядра эндосперма у ячменя происходит через 6 час после слияния гамет, а первое деление зиготы через 15 час. В момент первого деления зиготы эндосперм уже содержит 8 ядер (Магешвари, 1954).

Детальное исследование формирования зерновки и зародыша ячменя после оплодотворения провела А. И. Косова (1965). Она установила, что формирование зерновки и зародыша сопровождается существенными изменениями нуклеинового обмена, морфогенетическими преобразованиями, которые заканчиваются к 20-му дню после оплодотворения полной дифференциацией зародыша и достижением свойственных ему размеров.

Данные Косовой в основном подтверждаются исследованиями Г. У. Ильясова (1967). Кроме того, Ильясов установил интересные факты, характеризующие интенсивность минерального обмена, в частности элементов Са, Mg и В, в семени. Эти элементы накапливаются в большом количестве в алейроновом слое, клеточных оболочках и в других частях формирующейся зерновки.

Колос ржи цветет 5—6 дней. Раскрывание цветков ржи длится 2—3 мин. Тычиночные нити в раскрытых цветках растут со скоростью около 2 мм в минуту. Когда тычиночные нити достигают свойственного им размера, пыльники опрокидываются и повисают на нитях; после этого начинается процесс опыления, длящийся 2—4 мин (иногда до 10 мин). После опыления цветковые чешуи закрываются. Цветение цветка ржи продолжается 15—30 мин (Банникова, 1964) и происходит порционно — взрывами в течение дня с перерывами между отдельными вспышками от 0,5—2 час. Обычно оно протекает в первой половине дня.

Уже через пять дней после опыления формирующиеся зерновки ржи и ячменя могут прорасти и давать вполне жизнеспособные, хотя и несколько ослабленные растения. Заслуживает внимания тот факт, что у овса всхожесть зерна на ранней фазе созревания выше, чем на более поздней или при полной спелости (на ранней фазе созревания прорастает 60% семян овса, на более поздней — 45% и при полной спелости только 24%). Возможно, что это связано с прохождением периода покоя, длительность которого у семян в связи с различными условиями их формирования в колосе может быть неодинаковой. Существенно различается длительность периода покоя у зерна разных злаков. Так, для озимой ржи Вятка период покоя продолжается 1—1,5 месяца, у озимой пшеницы Московская 2411 он равен 3—4 месяцам, для ячменя Винертоже 3—4 месяца, а для овса сорта Московский А315—10—12 месяцев (Гребинский, 1961).

Посевные качества зерна ячменя и овса, а также ржи сохраняются довольно продолжительное время (в среднем около 10 лет), хотя всхожесть их при хранении в производственных условиях к концу указанного срока может существенно снижаться. Семена проса быстро теряют всхожесть, что подтверждается данными наблюдений в разных районах. Голозерные формы семян овса, ячменя, проса скорее теряют всхожесть, чем пленчатые. Довольно быстро теряют всхожесть и семена гречихи. При неблагоприятных условиях хранения семян в производстве существенная потеря всхожести может наблюдаться уже в течение первого года. Для эффективного хранения полноценных семян большое значение имеет сочетание оптимальных условий влажности и температуры. Общая закономерность сочетания этих факторов сводится к тому, что чем выше влажность семян, тем ниже должна быть температура их хранения. Это характерно и для условий хранения семян других растений.

При неблагоприятных условиях зерна овса, ячменя, ржи и др. погибают уже на протяжении первого года жизни. Для перехода к активным процессам роста и развития они должны получить необходимый минимум тепла и влаги. Семена

ржи, ячменя и овса прорастают при температуре 1—2°С и дают всходы при 4—5°. Гречиха прорастает при 3—4°, а всходы ее появляются при 5—6°. При температуре около 0° рост ржи идет медленно, а при быстром замораживании он останавливается. Развитие растений может проходить в отсутствие роста и не зависит от митотической активности тканей перед охлаждением (Гриф, 1958). Однако, по данным Welensick (1961), для осуществления яровизации необходимы митозы и удвоение ДНК.

Семенам разных видов для прорастания необходимо неодинаковое количество воды. Так, рожь должна иметь 57—65% влаги при расчете на воздушно-сухой вес. Соответствующие цифры составляют для овса 60—76%, ячменя 48—57% и проса 25—38%. Потребление воды, необходимой для прорастания, зависит от температуры.

По данным В. В. Кунгурцевой (1966), всхожесть семян ячменя возрастает от фазы молочной спелости до полной, а при хранении зерна достигает максимума в декабре. Вывести семена из состояния покоя можно воздействием низкой положительной температуры, а также замачиванием их в 0,01%-ном растворе гибберелловой кислоты в течение трех суток при температуре 20°С.

А. И. Косова (1965) провела детальное изучение прорастающих зерновок ячменя. Она установила, что митотические деления в первые 3—4 дня после намачивания зерновок наблюдаются редко. Начиная с 5-го дня они встречаются чаще, а после 10-го дня снова редко. В ядрах клеток конуса нарастания преобладают РНК и деполимеризованная ДНК. При дальнейшем развитии ДНК представлена полимерной формой. В местах заложения новых органов на конусе нарастания появляется группа клеток с повышенным содержанием нуклеиновых кислот. Максимум содержания нуклеиновых кислот в конусе нарастания наблюдается к моменту цветения.

Интересны наблюдения Митрович и др. (Mitrovich, Kuchner, 1967), изучавших условия прорастания ярового ячменя. Семена лучше всего прорастали в темноте при намачивании их дистиллированной водой. На свету скорость прорастания семян и скорость роста корня снижались.

М. Ф. Трифонова (1967) обрабатывала семена ячменя постоянным электрическим током плотностью от $15 \cdot 10^{-9}$ до $2 \cdot 10^{-3}$ А/см². Оптимальными оказались плотность тока $3 \cdot 10^{-7}$ — $8 \cdot 10^{-8}$ А/см² и экспозиция от 5 до 30 мин. Обработанные постоянным током семена быстрее набухают и больше поглощают воды, в них активируются дыхание и процессы метаболизма, что способствует появлению быстрых и дружных всходов. Рост проростков из таких семян ускоряется, интенсивнее происходит поглощение ими нитратов из питательной среды. Растения из обработанных семян отличаются быстрым

ростом и лучшим развитием ассимиляционной поверхности и как следствие большей продуктивностью.

Некоторые общие закономерности роста злаковых изучались М. И. Рыбаковой (1961). Было установлено, что темпы роста растений в высоту взаимосвязаны с темпом их развития, т. е. со скоростью перехода к отдельным этапам органогенеза соцветия. Самый интенсивный прирост овса в высоту совпадал с V этапом органогенеза по схеме Ф. М. Куперман (1951 и др.). Обнаружена также корреляция между прохождением этапов органогенеза и образованием очередных метамерных органов, в данном случае листьев. Оказалось, что начало роста зачаточных листьев до выхода из влагалища листа предыдущего яруса предшествует или совпадает с переходом растений к новому этапу органогенеза. Чем моложе лист, тем сильнее влияют факторы внешней среды на темпы его прироста и время максимального роста. Замедление темпов развития увеличивает период роста листьев, хотя такая закономерность наблюдается не всегда.

Отдельные физиологические особенности и различия озимых и яровых злаков были изучены С. С. Андреенко и Л. А. Ждановой (1957), С. М. Соколовой (1956) и другими исследователями.

Некоторые признаки злаков довольно стабильны. Так, у ячменя мало изменяется число междоузлий стебля при разных сроках сева у разных сортов (Кононова, 1968). Вместе с тем наблюдаются тератологические изменения ячменя в связи с замедленным развитием и усиленным ростом растений. У гибридных растений ячменя при обильном питании в комплексе с другими факторами может наблюдаться многоплодие и многоцветковость, ветвистость, образование зерен с 2—3 зародышами (Кононова, 1961, и др.).

Зависимость процессов развития хлебных злаков и гречихи от сочетания температурного и светового режимов

Важнейшими факторами, определяющими прохождение жизненного цикла растений, являются температура и световой режим. Рожь, ячмень и овес относятся к растениям холодостойким и длиннодневным, а просо к теплолюбивым и короткодневным. Гречиха — растение яровое, центр происхождения ее район Гималаев. По одним данным, она относится к растениям короткого дня (Клешнин, 1954; Соловьев, 1961), по другим — к нейтральным (Чайлахян, 1956). По-видимому, имеются растения гречихи нейтральные по своей фотопериодической реакции и короткодневные. На особенностях развития этого важного для сельскохозяйственного производства растения мы остановимся ниже.

Как уже упоминалось, рожь, ячмень и овес представлены в культуре озимыми и яровыми формами и двуручками. Развитие и рост каждой из этих форм зависят от сочетания температурных и световых условий, характерных для данного района или для целей научного эксперимента. Согласно основному представлению теории стадийного развития, в комплексе факторов, необходимых для первой стадии онтогенеза растений (стадии яровизации), ведущим является температура. Однако развитие научных исследований в этой области, накопленный в ходе их большой экспериментальный материал убедительно показывают, что развитие растений — процесс гораздо более сложный, чем предполагалось, и зависимость его от внешних и внутренних факторов также значительно сложнее.

При определенных световых условиях озимые и ранние яровые формы растений могут развиваться, расти и давать высокие урожаи без воздействия пониженной температуры на стадии яровизации. Иными словами, для озимых ржи, ячменя, овса, а также для форм двуручек этих же растений яровизация, как стадия развития, протекающая при воздействии низкой температуры, не является обязательной. В условиях непрерывного интенсивного освещения озимые растения способны развиваться и плодоносить при относительно высокой температуре в период прохождения стадии яровизации. (Федоров, 1968). У двуручек на длинном дне стадия яровизации проходит без понижения температуры. Так, ячмень-двуручка (сорт Круглик 21) в условиях непрерывного освещения переходит к дифференциации конуса нарастания на 5-й день после появления полных всходов, на естественном летнем дне — на 7-й, а на укороченном 12-часовом дне — на 26-й день. Продолжительность стадии яровизации для этого ячменя 35 дней. А. К. Федоров приходит к выводу, что темп развития растений яровых, озимых и двуручек определяется их приспособительной реакцией на световые условия, характерные для начального периода жизни. В связи с этим озимые растения в условиях освещения, характерных для осени, задерживаются в развитии, что способствует усилению их зимостойкости. Под влиянием низкой температуры у этих растений меняется реакция на свет, что и определяет их дальнейший ход развития в весенне-летний период после перезимовки. Таким образом, влияние пониженной температуры на развитие растений зависит от реакции их на свет: чем сильнее развитие растений задерживается в данных световых условиях в начальный период жизни, тем сильнее их реакция на пониженную температуру.

Н. Жосан, Ю. Варбат, И. Пуя (1961) исследовали, в каких условиях проявляется озимый тип развития ячменей-двуручек и как влияют на озимость этих растений отдельные факторы

и их комбинации. Вариабильность условий достигалась путем посева растений в разные сроки — весной, летом и осенью. Использованы сорта Ченод 396 (двуручка) и Клуж 123 (яровой). Оказалось, что различия между ячменем-двуручкой и яровой формой зависят от длины дня: сорт Ченод 396 на коротком дне развивается гораздо медленнее, чем Клуж 123. Зависимость развития этих сортов от температуры выражена меньше. Ченод 396 под влиянием осенних коротких дней задерживается в росте и развитии, что способствует его закаливанию к неблагоприятным температурным условиям зимы. Вместе с тем при длительном влиянии низкой температуры двуручки развиваются быстро и на коротком дне. На основании своих исследований авторы делают вывод, что степень чувствительности к короткому дню может быть использована как физиологический показатель для селекции более морозоустойчивых растений.

Различные сочетания температуры и фотопериода могут служить причиной высокой вариабильности ячменей по тем или иным признакам (Даньшин, 1961). Так, при посеве ячменной различной репродукции были получены растения с разнообразной формой колоса, с остями различной окраски, т. е. с признаками, не свойственными данному сорту. Это объясняется тем, что на севере низкие температуры в период стадии яровизации и в период развития зародыша на материнском растении ($4-8^{\circ}$) создают благоприятные условия для изменения многих признаков, часто ценных для селекции.

Аналогичное отношение ячменя-двуручки (сорт *Pallidum* 1241) к сочетанию температуры и фотопериода наблюдал П. Л. Вылчанов (1968). В условиях низкой температуры и коротких дней осени развитие этого ячменя задерживается на III этапе (по Ф. М. Куперман), он хорошо кустится и в таком состоянии уходит в зиму. При весеннем посеве задержки в развитии не наблюдается и растения быстро выколашиваются. Это свидетельствует о том, что фактором, лимитирующим развитие ячменя данного сорта, является длина фотопериода. Подтверждением правильности такого вывода является также то, что при досвечивании этих растений в течение 35 дней осенью зачаточный колос начинает формироваться, а в условиях Москвы при 17-часовом фотопериоде ячмень созревает на 60-й день после всходов без всякого воздействия низкой температуры.

М. М. Кислюк и И. И. Крапивина (1961) добивались удлинения стадии яровизации ячменя и овса, действуя на них отрицательной температурой. В дальнейшем исследовалось, как такое воздействие отрицательной температурой отразится на световой стадии, протекающей при нормальных условиях. Установлено, что более продолжительная стадия яровизации, возникшая в связи с воздействием отрицательной тем-

пературой, сочетается с более продолжительной световой стадией как у ячменя, так и у овса. Авторы считают, что существует тесная взаимосвязь между процессами, характерными для разных стадий. Воздействие низкой температурой на проростки хлебных злаков вызывает изменение их в направлении формирования более длинной стадии ярковизации, вплоть до получения полностью озимых форм. Одновременное удлинение световой стадии обуславливает замедление ритма органогенеза, усиление сегментации конуса нарастания и увеличение числа колосков в колосе. Таким образом, воздействие отрицательной температурой на проростки нужно рассматривать как путь к овладению процессом формирования колоса у хлебных злаков.

Значительный интерес в связи с рассматриваемой проблемой имеют исследования К.-Ш. Матон и Э. Фустек-Матон (1961). Они установили, что у ячменя можно индуцировать значительные тератологические изменения, если растения в период спектростадии помещаются в условия короткого дня в полдневные часы, когда свет обеднен длинноволновой радиацией. При полноценном естественном фотопериоде с преобладанием длинноволновой радиации изменений в колосе не наблюдается, а исключение освещения в утренне-вечерние часы ведет к задержке развития и появлению тератологических изменений.

Определенное сочетание температурного и светового режимов необходимо и для нормального развития растений ржи. Если эти сочетания нарушаются, существенно изменяется ход развития озимой ржи. Так, Т. Т. Биглов показал, что различный температурный и световой режимы в период от появления всходов до ухода растений ржи в зиму, создаваемые разными сроками сева, обусловили существенные различия органогенеза. Например, значительно изменились размеры конусов нарастания (табл. 162), после перезимовки сильно задерживалось развитие растений (табл. 163).

Варьируя условия жизни растений ржи сорта Вятка путем полувизации, различными сроками посева и другими спо-

Таблица 162

Размер конусов нарастания растений озимой ржи сорта Казанская в зависимости от сроков посева (в условных единицах) (по Биглову, 1961)

Сроки измерений	Сроки посева			
	10/VIII	20/VIII	30/VIII	10/IX
До начала таяния снега	885	792	645	465
После схода снега	1370	1173	877	590

собами, можно индуцировать разделение растений одного сорта на четыре морфобиотипа, отличающихся друг от друга по форме колоса, габитусу куста и т. д. Свойства этих морфобиотипов наследуются и наблюдается расщепление растений по каждому из указанных признаков (Дворянкин, Морозова, 1963). Соотношение между морфобиотипами в урожае может значительно изменяться в зависимости от конкретного сочетания факторов внешней среды, в частности от температуры и светового режима.

Таблица 163

Темп развития растений озимой ржи сорта Казанская различных сроков посева в зависимости от длины фотопериода после перезимовки (по Биглову, 1961)

Срок посева	Продолжительность дня			
	естественный день		9-часовой день	
	начало дифференциации конуса нарастания	начало колошения	начало колошения	отставание в колошении, дни
10/VIII	28/IV	25/V	8/VI	14
30/VIII	28/IV	28/V	11/VI	14
20/IX	2/V	7/VI	21/VI	14

Просо, как указывалось уже выше, относится к теплолюбивым, короткодневным злакам, достаточно жароустойчивым и полностью лишенным свойства зимостойкости. При температуре около 1° оно погибает. Оптимальной температурой для роста и развития проса можно считать 25—30°С (Долгушин, 1932). В связи с широким ареалом культуры проса (имеются формы дальневосточные, сибирские, средневропейские, южные) среди возделываемых сортов имеются не только короткодневные формы, но и такие, которые развиваются нормально в условиях длинного дня (Разумов, 1954). Морфогенез цветка проса и зависимость его от условий внешней среды изучены Т. А. Эмих (1951).

Обстоятельные исследования процессов развития проса (в опыте были использованы 55 сортов и разновидностей различного географического происхождения) были проведены З. П. Ростовцевой (1963). В качестве критерия реакции ряда форм растений проса на условия жизни были использованы данные по продолжительности стадий, а также по изменению соотношений между процессами роста и дифференциации органов. Установлено сходство реакции всех растений по длительности яровизации при оптимальной температуре (25—30°). При отклонении от этой температуры в прохождении стадии яровизации наблюдались существенные различия — одни сорта проходили ее нормально в довольно широком диапазоне температур, в то время как у других при незначи-

тельном понижении температуры стадия яровизации существенно растягивалась во времени.

Различная реакция опытных растений проса разных сортов и разновидностей имела место и в условиях варьирующего светового режима. Так, на длинном дне в районе Москвы некоторые сорта (Омское 9) созревали в середине июля — первой половине августа, в то время как другие (Прохладенское улучшенное) достигали начала восковой спелости лишь к концу октября, а у некоторых сортов развитие ограничивалось только началом дифференциации генеративной ткани (V—VI этапы). Таким образом, световая стадия разных сортов длилась от 4 до 36 дней. В условиях короткого дня все формы проса, взятые в опыт, мало различались по длительности световой стадии — она протекала в течение 2—7 дней. Прохождение стадий развития у проса существенно изменялось при определенных сочетаниях температуры и света, особенно у сортов различного географического происхождения. Северные разновидности меньше реагировали на изменение длины дня и были очень чувствительны к интенсивности освещения, южные же быстро отзываются на смену длины дня и относительно мало чувствительны к интенсивности освещения, меняя ритм своего развития только при значительном ее снижении.

На основании экспериментов вполне оправданным является заключение автора о том, что формы проса посевного разного географического происхождения изменяют свои свойства в новых условиях среды на базе уже скоординированного типа обмена веществ, в связи с чем приспособление этих форм к новым параметрам факторов среды происходит за счет расширения границ приспособленности к данному фактору.

Развитие хлебных злаков при разных условиях освещения (фотопериод, качество и интенсивность света)

Наряду с изучением взаимодействия температуры и светового режима проведены более углубленные исследования влияния света на рост и развитие злаковых растений. Это касается фотопериодических реакций различных злаков и тесно связанных с ними реакций на качество и интенсивность света. Для большей четкости и логичности изложения рассмотрим этот вопрос отдельно, памятуя, что в реальной обстановке каждый отдельный фактор находится в теснейшей взаимосвязи со всеми остальными факторами жизни растений.

Некоторый итог работ в этой области подвел и С. С. Шаин и др. (1963) в большой монографии «Свет и развитие растений». В этом труде приведен значительный фактический материал как оригинальный, так и имеющийся в научной литературе, о влиянии качества и количества света на развитие

ржи, овса, проса, ячменя, гречихи и других культур, имеющих важное значение для сельскохозяйственного производства.

Общий принципиально важный вывод заключается в том, что реакция злаковых растений на свет гораздо сложнее, чем это представлялось раньше. Возникла необходимость дополнить представления о фотопериодической реакции растений данными о том, какое влияние на ход развития оказывают лучи разных участков солнечного спектра, интенсивность освещения и т. д. Оказалось, что фотопериодическая реакция самым непосредственным образом связана с качеством солнечного света, с преобладанием в световом потоке длинноволновой или коротковолновой радиации. Так, озимая рожь, развивающаяся весной в условиях длинного дня, по-разному реагирует на сокращение светового периода суток. Если светлый период суток сокращается до 12 час путем исключения света в утренние и вечерние часы, развитие ржи заметно тормозится; в то время как при 12-часовом дне, включающем утреннее или вечернее освещение, рожь развивается нормально. Автор объясняет это тем, что в первом случае растения ржи лишаются значительной части длинноволновой радиации, которая особенно богата представлена в световом потоке в утренние или вечерние часы (табл. 164).

Таблица 164

Длительность (в днях) фаз вегетации растений озимой ржи (сорт Вятка Кировской репродукции) при различных режимах освещения (по Шанну и др., 1963)

Период вегетации	Освещение		
	нормальное (контроль)	12-часовое	
		полдневные часы	утренне-вечер- ние часы
Отрастание (после перезимовки)— выход в трубку	27	45	28
Выход в трубку—колошение	22	26	25
Колошение—цветение	8	10	10
Цветение—созревание	46	55	46
Общая продолжительность вегета- ции	103	136	109

Аналогичные данные получены и для ряда других сортов, бывших в эксперименте. Из приведенных данных следует, что утренне-вечерний свет оказался благоприятным для перехода растений длинного дня к трубкованию, но колошение и цветение несколько затормаживались, в то время как полдневное 12-часовое освещение задерживало прохождение всех фаз, а общая продолжительность вегетации удлинялась больше чем на месяц.

Интенсивность освещения растений, зависящая в значительной степени от угла падения солнечных лучей на Землю, также очень сильно влияет на длительность вегетации. При низком стоянии солнца очень сильно задерживается выход ржи в трубку, а весь период вегетации удлинится настолько, что семена не созревают. Эта закономерность характерна для всех исследованных сортов ржи. К сказанному необходимо добавить, что как качество света, так и его интенсивность (одна из важных качественных характеристик) оказывают существенное влияние на морфологические особенности растений ржи — количество узлов, высоту растений, длину колоса и т. д. Для формирования этих свойств необходим достаточно интенсивный свет; лучшим световым режимом для всех сортов является естественный день, затем утренне-вечернее освещение (12 час). При низком стоянии солнца над горизонтом, а следовательно низкой интенсивности света, и при полдневном световом режиме (12 час) все указанные морфологические особенности выражены гораздо хуже¹.

В связи с тем что световой режим в жизни растений зависит от многих факторов, представляются вполне оправданными попытки регулировать его с помощью таких агротехнических приемов, как густота посева, направление рядков относительно стран света и т. д. В этой связи заслуживают внимания предложения С. И. Радченко (1961, 1965) о широкорядном ленточном посеве ржи с окучиванием растений в течение вегетационного периода. При таком размещении растений улучшается их световой режим, растения формируются более мощные, они более зимоустойчивы и засухоустойчивы, а также значительно устойчивее к полеганию. К сожалению, автором не приводится экономическая характеристика предлагаемого способа посева и обработки ржи, что крайне существенно для решения вопроса о применении данного приема на практике.

Не меньший интерес представляют и наблюдения над ячменем. С. С. Шаин и др. (1963) изучали развитие двуручек, к которым относятся многие сорта ячменя. Одним из методических приемов, примененных в этих опытах, была имитация освещения, характерного для разных широт (56 и 45° с. ш.). Оказалось, что скорость прохождения отдельных фаз развития ячменя существенно изменяется при разных световых режимах, свойственных указанным широтам (табл. 165).

Приведенные данные — свидетельство глубокого влияния светового режима на скорость развития ячменя, причем оно специфично для каждого периода развития и зависит от усло-

¹ Следует заметить, что при сравнении дневного освещения с утренним + вечерним имеется методическая погрешность: между утренними и вечерними часами дается период темноты, тогда как дневное освещение непрерывно.

Продолжительность периодов развития озимого ячменя (в днях)
при имитации освещения высоты солнцестояния на широтах 56 и 45° с. ш.
как при посеве 1 сентября (1960, посев 1 мая)
(по Шанну и др., 1963)

Сорт	Период вегетации	Освещение		
		нормальное (контроль)	имитированное	
			на 45° с. ш.	на 56° с. ш.
Паллидум 16	всходы—трубкование	21	36	36
	трубкование—колошение	17	17	32
	колошение—созревание	36	38	38
	посев—созревание	85	102	117
Круглик 21	всходы—трубкование	25	34	39
	трубкование—колошение	16	21	31
	колошение—созревание	37	40	36
	посев—созревание	88	105	116
Виндикат	всходы—трубкование	71	40	65
	трубкование—колошение	25	49	19

вий, в которых формировался сорт. Очевидно, что летнее освещение (контроль) более благоприятно для развития, чем имитированное осеннее, а освещение в более низких широтах (45° с. ш.) ускоряет развитие по сравнению с освещением, характерным для более высоких широт (56° с. ш.). Впрочем это иногда не подтверждается для отдельных периодов, что можно видеть на примере сорта Виндикат в период трубкование—колошение.

Приведенные данные являются обоснованием более поздних (в октябре и позднее) посевов растений-двуручек в районе их постоянного возделывания. При более позднем посеве осенью растения уходят в зиму еще до выхода в трубку, что является гарантией их зимостойкости и нормального роста и развития в последующем вегетационном периоде.

Ряд исследований по изучению процесса развития у ячменной проведен Ф. М. Куперман (1950, 1950а, 1950б, 1951, 1952, 1955). Установлено, что развитие всех исследованных сортов ячменя и формирование репродуктивных органов прежде всего зависят от условий жизни растений и светового режима. Так, двурядный ячмень сорта Винер при позднем летнем посеве нередко образует многорядные колоски. Это особенно заметно при августовских и сентябрьских сроках посева. Автор считает, что вполне возможно создать условия, при которых многорядные формы ячменя легко изменять в онтогенезе в двурядные. Заслуживает серьезного внимания наблюдение Ф. М. Куперман о тесной взаимосвязи температуры и светового режима в процессе развития растений, о чем было сказано выше.

Темпы прохождения этапов органогенеза ячменя при разных световых режимах изучала М. Н. Мордвинова (1963). Она установила благоприятное влияние красного света на скорость развития ячменя и торможение этого процесса в условиях освещения синим светом. При прерывании фотопериода различной длины промежутками темноты (от 30 мин до 2 час) развитие растений заметно замедлялось, особенно тогда, когда фотопериод делился темным промежутком пополам. В том случае, когда 17-часовой фотопериод разделялся на отрезки 11 и 4 час двумя часами темноты, замедление развития было небольшим.

Заслуживают внимания наблюдения, согласно которым при выращивании ячменя в несвойственных ему условиях меняется не только количество рядов колосков в колосе, но и ряд морфологических признаков (длина и окраска остей, структура колоса, длина колосковых чешуй и т. д.) (Куперман, 1951, 1952; Кононова, 1968).

Овес, как уже указывалось, типичное растение длинного дня с продолжительностью вегетационного периода от 90 до 120 дней. При круглосуточном освещении выметывание метелок наступает с разной скоростью у разных сортов (от 28 до 75 дней). На укороченном (14-часовом) дне образуют метелки не только южные сорта, но и сорта из северных районов (Шанин и др., 1963). Овес развивается быстрее в условиях утренне-вечернего освещения, т. е. в условиях невысокой интенсивности светового потока и обедненности его коротковолновыми лучами. По-видимому, с этим связано то, что в северных районах страны овес сеют весной, как можно раньше, еще в условиях низкого солнцестояния, благоприятного для ускоренного развития овса.

Успешное развитие растений овса на первых этапах жизни проходит при низкой интенсивности солнечного света и относительно малом количестве коротковолновых лучей, что имеет место в условиях низкого солнцестояния, а также в утренние и вечерние часы. Для последующих этапов развития овса необходимы более высокая интенсивность света и большее количество коротковолновых лучей.

Полдневное освещение, начиная с II и III этапов органогенеза, задерживает выметывание метелки, цветение и созревание зерна, но способствует увеличению размеров метелки, длины и ширины листовой пластинки, количества колосков в метелке. Если растения овса переводились на полдневное освещение на VII этапе, они развивались как в контрольном варианте. Такое почти нормальное развитие наблюдалось и при переводе растений овса на VII этапе с нормального на утренне-вечернее освещение.

Большой интерес представляют наблюдения за процессами формирования метелки овса (Куперман, 1950). В отличие

от пшеницы, ржи и ячменя, у которых формирование колоса происходит начиная с нижних колосков, у овса этот процесс начинается с верхних колосков метелки, причем он значительно растянут во времени. В каждом колоске, как правило, формируются два цветка, но нередки случаи, когда формируются 3—4, а иногда и 7—9 цветков. Конечно, не все колоски в цветке могут развиваться дальше, часть из них остается недоразвитой и при выходе метелки из влагалища листа быстро засыхает.

Световой режим может оказывать большее или меньшее влияние на развитие овса в зависимости от того, как сложились условия жизни растения. Бретшнейдер-Герман (Bretschneider-Herrmann, 1967) сравнивал действие различных световых режимов на овес сорта Лоховский Петкусский белый на фоне различных доз азотных удобрений. Согласно его данным, более продуктивные растения получены при высоких дозах азота, длине дня 15—17,5 час и максимальной освещенности 29 000 лк. При удлинении светлого периода до 19,5 час на том же фоне азотного питания достаточной была интенсивность освещения 18 500 лк, чтобы получить растения такой же продуктивности. Еще раньше большую зависимость развития и продуктивности растений овса, ячменя, проса, гречихи и др. при различных световых режимах и на разных фонах азотного питания установил И. А. Тагмазян (1955). Им было показано, что развитие растений, культивируемых при различных световых режимах (длина дня, интенсивность света и др.), в большой мере зависит от условий азотного питания. О влиянии температуры и светового режима на развитие овса дают представление также данные З. Д. Баранниковой (1961).

Просо — растение короткого дня, и это определяет специфику развития его при различных условиях светового режима. Вместе с тем просо относится к растениям, чувствительным к высокой интенсивности света. Потребность в свете высокой интенсивности особенно заметна после завершения световой стадии развития — в это время у проса она гораздо выше, чем у других светолюбивых культурных злаков. Солнечный свет при низком солнцестоянии и близкий к нему по качеству свет утренних, вечерних и сумеречных часов являются существенным тормозом стадийного развития проса (табл. 166).

Из данных таблицы следует, что развитие проса сильно тормозится под влиянием света утренних и вечерних часов суток. Свет полдневных часов, особенно при устранении утренне-вечернего освещения путем затенения щитами, действует ускоряюще на развитие проса, особенно сортов южного происхождения. Из приведенных данных следует также, что для нормального развития проса на первых этапах необходим свет, характерный для высокого солнцестояния, т. е. свет высо-

Число дней от всходов до выметывания у проса при затенении щитами
и полным затемнении кабинами (посев 25/V)
(по Шанину и др., 1963)

Сорт	Освещение			
	нормальное (контроль)	12-часовое		
		полдневное	утренне- вечернее	± дней к полдневному
Затенение кабинами				
Казанское 430	42	20	62	+42
Из Марокко	77	35	нет	—
Затенение щитами				
Казанское 430	42	36	48	+12
Из Марокко	75	69	93	+24

кой интенсивности и более богатый коротковолновыми лучами, чем утренний и вечерний.

Отмеченное выше своеобразие развития растений проса находит подтверждение в других исследованиях. Так, Ф. М. Куперман и С. В. Шлейфер (1961) в условиях лаборатории изучали сорта проса южного происхождения (Прохладенское), средней полосы (Тойденское Воронежской селекции) и севера (Омское 9). В эксперименте варьировали фотопериоды и качество света путем использования люминесцентных ламп красного, синего и зеленого света. В результате наблюдений установлено, что развитие всех экотипов было самым быстрым при 8-часовом фотопериоде. Однако наиболее благоприятным как для развития, так и для роста был 12-часовой день. При 6-часовом фотопериоде растения проходят только I этап развития, а затем погибают.

Значительные различия между экотипами проса наблюдаются при 14-, 16-, 18-, 20-, и 24-часовом фотопериодах. Так, темпы развития проса Омского не снижаются и при 16-часовом освещении, что объясняется тем, что этот сорт формировался в высоких широтах с длинным днем и высоким содержанием красных лучей в потоке солнечной инсоляции. При синем свете скорость развития этого экотипа несколько выше и вегетационный период сокращается на 2—3 дня. Просо сорта Прохладенский обладает всеми характерными особенностями короткодневного растения. При фотопериоде, равном 16 час, и при освещении белым, красным и зеленым светом развитие этого сорта сильно замедляется — оно останавливается на III этапе. На синем свете развитие хоть и медленно, но доходит до VIII этапа, т. е. до выбрасывания метелки. При

дальнейшем увеличении фотопериодов различия в развитии растений проса разных экотипов еще больше усиливаются.

Отмеченные выше закономерности развития проса подтвердила А. Г. Просвиркина (1968). Согласно ее данным, темпы развития проса в условиях короткого дня определяются интенсивностью света и почти не зависят от его спектрального состава. При низкой интенсивности и на синем и на красном свете просо погибает, а при высокой интенсивности света растения проходят все этапы развития. В условиях длинного дня при красном свете независимо от его интенсивности процесс развития растений проса останавливается на II этапе. В этих же условиях, но при синем свете у проса образуются репродуктивные органы. Это отношение растений проса к световому режиму сказывается на продуктивности растений при различном расположении рядков к странам света. В том случае, когда рядки направлены с востока на запад, урожай зерна увеличился на 3—5 ц/га. Аналогичные данные по зависимости развития проса от условий светового режима получили в результате экспериментов Т. А. Эмих (1961), М. Струн и др. (1962). Заслуживает упоминания факт, отмеченный М. Струн и др., что растения короткого дня, в том числе и просо, на синем свете развиваются почти одинаково быстро при 10-, 15- и 24-часовом фотопериоде, что дает основание, по мнению авторов, утверждать, что на синем свете просо теряет характер растения короткого дня.

Характерные особенности развития проса, как растения короткого дня, позволяют использовать его в пожнивных посевах. К. И. Ярошенко (1963) на основании опытов, проведенных в Киргизии, пришла к заключению, что наилучшим сроком посева проса в качестве пожнивной культуры является примерно середина июля. Для самых поздних посевов лучше использовать сорта Веселоподолянское 367 и Саратовское 853. Урожай зерна в пожнивных посевах проса может достигать 30—46 ц/га, что уже достаточно убеждает в их экономической рациональности.

Выше упоминалось о том, что гречиха одними исследователями относится к растениям, нейтральным по своей реакции на фотопериод, а другими — к растениям короткого дня. По-видимому, и те и другие правы, а разница во взглядах объясняется тем, что исследовались различные сорта с разной реакцией на длину фотопериода. По данным Н. Р. Трусовой (Шаин и др., 1963), благоприятное действие на развитие гречихи местной Орловской оказывает полдненное 12-часовое освещение в то время, как утренне-вечернее тормозит развитие (табл. 167).

По этим данным гречиха ведет себя как типичное растение короткого дня. При 12-часовом полдненном освещении она начинает цвести на 10 дней раньше по сравнению с растения-

Влияние различных световых режимов на развитие гречихи местной Орловской
(по Шанну и др., 1963)

Освещение	Продолжительность периода, дни		
	от всходов до цветения	от цветения до созревания	от всходов до созревания
Нормальное (контроль)	29	50	79
12-часовое утренне-вечернее	35	50	85
12-часовое полдненное	25	28	53
При высоте солнца:			
более 15°	23	32	55
менее 38°	47	39	86

ми на таком же фотопериоде, но росшими в условиях утренне-вечернего света, и на 4 дня раньше чем растения, выращенные на естественном освещении (контроль). Особенно значительно ускорение созревания у растений на 12-часовом полдненном освещении: на 24 дня раньше по сравнению с контролем и на 32 дня раньше по сравнению с растениями утренне-вечернего светового режима.

Низкое солнцестояние тормозит развитие рассматриваемого сорта гречихи. Что касается хода процессов формообразования и развития органов, составляющих основу продуктивности растения, то и в этом случае освещение естественное или 12-часовое полдненное является наиболее благоприятным, особенно второе (табл. 168).

Таблица 168

Влияние освещения на развитие и продуктивность гречихи местной Орловской (посев 23 мая)
(по Шанну и др., 1963)

Показатели	Естественное освещение (контроль)	Освещение 12-часовое		При высоте солнца более 15°
		полдненное	утренне-вечернее	
Продолжительность периода всходы—созревание, дни	61	56	67	57
Высота растений, см	125	121	126	128
Урожай семян с 1 растения, г	7,21	8,67	5,36	11,18

Высокое солнцестояние конца июня — начала июля благоприятно влияет на растения гречихи и тем самым на формирование ее урожая.

Приведенные данные достаточно убедительны для того, чтобы понять рентабельность рекомендуемых приемов агро-

техники гречихи: сравнительно поздние сроки посева, широкорядные посевы с целью улучшить освещенность и т. д.

Гречихе свойственны те же закономерности органогенеза, которые наблюдаются и у других растений, в частности у хлебных злаков. Она проходит 12 этапов органогенеза (по Ф. М. Куперман). I и II этапы проходят еще до всходов. По мнению А. П. Шустовой (1961) и Г. М. Соловьева (1961), недостаточно, впрочем, аргументированному, стадия яровизации и световая стадия протекают у гречихи в ходе формирования зерна на растениях предшествующей генерации. Приведенные выше экспериментальные данные и некоторые данные, которые будут приведены ниже, не согласуются, как нам кажется, с этим утверждением.

Весь ход органогенеза гречихи проследили И. Я. Марьяхина, Т. П. Микулович и С. В. Балева (1961). Согласно их данным, на II этапе, протекающем еще со всходов, в конусе нарастания происходит заложение вегетативных органов (листьев, побегов ветвления). Формирование соцветий происходит на III и IV этапах и занимает длительное время, чем и объясняется значительная разнокачественность цветков одного соцветия. Органы цветка (лепестки, тычинки, пестик) формируются на V этапе. Они возникают неодновременно, но в определенной последовательности. Репродуктивные органы постепенно формируются на VI—VII—VIII этапах органогенеза. Цветение и оплодотворение происходят на IX этапе, формирование эндосперма и зародыша на X этапе, отложение питательных веществ в семени на XI и, наконец, превращение питательных веществ в запасные вещества семени — на XII этапе органогенеза.

О постепенном формировании конуса нарастания гречихи дает представление рис. 24. Как видно, световая стадия гречихи начинается с дифференциации точки роста и длится у разных сортов от 7 до 20 дней. К концу этой стадии растения достигают в высоту 10—20 см и имеют от 4 до 10 настоящих листьев.

На прохождении 3-й стадии (по Новикову) оказывает влияние качество света: обогащение его коротковолновой радиацией ускоряет прохождении 3-й стадии. Высокая интенсивность света необходима для прохождения 4-й стадии. Для нормального развития гречихи необходимы достаточно высокий уровень калийного питания, микроэлементы бор, молибден и на ранних этапах развития цинк.

Гречихе свойствен ряд особенностей в период формирования репродуктивных органов. Так, А. И. Соловьяненко (1968) сообщает, что гречиха может образовывать до нескольких сот и даже тысяч цветков, многие из которых рано отмирают. Подсчитано, что в случае образования плодов на всех цветках гречихи она могла бы дать урожай примерно 150—

200 ц/га. Даже в том случае, если бы семена образовались только у 50—60% цветков, и то урожай был бы очень высоким. Это говорит о возможности резко увеличить продуктивность ценнейшего в продовольственном отношении растения.

Цветение гречихи (сорт Богатырь) наступает через 25—32 дня после посева и длится около месяца. Вариабильность такого показателя, как количество цветков, зависит от

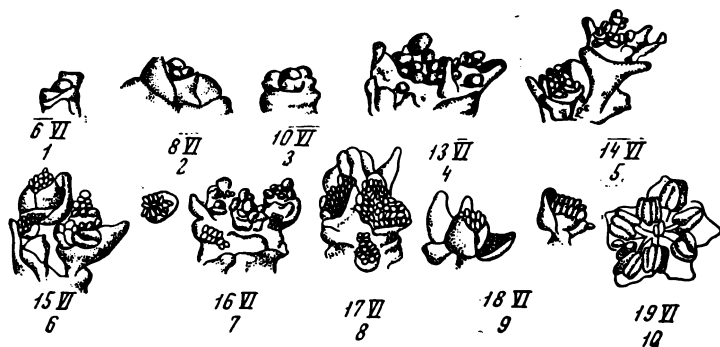


Рис. 24. Развитие конуса нарастания гречихи (по Шустовой, 1961):

1—10 — этапы органогенеза; 6/VI ... 19/VI — даты прохождения этапов органогенеза

условий выращивания и типа растений гречихи. При ранних сроках посева наибольшее количество растений цветет на 5—6-й день от начала цветения; при более поздних сроках максимальное количество раскрывшихся цветков гречихи наблюдается раньше и период цветения в связи с этим сокращается.

Серьезного внимания заслуживают наблюдения А. И. Соловьяненко (1961а, 1961б) о корреляции между формообразованием и ростом надземных органов и корневых систем. Эти наблюдения, проведенные на основе стадийного анализа и с учетом этапов органогенеза, вносят новые моменты в современные представления о культуре гречихи. Установлено, что интенсивный рост корней гречихи происходит до V этапа органогенеза, т. е. до момента интенсивного формирования генеративных органов. После того как заканчивается дифференциация генеративных тканей, имеет место новая вспышка роста надземных органов и корней, длящаяся до начала плодобразования. В период плодобразования прирост корней и надземных органов резко сокращается.

На рост надземных органов гречихи большое влияние оказывают влажность почвы и воздуха, температура, почвенное питание и, как указывалось выше, свет. На рост корневых си-

стем эти факторы оказывают также существенное влияние, хотя и не всегда обнаруживаемое.

При смене крайне неблагоприятных условий влажности на оптимальные значительно усиливаются ростовые реакции и надземных органов и корней — вплоть до образования новых цветоносных побегов, цветков и плодов.

Можно существенно изменять ритм развития гречихи, воздействуя на нее теми или иными факторами на определенных этапах органогенеза. Подкормка фосфором на X этапе, когда формируются плоды гречихи, оказывает большой положительный эффект на урожай и т. д. Подкормка же азотом на VII—VIII этапах удлиняет сроки цветения, а в связи с этим приводит к более позднему и недружному созреванию плодов.

На основании сказанного надо считать правильной рекомендацию применять различные агротехнические приемы культуры гречихи на основе биологического контроля за прохождением стадийного развития и процессами органогенеза. Это, в частности, необходимо при разработке мер по наиболее рациональному питанию гречихи.

Изменения обмена веществ и энергии в онтогенезе. Влияние физиологически активных соединений на рост и развитие хлебных злаков

Роль окислительно-восстановительных процессов в явлениях роста растений изучалась Н. С. Турковой (1953, 1967), в том числе и на хлебных злаках.

Общая закономерность изменений метаболизма в онтогенезе, характерная для однолетних монокарпических растений с верхушечным соцветием, к которым относятся хлебные злаки, выражается одновершинной кривой с максимумом восстановленности и содержания нуклеиновых кислот в период цветения или непосредственно перед ним (Туркова, 1965). До начала цветения общий уровень обмена повышается, а после цветения обычно наблюдается его снижение. Это относится главным образом к изменениям энергетического обмена. Нуклеиновый обмен изменяется в онтогенезе в различных органах по-разному. Так, у овса максимальное содержание нуклеиновых кислот в корнях обнаружено после кущения. Следовательно, максимум содержания нуклеиновых кислот в корнях достигается гораздо раньше, чем в надземных органах, в листьях он наблюдается непосредственно перед цветением, а в репродуктивных органах во время цветения.

Отмеченные общие закономерности изменений метаболизма и энергии подтверждаются также экспериментами с отдельными хлебными злаками. Так, З. П. Ростовцева (1967) провела цитофизиологическое исследование состояния верхушечной меристемы ячменя в связи с переходом его к репро-

дуктивному развитию. Изучались морфологические изменения, наблюдающиеся в различных клеточных структурах, особенности полисахаридной реакции и реакции на рибонуклеопротеид (РНП) в этих же структурах в связи с переходом ячменя от вегетативного к репродуктивному периоду, а также в суточном цикле. Установлено, что после образования листовых зачатков конус нарастания в короткий срок увеличивается, что свидетельствует о переходе растений ячменя к репродуктивному периоду. Происходит также вытягивание конуса нарастания. В верхушечной меристеме происходит смещение ИЭТ протоплазмы в более кислую область, увеличивается содержание РНК, изменяется функциональное состояние хондриома и других органоидов клетки. Наблюдается общее усиление реакции на РНП во всех органоидах клетки и смещение их ИЭТ в кислую область. Структура митохондрий изменялась в сторону полиморфизма, т. е. образования овальных и округлых элементов у нитчатых митохондрий. Во время митотической активности (с 9 до 20 час) количество пор в ядерной оболочке увеличивается, а форма митохондрий изменяется и они направляются к ядру. Таким образом, переход к репродуктивному развитию сопровождается изменением ряда клеточных функций, в частности в тех органоидах клетки, которые непосредственно связаны с энергетическим обменом.

Важным открытием последних лет является установление зависимости процессов развития растений от прорастания до цветения от регуляторного механизма, контролируемого фотохимически обратимой пигментной системой, по-разному действующей при низкой или высокой интенсивности света. Эта фотохимическая пигментная система (фитохром) чувствительна к яркому свету, тормозящему ростовые реакции растений. Краткую сводку экспериментальных данных по этой проблеме приводит А. Леопольд (1968). Интересные данные о возможной структуре фитохрома имеются у Ю. П. Мельничук (1968).

Возможно, что с изменениями фитохромной системы связаны различия в метаболизме овса, наблюдавшиеся при разных условиях светового режима (Фаттахова, 1968). При затенении растений овса в фазу кущения замедляется прохождение этапов развития, изменяется характер анатомо-морфологических структур листьев (они имеют более тонкую пластинку, меньшее число устьиц на единицу поверхности), происходит вытягивание междоузлий с одновременным уменьшением диаметра соломины. Слой механической ткани вокруг стебля при затенении тоньше, проводящие пучки и количественно и качественно развиваются хуже. В этих же условиях ослабевает отрицательная геотропическая реакция, что в сочетании с упомянутыми анатомическими изменениями сказыв-

вается на ориентировке стебля овса в пространстве, приводит к его полеганию. Затенение овса сказывается на накоплении сухого вещества в разных его органах, на росте корневых систем и соотношении надземные органы/корни в сторону его значительного увеличения (табл. 169).

В условиях затенения обнаружена задержка поступления фосфора в надземные органы овса в фазу кушения и стеблевания и небольшое увеличение этого элемента в корнях, что задерживает процессы развития растений. Вместе с тем недостаток света тормозит включение фосфора в органические соединения, что свидетельствует о снижении интенсивности фосфорного обмена. Нуклеиновый обмен у затененных растений овса существенно нарушается — общее содержание нуклеиновых кислот в расчете на орган снижается, заметно уменьшается количество ДНК. Вместе с тем возрастает относительное содержание РНК, особенно в листьях и верхних междоузлиях стеблей. У затененных растений овса повышается активность АТФазы, особенно в нижних междоузлиях и при появлении ростовых изгибов стебля.

Таблица 169

Влияние затенения на накопление сухого вещества (в г) в разных органах овса (сорт Орел)
(по Фаттаховой, 1968)

Варианты опыта	Главный стебель с листьями и метелкой	Боковые стебли с листьями и метелками	Корни	Общий вес	Отношение веса надземные органы/корни
Освещение . . .	15,83	28,80	5,90	50,03	7,5
Затенение . . .	9,17	19,74	2,86	31,77	10,1

Изложенные выше данные исследований Ф. З. Фаттаховой явились дальнейшим развитием представлений Н. С. Турковой (1959) о значении для ориентации стеблей характера обмена веществ — фосфорного обмена, окислительного-восстановительных условий, энергетических процессов. Эти же идеи нашли отражение в исследованиях Г. Р. Лиепини (1953), М. И. Лужновой (1954), Синь Мей Ин (1960), Н. С. Турковой, Н. В. Кудрявцевой и А. К. Ахмадеевой (1967) и др.

Лиепиня (1953) установила, что на ростовые процессы и на ориентировку стебля овса в пространстве оказывает влияние аэрация корневых систем, усиление которой обеспечивает вертикальный рост стеблей, в то время как недостаток кислорода или обработка корней сероводородом сильно ослабляют вертикальную направленность роста и индуцируют изгибы стеблей, их полегание. Определенная тенденция к нарушению вертикальной ориентации роста стебля овса наблюдалась также при обработке растений ауксином. Воздействие

окислителями, наоборот, приводило к значительному усилению вертикальной направленности роста побега овса, в то время как усиленное азотное питание вызывает полегание злаков, так же как и обработка ауксинами.

Биохимизм растений разных фотопериодических групп заметно различается. У проса (растения короткого дня) уровень восстановленности тканей листьев ниже, чем у длиннодневного овса. Эта закономерность, по-видимому, общая для многих короткодневных растений. Просо и овес по-разному реагируют на высокий уровень азотного питания. Для овса высокие дозы азотного питания благоприятны на протяжении всего вегетационного периода, в то время как у проса при обильном азотном питании в молодом возрасте рост и развитие тормозятся. Так, если у овса при высоком уровне азотного питания развитие не задерживалось на световой стадии, то у проса в этих же условиях на коротком дне выметывание метелки заметно задерживается, а озерненность их значительно снижается (Лужнова, 1954). Некоторое представление о изменении азотного обмена овса в онтогенезе дает рис. 25.

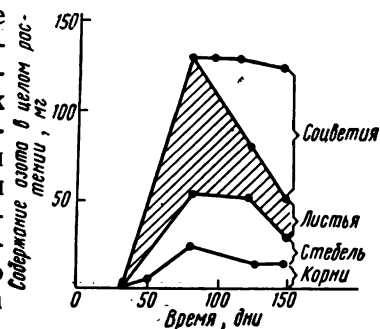


Рис. 25. Перераспределение азота в растении овса в процессе роста (на протяжении последних 50 дней вегетационного периода)

Хлебные злаки довольно широко использовались в качестве тест-объектов при изучении влияния на растения физиологически активных веществ — ауксинов, гиббереллинов, кининов, ретардантов и др. Исследовались: локализация физиологически активных веществ в растениях, влияние их на ростовые процессы и продуктивность растений, возможность использования в качестве агентов для продления или прерывания периода покоя семян и т. д. Не по всем указанным направлениям и не для всех культур имеются данные, что затрудняет их обобщение и формулирование общих закономерностей. Несмотря на это, многие материалы представляют несомненный интерес.

На примере озимой ржи получено некоторое представление о локализации ауксина в различных органах и на разных фазах ее роста и развития (Семененко, 1962). Содержание ИУК гистохимически определялось в листьях, узлах кушения, узлах стебля, междоузлиях, боковых пазушных почках, в главном конусе нарастания и в цветках. Наблюдения проводились от фазы кушения до конца вегетации. Установлено, что в фазу кушения ауксин обнаруживается в больших

количества в конусе нарастания (рис. 26), в окружающих его листочках и в двух-трех зачаточных междоузлиях, непосредственно прилегающих к конусу нарастания. Чем ниже междоузлие, тем меньше в нем ауксина. В узле кущения ауксин не обнаружен, что трудно объяснимо.

Распределение ауксина в листьях зависит от их возраста. В молодом листе ауксин обнаруживается по всей длине, его больше у основания и меньше у верхушки. После выхода лис-

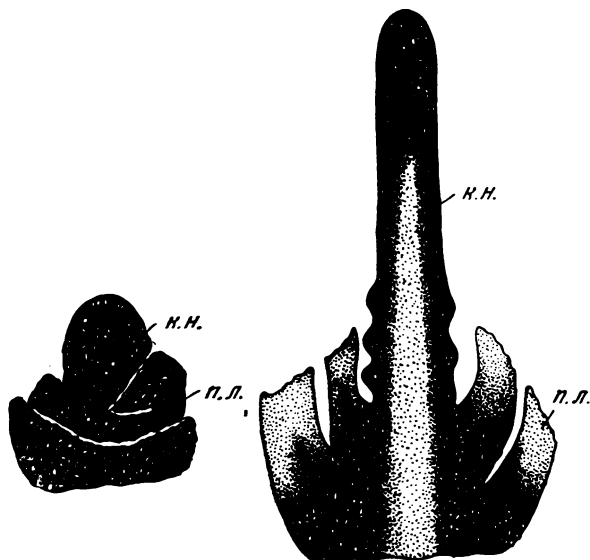


Рис. 26. Локализация ауксина в конусе нарастания:
к. н. — конус нарастания; п. л. — примордиальные листочки

та из трубки ауксин не обнаруживается в верхней его части, а только у основания листа, т. е. в зоне роста. Содержание ауксина в таких листьях значительно меньше, чем в зачаточных листьях.

В стеблях ауксин содержится в молодых тканях в зонах роста междоузлий (рис. 27). После завершения роста междоузлий ауксин в них не обнаруживается. К моменту выколашивания большое количество ауксина сосредоточено в пестиках и очень мало в тычинках и пыльниках (рис. 28). Можно предполагать, что у других хлебных злаков, сходных по своему анатомическому строению с рожью, локализация ауксина может быть аналогичной. В связи с этим высказанное автором предположение о том, что по концентрации ауксина можно делать заключение о возрасте растения, органа или ткани, получило бы широкое толкование и было бы одним из немногих обобщений в этой области.

При обработке семян озимой ржи (сорт Казанская) ауксином в концентрации 0,08 мг/л на растениях отмечена значительная изменчивость всех органов и хода органогенеза. Образовались многоцветковые и ветвистые формы колоса, совершенно нетипичные для данного сорта (Бактизин и Печаткин, 1968). Отмеченные изменения связаны с задержкой развития на первых этапах органогенеза верхушечной части первичного конуса нарастания под воздействием ауксина. У вто-

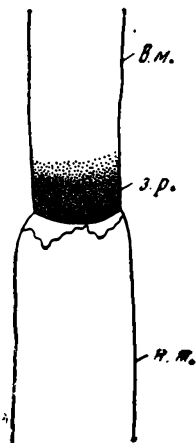


Рис. 27. Локализация ауксина в растущем междоузлии:

в. м. — верхнее междоузлие; з. р. — зона роста; н. м. — нижнее междоузлие

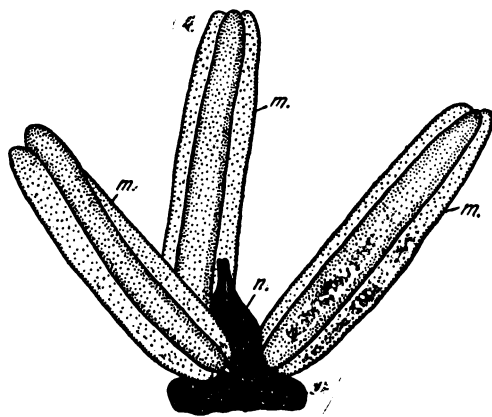


Рис. 28. Распределение ауксина в тычинках и пестике в фазе выколашивания:

п. — пестик; т. — тычинки

ричных конусов, наоборот, наблюдается ускорение процесса дифференциации и сегментации, что и обуславливает появление многоцветковых форм.

Гибберелловая кислота вызывает у ячменя ряд морфологических изменений, но ускорения развития не наблюдается (Бельденкова, 1961). Возможно, что исследователи недостаточно учитывают особенности гиббереллина и опытного объекта. Во всяком случае нельзя не согласиться с выводом о том, что, несмотря на широкие исследования, все еще нельзя обосновать возможность широкого использования гибберелловой кислоты в практике сельского хозяйства.

В настоящее время широко изучается действие на процессы роста и развития злаков таких веществ, как нуклеиновые кислоты, хлорамфеникол, различные ингибиторы ростовых процессов (Feigabend, Bünsow, 1967; Туркова и др., 1967). К сожалению, определенных выводов в этой области сделать еще невозможно.

В последние годы много внимания уделялось изучению влияния на рост и развитие растений импульсного концентрированного солнечного света (ИКСС). Теоретические основы такого влияния изложены А. А. Шаховым (1967). Облучение семян ячменя ИКСС, проведенное С. А. Станко, В. А. Зенченко (1967), сказалось на скорости роста проростков и ряде биохимических изменений в растениях. В проростках из облученных семян увеличилось содержание нуклеиновых кислот, особенно при использовании азота. Значительно повысилось их качество. Вполне возможно, что в этом случае вырабатывается новый важный метод воздействия на растения с целью повышения их продуктивности.

Глубокое влияние на процессы развития и продуктивность растений ячменя оказывает водный режим почвы и условия минерального питания на различных этапах онтогенеза (Сказкин с сотр., 1954, 1956). Установлено, что при внесении азота в виде подкормок на стадии яровизации или световой, даже в условиях недостаточного увлажнения, увеличивается число зерен в колосе, улучшается выполненность зерна. Кроме того, наблюдаются такие тератологические изменения, как многорядность колосьев у двурядных форм, многоцветковость и многоплодность. Авторы пришли к общему заключению, что в условиях недостаточного водоснабжения азот независимо от сроков его внесения оказывает положительное действие на рост, развитие и урожай ячменя. Однако лучшее развитие всех элементов колоса ячменя наблюдается в том случае, когда азот вносится под световую стадию, во время которой формируются органы цветка. На продуктивность ячменя благоприятно влияет также подкормка бором; при этом значительно улучшается формирование колоса, отдельных цветков, а также формирование и прорастание пыльцы и развитие семяпочек.

Избыточное увлажнение почвы, особенно в период световой стадии, приводит к подавлению роста вегетативных органов ячменя, в то время как репродуктивная система растений больше повреждается при недостаточном увлажнении (Федорова, 1963). В условии избыточного увлажнения существенно нарушаются процессы фотосинтеза, дыхания, транспирации, что приводит к торможению процессов роста надземных органов и корней, к уменьшению величины колоса. Наблюдается нарушение формирования пыльцы, а часто и ее полная гибель. Большие дозы азота усиливают отрицательное действие на растения ячменя избыточного переувлажнения.

А. З. Александрова (1965) исследовала более детально действие избыточного увлажнения на растения ячменя и полностью подтвердила приведенные выше данные. Кроме того, она установила, что отрицательное действие избыточного увлажнения больше сказывается на мужских генеративных ор-

ганах, что приводит, в частности, к снижению процента фертильной пыльцы и уменьшению ее количества в пыльнике. Женский гаметофит также отстает в своем развитии, размеры зародышевого мешка уменьшаются, что, возможно, служит причиной образования щуплого зерна.

Выше рассмотрены данные о процессах роста и развития хлебных злаков и гречихи. Несомненно, что обзор данных далеко не полный и выводы из него не могут быть исчерпывающими. Несомненно также, что в интересующей нас области масштабы и темпы исследований, их общая направленность и теоретическое обоснование все еще недостаточны, несмотря на то, что каждый из рассмотренных растительных организмов представляет большой интерес и в теоретическом и в практическом отношении. В связи с этим необходимо усиление исследований в данной области и возможно более быстрое применение их на практике.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова А. З. Автореф. канд. дисс. Л., 1965. Андреев С. С., Жданова Л. А. Вестн. МГУ, 1957, 2. Банникова В. А. Научн. докл. высшей школы, биол. науки, 1964, 2. Баранникова З. Д. Сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961, 1. Бахтизин Н. Р., Печаткин В. А. Реферат. докл. межвуз. конф. по морфологии растений. Изд-во МГУ, 1968. Бельденкова А. Ф. Сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961, 1. Биглов Т. Т. Сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961, 1. Вылчанов П. Л. Реф. докл. межвуз. конф. по морфологии растений. Изд-во МГУ, 1968. Гребинский С. О. Рост растений. Изд-во Львовск. ун-та, 1961. Гриф В. Г. Физиол. раст., 1958, 5, вып. 6. Даньшин Т. Е. Сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1951, 1. Дворянкин Ф. А., Морозова З. А. Сб. «Эксперимент. морфогенез». Изд-во МГУ, 1961. Долгушин Д. А. Биол. яровизации, 1932, 1. Жосан Н., Барбат Ю., Пуя И. Физиол. раст., 1961, 8, вып. 5. Кислюк М. М., Крапивина И. И. Сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961, 1. Клешнин А. Ф. Растение и свет. М., Изд-во АН СССР, 1954. Кононова О. А. Сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961, 1; Рефер. докл. межвуз. конф. по морфологии растений. Изд-во МГУ, 1968. Косова А. И. Автореф. канд. дисс. Одесса, 1965. Кунгурцева В. В. Сб. «Физиол. механизмы регуляции приспособл. и устойчив. у растений». Новосибирск, «Наука», 1966. Куперман Ф. М. Яровизация, 1940, 4; ДАН СССР, 1950, LXXII, 1; ДАН СССР, 1950 а., LXXV, 5; Вестн. МГУ, 1950 б, 5; ДАН СССР, 1951, LXXIX, 4; Биол. МОИП, отд. биол., 1952, LVII, 6; Естествознание в школе, 1955, 1. Куперман Ф. М., Шлейфер С. В. Сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961, 1. Леопольд А. Рост и развитие растений. М., «Мир», 1968. Лиепина Г. Р. Автореф. канд. дисс. М., 1953. Лужнова М. И. Автореф. канд. дисс. М., 1954. Любименко В. Н. Сов. бот. 1933, 6. Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных. М., ИЛ, 1954. Максимов Н. А. Тр. Всес. съезда по генет., селекции и семеноводству, 1929, III; Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1933, сер. III, 3(5). Максимов Н. А., Кроткина М. А. Тр. по прикл. бот., 1929—1930, 23. Максимов Н. А., Пояркова А. И. Тр. по прикл. бот., 1924—1925, 14. Марьяхина И. А., Микулович Т. П., Балева С. В. Сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961, 1. Матон Клод-Шарль, Фустек-Матон Элиана. Сб. «Морфогенез

растений». Изд-во МГУ, 1961, 1. Мельничук Ю. П. Сб. «Рост и устойчивость растений». Киев, «Наукова думка», 1968. Мордвинова М. Н. Реф. докл. Всес. межвуз. конф. по морфологии растений. Изд-во МГУ, 1968. Муринов А. Из результат. вегет. опытов и лаб. работ. М., 1913, IX. Просвиркина А. Г. Реф. докл. Всес. межвуз. конф. по морфологии растений. Изд-во МГУ, 1968. Радченко С. И. Сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961, 1; сб. «Общие закономер. роста и разв. растений». Вильнюс, 1965. Разумов В. И. Среда и особенности развития растений. М., Сельхозгиз, 1954. Ростовцева Э. П. Сб. «Эксперим. морфогенез». Изд-во МГУ, 1963; Физиол. раст., 1967, 14, вып. 3. Рыбакова М. И. Сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961, 1. Сапегин А. А. ДАН СССР, 1938, XVIII, 3; ДАН СССР, 1941, XXX, 8. Семененко Т. Н. Научн. докл. выш. школы, биол. науки, 1962, 2. Синь Мей Ин. Автореф. канд. дисс. М., 1960. Сказкин Ф. Д., Цветкова Н. Н. ДАН СССР, 1954, 97, 3. Сказкин Ф. Д., Рожкова В. Г. ДАН СССР, 1956, 108, 5. Соколова С. М. Автореф. канд. дисс. М., 1956. Соловьев Г. М. Сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961, 1. Соловьяненко А. И. Сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961, 1961а, 1; Реф. докл. Всес. межв. конф. по морфологии растений. Изд-во МГУ, 1968. Станко С. А., Зенченко В. А. Сб. «Светоимпульсное облучение растений». М., «Наука», 1967. Струн М., Шопфер П., Шодат Ф. Сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961, 1. Тагмазян И. А. Тр. ИФР им. Тимирязева АН СССР, 1955, IX. Трифонова М. Ф. Автореф. канд. дисс. Ростов-на-Дону, 1967. Туркова Н. С. Автореф. докт. дисс. М., 1953; Сб. «Рост растений». Изд-во Львовск. ун-та, 1959; сб. «Общие закономерности роста и развития с.-х. растений». Вильнюс, 1965; кн. «Физиол. с.-х. раст.» Изд-во МГУ, 1967, 2. Туркова Н. С., Кудрявцева Н. В., Ахмадеева А. К. Научн. докл. выш. школы, биол. науки, 1967, 2. Фаттахова Ф. З. Автореф. канд. дисс. Уфа, 1968. Федоров А. К. Сельскохоз. биол., 1968, 3, 2. Федорова Ю. Н. Автореф. канд. дисс. Л., 1963. Чайлахян М. Х. Фотопериодизм растений. М., Изд-во АН СССР, 1956. Шанн С. С. и др. Свет и развитие растений. М., Сельхозгиз, 1963. Шахов А. А. Сб. «Светоимпульсное облучение растений». М., «Наука», 1967. Шустова А. П. Сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961, 1. Эмих Т. А. Уч. зап. Башк. гос. пед. ин-та им. К. А. Тимирязева, Уфа, 1951, вып. 3; сб. «Морфогенез растений». Изд-во МГУ, 1961, 1. Ярошенко К. И. Сб. «Экспериментальный морфогенез». Изд-во МГУ, 1963. Bretschneider-Herrmann. *Angev. Bot.*, 1967, 41, 1—2. Garner W., Allard H. *Journ. Agr. Res.*, 1920, 18. Gassner Gustav. *Zeitschrift für Bot.*, 1918, 10. Feierabend J., Bünsow R. *Flora*, 1967, A157, 1. Mitrovich G., Kuchner C. C. *Canad. Journ. Bot.*, 1967, 45, 3. Wellensick S. J. *Nature*, 1962, 195, 4838.

ФОТОСИНТЕЗ

Эффективное использование основной функции зеленых растений — фотосинтеза очень важно для получения высоких урожаев зерновых культур. Ведущим и решающим условием для этого является создание рациональной по размерам и максимально работоспособной листовой поверхности, осуществляющей фотосинтез высокой интенсивности и продуктивности.

Особый интерес представляют устанавливаемые закономерности работы фотосинтетического аппарата сельскохозяйственных растений при разных уровнях минерального питания и водного режима.

Основная роль в фотосинтезе высших зеленых растений принадлежит органоидам клетки — хлоропластам, пластидным пигментам хлорофиллу и каротиноидам, функциональная деятельность которых в свою очередь зависит от внешних факторов.

Поэтому при изучении фотосинтеза большое внимание уделяется структуре хлоропластов, содержанию и новообразованию пигментов и функционированию зеленого листа как органа фотосинтеза, а также сопряженности процессов светового, углеродного и минерального питания и водообмена сельскохозяйственных растений.

ЯЧМЕНЬ

Для создания и функционирования высокопродуктивного фотосинтетического аппарата растений необходим ряд факторов, среди которых ведущая роль принадлежит свету и хлорофиллу.

Значение света и хлорофилла в строении и функции хлоропластов изучалось у зеленых и бесхлорофилльных мутантов ячменя (MacLachlan, Saul, 1963). У молодого бесхлорофилльного мутанта обнаружено высокое содержание свободных ами-

нокислот, особенно серина, и незначительное содержание свободных рибонуклеотидов. Видимо, мутация ингибирует включение серина в фосфатиды листа, являющиеся связующим элементом в липопротеидных мембранах, что препятствует развитию ламеллярных структур. Обнаружено, что и содержание хлорофилла *a*, *b* и каротиноидов у молодого бесхлорофилльного мутанта ячменя было низким, но возросло с возрастом почти до нормального уровня. Показано, что разрушение хлорофилла связано с разрушением ламеллярных структур хлоропластов.

Сравнительное изучение фотосинтетической активности (Fuludi-Daniel, Galmiche, 1963), выраженной в количестве фиксированной CO_2 на сырое вещество или на содержание хлорофилла у нормальных и мутантных растений ячменя, показало, что при наличии у мутантов тонких ламелл хлоропластов интенсивность фотосинтеза снижается на 25%, а при отсутствии ламеллярной структуры — на 50%.

Изучение пластид у зеленых и этиолированных проростков ячменя (Lichtenthaler, 1967) показало, что пластиды этиолированных проростков не имеют тилакоидов, они содержат проламеллярные тельца, пузырьки и осмиофильные глобулы. Каротиноидов в них в 5—7 раз меньше, чем при нормальном освещении; 94% всех каротиноидов — это содержащие кислород ксантофиллы и приблизительно 6% приходится на долю бескислородного каротина (на свету каротин составляет около 25% от суммы каротиноидов.)

Содержание α -токоферола и α -токохинона в хлоропластах освещаемых растений в 1,8 раза, пластохинона в 4,5, витамина К в 12 раз выше, чем у неосвещаемых. Синтезированные в темноте липохиноны и каротиноиды располагаются в пластоглобулах, которые можно рассматривать как резервуар липидов.

Фотосинтетический аппарат ячменя претерпевает определенные изменения в зависимости от качества освещения. В течение всей жизни первого листа ячменя от формирования до старения содержание белка и РНК в зависимости от качества света изменяется в следующем порядке: на синем > на красном > на зеленом свете. Повышенное содержание ДНК наблюдалось под влиянием синего света и приходилось на период активного роста листа. Замечено также, что при смене красного и зеленого света на синий быстро происходит увеличение содержания РНК и белка до уровня, характерного для растений, освещаемых синим светом. В свою очередь, смена синего света на красный снижает эти показатели до уровня, характерного для красного света. Полученные результаты связывают (Воскресенская, Нечаева, 1967) с функционированием в нормально фотосинтезирующих растениях двух фотокаталитических регуляторных реакций: первой реакции, вызывае-

мой пигментом, поглощающим свет в синей области спектра; и второй реакции, вызываемой фитохромом, поглощающим свет при 700 *мк*. Видимо, указанные реакции обеспечивают создание наиболее продуктивного и устойчивого фотосинтетического аппарата.

Качественный состав света оказывает определенное влияние на структуру фотосинтетического аппарата листьев ячменя. Синий свет почти не нарушает структуры хлоропластов (Воскресенская и др., 1968), при освещении красным светом происходит разрушение мембран, ламеллы разрываются, строма структурирована слабее. Если лист перенести с красного света на синий или обработать его кинетином, происходит омоложение хлоропластов, структурирование стромы увеличивается, возникают четкие стопки гран. Установлено, что при действии белого света на зеленые листья ячменя, предварительно выдержанные 12—13 *час* в темноте, увеличивается содержание хлорофилла *a* на 20—43% и хлорофилла *b* на 23—54%; в инфракрасном и красном свете увеличение хлорофилла не происходит (Окунцов, Роньжина, Симонова, 1964).

Накопление пигментов во всходах ячменя наиболее активно происходит в красной области спектра (580—655 *мк*), а у хлоротичных растений (мутанты) — в зеленой (406—532 *мк*); накопление каротиноидов во всех случаях было максимальным в зеленой части спектра. Общее накопление пигментов у мутантов вдвое меньше, чем у нормальных растений (Miller, Saul, 1965). Изучение динамики накопления хлорофилла в листьях ячменя, выдержанных 84 *час* в темноте, после освещения (Rhodes, Yemm, 1966) показало, что их фотосинтетическая активность начинает проявляться через 3 *час* после начала освещения. Компенсационная точка устанавливалась через 30—40 *час* после начала ассимиляции CO_2 . В стромах хлоропластов в этих условиях отмечено большое количество образований рибосомального характера, содержащих РНК, что указывает на участие нуклеиновых кислот в биосинтезе белков хлоропластов и в общем развитии структуры хлоропластов.

С синтезом хлорофилла в зеленеющих листьях ячменя во всех случаях коррелирует ферментативная активность фосфо-рибизомеразы и рибулезо-1,5-дифосфат карбоксилазы, что связано с активностью фосфорibuлокиназы при синтезе хлорофилла в областях насыщающих интенсивностей света (Hufaker, Obendorf, Keller, 1966).

Удлинение световых импульсов увеличивает количество превратившегося протохлорофиллида и скорость темнового ресинтеза его в этиолированных проростках ячменя, что, возможно, связано с воздействием света на стадию образования специфического предшественника протохлорофиллида — аминолевулиновой кислоты (Калер, Подгумарова, 1967).

При помощи метода радиоактивных изотопов показано (Шлык, Лосев, Шевчук, 1967), что при зеленении этиолированных проростков ячменя сначала происходит накопление хлорофилла *a*, а затем хлорофилла *b*, который обнаруживается после 2 час освещения. Через 10 час освещения содержание обоих пигментов достигает $\frac{1}{4}$ от обычного содержания их в зеленых проростках. В зеленых растениях ячменя уже в первые минуты опыта отмечается включение C^{14} не только в молекулу хлорофилла *a*, но и в молекулу хлорофилла *b*, т. е. образование хлорофилла *b* происходит в зеленых листьях ячменя без типичного для этиолированных листьев запаздывания. В связи с этим авторы высказывают предположение, что в этиолированных листьях задержка в образовании хлорофилла *b* связана с отсутствием ламеллярной системы и начинается сразу после появления первых ламеллярных структур.

А. А. Шлык и др. (1966) показали, что верхние части зеленых проростков ячменя накапливают больше протохлорофиллида, если они предварительно подвергаются короткому воздействию красного света. Дальний красный свет (ДКС), следующий за красным светом (КС), ослабляет его влияние. Изменение удельных радиоактивностей хлорофиллов *a* и *b* при помещении в темноту проростков, ассимилировавших CO_2 , не зависит от предыдущей обработки красным светом или дальним красным светом. Следовательно, темновое накопление протохлорофиллида связано с состоянием обратимо изменяемой КС и ДКС фитохромной системы, которая, однако, не влияет на превращение хлорофиллида в хлорофилл и на превращение хлорофилла *a* в хлорофилл *b*. Этиолированные проростки, кратковременно обработанные КС или ДКС или КС и после него ДКС, а затем выдержанные в темноте и освещаемые белым светом, накапливали больше хлорофиллов *a* и *b*, чем необработанные, наибольшее стимулирование вызывал КС, наименьшее — ДКС, вариант с двойным освещением является промежуточным. Авторы считают, что активирование или дезактивация фитохрома влияет на накопление хлорофиллов *a* и *b* через ускорение синтеза протохлорофиллида. Ускорение, видимо, связано со стимулированием не только цепи биосинтетических реакций хлорофиллообразования, но и процессов формирования липопротеидного носителя пигментов.

Специальными исследованиями установлено, что регенерация протохлорофилла в темноте начинается через 5—10 мин после вспышки белого света люминесцентных ламп (0,002 сек при энергии 250 вт/сек), максимальная скорость накопления протохлорофилла наблюдалась через 15—25 мин. Повторная вспышка во время лаг фазы не вызывает новый лаг фазы, вторая вспышка в момент максимальной скорости образования протохлорофилла вызывает лаг фазу, длительность которой

непосредственно зависит от длительности темнового периода между вспышками (Augustinussen, Madsen, 1965). При одном часе темноты лаг фазы после первого и второго импульсов одинаковы. При 3-минутном освещении красным светом после 1 час темноты наблюдается короткая лаг фаза и резкое увеличение содержания протохлорофилла, 6-минутное освещение инфракрасным светом снимает стимулирующее действие красного света. При непрерывном освещении белым светом слабой интенсивности (100 мк) количество регенерировавшего в темноте протохлорофилла увеличивается с увеличением длительности периода освещения. Длительное освещение светом высокой интенсивности (30 000 мк) ингибирует регенерацию протохлорофилла в темноте.

В вегетационном опыте (неопубликованные данные лаборатории фотосинтеза, Украинская сельскохозяйственная академия) изучалось влияние различной интенсивности освещения на фотосинтетический аппарат ярового ячменя. Уменьшение интенсивности света до 40 и 20% от полного солнечного освещения вызывало понижение фотохимической активности гомогената листьев, которое коррелировало с содержанием фосфора нуклеотидов и продуктивностью растений. Содержание же пигментов, в частности хлорофилла *a* и *b*, снижалось незначительно при 20% интенсивности освещения и находилось на уровне контрольных растений при 40% интенсивности света.

Общеизвестна важная роль железа для образования хлорофилла; при недостатке солей железа у растений развивается хлороз, образуются листья, лишенные хлорофилла, мембранная структура хлоропластов в клетках не образуется. Усиление железного хлороза проростков ячменя наблюдается под действием ионизации воздуха (Kotaka Sadao, Kueger, Audrlese, 1965). Она вызывала снижение содержания активного железа, что в конечном итоге, как считают авторы, приводит к хлорозу; параллельно с этим увеличивалось содержание остаточного железа — цитохрома C- и Fe-содержащих ферментов. На ранних фазах прорастания ячменя ионизация воздуха стимулировала поглощение Fe, условия освещения не влияли на этот процесс.

На образование пигментов значительное влияние оказывает температура (Годнев, Шабельская, 1964). Охлаждение (+3°C) 6-дневных растений ячменя в течение двух суток вызывает более интенсивное образование хлорофилла на свету после возвращения их в условия с температурой +20°C (10,24 мг/г сухого вещества) по сравнению с содержанием хлорофилла в листьях контрольных растений (6,72 мг/г сухого вещества). После охлаждения в отсутствие света снижается активность пероксидазы и в особенности цитохромоксидазы, в то время как суммарная активность дегидрогеназ

возрастает более чем в два раза. Авторы предполагают, что найденное ими соотношение активности окислительных и восстановительных ферментов способствует накоплению избытка восстановленных соединений. В благоприятных условиях температуры и освещения энергия этих соединений или некоторые из них непосредственно могут использоваться для биосинтеза пигментов. В данном опыте синтезу пигментов во всходах ярового ячменя благоприятствовала температура $+24,5^{\circ}$ при интенсивности освещения 13 000 лк.

Интенсивность фотосинтеза изучалась у различных по зимостойкости сортов озимых ячменей (Чукуриды, Матухин, Севастьянов, 1966): зимостойкого сорта Донского, выведенного в Ростовской области; среднезимостойкого сорта Краснодарский 2929, выведенного в Краснодаре, и слабозимостойкого сорта Юбилейный 25, выведенного на Кабардино-Балкарской опытной станции. У всех сортов до прохождения первой фазы закалывания фотосинтез имел одну общую черту — его интенсивность при первом понижении температуры резко снижалась. Но уже через декаду у зимостойких сортов ассимиляция полностью восстанавливается, в то время как у сорта Юбилейный 25 она составляет только 50% от величины интенсивности фотосинтеза при благоприятных условиях. В период прохождения первой фазы закалывания интенсивность фотосинтеза у зимостойких сортов значительно выше, чем у незимостойких. До начала второй фазы закалывания интенсивность фотосинтеза находится в прямой зависимости от температуры и солнечной радиации. Кривые хода фотосинтеза зимостойкого и среднезимостойкого сортов почти не отличаются друг от друга. Ассимиляция CO_2 в первую декаду октября у сорта Донской происходит несколько активнее, чем у Краснодарского 2929. С понижением температуры у обоих сортов ослабляется усвоение CO_2 , но затем растения приспосабливаются к новому температурному режиму и в начале ноября при $+12^{\circ}$ ассимилируют как в октябре при $+20^{\circ}$. Во второй декаде ноября энергия фотосинтеза зимостойких сортов уменьшается в 1,5—2,0 раза. Слабозимостойкий сорт Юбилейный 25 в первую декаду октября осуществляет фотосинтез несколько активнее, чем Донской и Краснодарский, но при снижении температуры в конце октября — начале ноября до $+7$ — $+9^{\circ}$ ассимиляция углекислоты у него падает примерно в 3,5 раза.

На физиологические и биохимические особенности фотосинтеза ячменя оказывает влияние водный режим (лаборатория фотосинтеза, УСХА). Растения ярового ячменя сорта Донецкий 650 выращивали в вегетационных сосудах (почвенная культура) при 40, 60, 80% (опыт 1) и 50, 70 и 90% (опыт 2) влажности почвы от полной влагоемкости (табл. 170). Результаты опытов показали, что понижение и увеличение содержа-

ния воды в почве вызывает изменения в направленности обмена веществ растительного организма, выражением которого являются рост, развитие и продуктивность растений. Определение содержания пигментов показало, что при недостатке влаги в почве растения ячменя содержат и синтезируют относительно большее количество пигментов. Однако изменение в направленности обмена веществ и угнетение ростовых процессов при недостатке и избытке влаги в почве приводят к значительному уменьшению пигментов в листьях в расчете на одно растение.

Степень обеспеченности растений влагой вызывает также изменения качественного состава пигментов. При дефиците влаги в листьях ячменя увеличивается относительное содержание хлорофилла *a* по сравнению с хлорофиллом *b*. Избыточная влажность в почве приводит к формированию фотосинтетического аппарата с пониженным содержанием пигментов и преобладанием в их составе желтых пигментов над зелеными.

В связи с этим высокая фотохимическая активность в листьях ячменя обнаруживается при недостатке влаги в почве, с повышением влажности почвы фотохимическая активность гомогената листьев снижается. Самая высокая активность наблюдалась в вариантах при недостатке влаги в почве (40 и 50%). В этом случае отмечается также относительное увеличение содержания хлорофилла *a*, который является главным

Таблица 170

Физиологические и биохимические особенности фотосинтетического аппарата ячменя при различных условиях водного режима, фаза развития—выход в трубку (по данным Лаборатории фотосинтеза УСХА, 1967)

Влажность почвы, % от полной влагоемкости	Площадь листьев, см ²	Пигменты, мг % на сырое вещество листьев			Фотохимическая активность, мг % восстановленной краски на сырое вещество листьев	Лабильный фосфор нуклеотидов, мг Р на 1000 г сырого вещества листьев	Урожай, ц/га
		хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	каротиноиды			

Опыт № 1

40	94,4	171,5	56,3	76,5	515	5,9	9,0
60	260,6	101,7	34,1	67,5	395	6,1	14,2
80	272,2	104,9	28,8	53,8	312	4,9	15,0

Опыт № 2

50	181,0	155,8	51,1	53,4	425	—	10,6
70	378,1	127,8	52,4	46,1	345	—	15,6
90	201,8	61,2	29,9	46,1	275	—	9,2

фотокаталитическим пигментом. Однако полной пропорциональности между содержанием пигментов и фотохимической активностью не наблюдается.

Определение фосфора макроэргических связей показало, что при оптимальных условиях водного режима (60% влажности от полной влагоемкости) в листьях растений увеличивается содержание макроэргического фосфора. Недостаток воды в почве и ее избыток вызывают уменьшение его содержания, так как при этом ингибированы процессы накопления органического вещества и, по-видимому, происходит угнетение процессов фотофосфорилирования.



Рис. 29. Нарушение ламеллярно-гранулярной структуры хлоропластов при дефиците влаги: хлоропласт листа ячменя при 40% влажности почвы от полной влагоемкости

Электронно-микроскопические исследования выявили нарушение в ламеллярно-гранулярной структуре хлоропластов как при дефиците влаги (рис. 29), так и при ее избытке,

что выражается прежде всего в угнетении формирования мембран.

При неблагоприятных условиях водного режима в листьях растений повышается отношение $\frac{\text{моносахариды}}{\text{дисахариды}}$. Снижение количества дисахаридов объясняется угнетением процесса фосфорилирования сахаров из-за недостатка энергии, связанной в АТФ. С понижением влажности почвы повышается поглотительная способность корней растений, в связи с чем в листьях обнаруживается большее количество элементов минерального питания. Однако вынос элементов минерального питания листьями (в расчете на одно растение) значительно выше при оптимальных условиях водного режима.

Исследования в листьях содержания общего и белкового азота и содержания суммы свободных аминокислот показали, что при недостатке влаги в почве в листьях растений содержится большее количество азота белкового, небелкового и суммы свободных аминокислот. В этих условиях угнетается синтез аминокислот ароматического ряда—триптофана и тирозина. Синтез триптофана представляет особый интерес в связи с тем, что продукты его превращения, особенно индолилуксусная кислота, в растениях являются стимуляторами роста. Угнетение синтеза триптофана влечет за собой прекращение роста клеток, уменьшение роста листьев и других органов, а с уменьшением площади листьев растения в меньшей

степени используют и запасают энергию солнечной радиации. При недостатке влаги в почве коэффициент использования растением энергии Солнца снижается.

Таким образом, условия водного режима влияют на площадь листовой поверхности растений, на формирование фотосинтетического аппарата и его активность. Следует также указать, что в условиях недостатка влаги в почве повышается интенсивность дыхания листьев. Повышение дыхательного коэффициента в этих условиях свидетельствует о том, что дыхательным материалом служат простые сахара и органические кислоты. Недостаток аккумулированной энергии приводит к угнетению фосфорилирования сахаров, замедляется полимеризация сахаров и синтез аминокислот ароматического ряда. Увеличенное поглощение и восстановление нитратов задерживают восстановление углекислоты до углеводов в процессе фотосинтеза. Низкая интенсивность окислительно-восстановительных процессов коррелирует с пониженным обменом веществ в целом, в связи с чем ростовые процессы угнетаются и продуктивность растений уменьшается.

Специальными исследованиями (Kleese, 1966) показано, что максимальная скорость фотофосфорилирования в хлоропластах из листьев 18—22-дневных проростков ячменя достигалась при рН 8,2 в присутствии феназинметасульфата, при концентрации реакционной смеси (АДФ 2,0—4,5 мкМ/мл, неорганического фосфора 1,6 мкМ/мл, хлорофилла — 60 мкг/мл), постоянной в течение первых 10 мин экспозиции. Разность в скорости фотофосфорилирования между исследованными сортами ячменя оказалась в пределах 5%. Возможно, это вызвано тем, что выбранные идентичные условия опыта не являлись оптимальными для всех сортов.

Значительное влияние на качество продуктов фотосинтеза оказывают условия освещения растений ячменя. Так, расположение посевных рядков ярового ячменя с севера на юг увеличивает содержание крахмала в зерне на 5—6%. При таком размещении растения лучше используют свет в утренне-вечерние часы и меньше перегреваются в полуденное время, урожай сухой массы увеличивается на 5—6 ц/га (Якушкин, 1958).

Прерывание ночи светом (ежесуточное 2-часовое освещение в середине ночи лампами накаливания 500 вт) в полевых условиях ускоряет (Paley, Aspinall, 1966) развитие колоса и рост стебля, снижает число листьев по главному стеблю и количество зерен в колосе.

Имеются данные об активной роли остей колоса ячменя в процессе фотосинтеза (Arel, 1965). Установлено, что доля фотосинтеза остей в общей фотосинтетической деятельности колоса у разных сортов ячменя составляет 70—90%. Колосья с обрезанными остями (мутант Эбурата) выделяли CO_2 на свету. Автор считает, что 50% крахмала и 30% сухого веса зре-

лых семян образуются за счет фотосинтетической деятельности остей. Доля фотосинтеза колосьев по отношению к фотосинтезу всего растения составляет 35—60%.

ОВЕС

Овес относится к растениям длинного дня, у которых при освещении с преобладанием длинноволновой радиации (утренне-вечернее освещение) меньше образуется ассимилятов и, следовательно, меньше притекает их к точкам роста, что тормозит последовательное образование новых органов и приводит к более позднему цветению растений.

При естественной длине дня в листьях овса и других культур длинного дня содержится больше воднорастворимых углеводов, чем у культур короткого дня.

Наиболее продуктивными в отношении углеводного обмена являются третьи и четвертые листья овса, четвертые и пятые наиболее деятельны в отношении синтеза белка (Курсанов, Брюшкова, 1940).

У овса, как и у всех злаков, питание семян в период их созревания на 20—35% осуществляется за счет фотосинтеза зеленых частей самого колоса, остальное транспортируется главным образом из верхних листьев.

На основании наблюдений за изменением окраски органов растений установлено, что количество пигментов хлорофилла и каротиноидов постепенно увеличивается к периоду цветения и уменьшается к концу вегетации. Исследованиями Ф. В. Турчина и др. (1951) с помощью N¹⁵ показан процесс обновления хлорофилла в живых листьях овса. У всходов овса в течение суток обновляется 26,5% хлорофилла, а в течение 3 суток 95%. У 25-дневных растений в течение 2 суток обновляется 39,7%, а во время колошения — лишь 25% хлорофилла. При недостатке калия у молодых растений овса процесс обновления хлорофилла за двое суток составлял всего 34%, а при восстановлении калийного питания повышался до 57,5%.

Условия влажности почвы оказывают существенное влияние на образование и содержание пигментов в листьях овса. Большшему накоплению пигментов хлорофилла *a*, *b* и каротиноидов в фазе цветения способствуют условия недостаточной и избыточной влажности почвы (45 и 85% от полной влагоемкости), меньше пигментов обнаружено при 65% влажности. При увеличении влажности почвы с 45 до 85% содержание всех пигментов несколько повышается. При снижении влажности почвы с 85 до 45% происходит небольшое уменьшение суммы всех пигментов, однако переход хлорофилла *a* в хлорофилл *b* заметно усиливается (Цярэнцьеу, Емельнау, 1966).

В опытах Стер и Валкер (Steer, Walker, 1965) показано, что избыток углекислоты ингибирует ранние этапы биосин-

теза хлорофилла. Помещение верхушек (25 мм) листьев 6—7-дневных этиолированных проростков овса на растворы сахарозы и органических кислот в камеру, где O_2 был на уровне атмосферного, а содержание CO_2 варьировало, вызывает ингибирование образования хлорофилла высокими концентрациями CO_2 как при длительном (люминесцентными лампами дневного света), так и при прерывистом освещении (2-микросекундные вспышки с 3-минутным темновым периодом ксеноновой мигающей трубки). Угнетение образования хлорофилла в данном случае — процесс обратимый.

На образование и содержание пигментов в листьях овса положительное влияние оказывает повышенная температура. Так, содержание каротина в сортах овса, выращиваемого в Майкопе, было в 2,0—2,5 раза выше по сравнению с сортами, выращиваемыми в Пушкине под Ленинградом (Сичкар, Лишкевич, 1958).

Накопление хлорофилла в листьях овса зависит от температуры почвы и азотного питания (табл. 171).

Таблица 171

Динамика содержания хлорофилла в 4-м листе овса сорта Золотой дождь (в мг на г абсолютно сухого веса) (по Лимарь, 1960)

Наименование серий	3—4-й лист	Трубка-коване	Выметывание метелки	Цветение	Молочная спелость
С обогревом +23,7°C					
Контроль (без удобрений)	3,87	3,79	3,24	1,56	1,01
N_1 (0,24 г NH_4NO_3 на 1 кг почвы) .	3,50	4,46	4,78	2,49	2,06
N_3 (0,72 г NH_4NO_3 на 1 кг почвы) .	4,93	6,30	4,53	2,87	1,34
Без обогрева +19,0°C					
Контроль (без удобрений)	3,00	2,58	2,47	1,10	0,87
N_1 (0,24 г NH_4NO_3 на 1 кг почвы) .	4,41	7,16	6,85	2,04	1,13
N_3 (0,72 г NH_4NO_3 на 1 кг почвы) .	4,49	7,11	6,35	2,28	1,21

Из таблицы видно, что количество хлорофилла в тканях листа овса при азотной недостаточности начинает уменьшаться с фазы 3—4 листьев. На бедных почвах без внесения удобрений повышение температуры почвы способствует большему накоплению хлорофилла. При оптимальных условиях минерального питания повышение почвенной температуры отрицательно влияет на накопление хлорофилла, что автор связывает с незначительным содержанием в ткани листа растворимых сахаров, необходимых для биосинтеза хлорофилла. При внесении под овес тройной дозы минеральных удобрений ($N_3P_3K_3$) в мякоти листа появляются светлые полосы, идущие вдоль жилок и внешне очень похожие на поражение ли-

нейной ржавчиной; со временем эти полосы расширяются и весь лист становится желтовато-бурым. Анатомические исследования показали, что это не грибное заболевание — побурение связано с разрушением хлорофилла. У обогреваемых растений, выращенных в таких же условиях питания, этого явления не наблюдалось, количество хлоропластов в расчете на одну клетку здесь было значительно больше. При повышенной температуре избыток удобрений успешно используется растением и никаких внешних признаков разрушения хлорофилла не отмечается. Возможно, что в серии опытов без обогрева на $N_3P_3K_3$ накапливаются ядовитые продукты обмена, которые вызывают разрушение хлорофилла (Лимарь, 1960).

На процесс фотосинтеза овса большое влияние оказывают условия влажности почвы. При выращивании овса (Legh, Stoll, 1966) в вегетационных сосудах при влажности 100, 75, 50, 30 и 15% от полной влагоемкости продуктивность растений и расход воды в течение вегетации сокращались по мере снижения влажности почвы. Фотосинтез и транспирация в начале опыта были максимальными при 50% влажности почвы (в шесть раз выше, чем при 15%). В конце вегетации растения, выращиваемые при 15% влажности почвы, по интенсивности фотосинтеза превосходили растения, выращиваемые при более интенсивном водоснабжении. Транспирация изменялась параллельно чистой продуктивности фотосинтеза. Ночное дыхание в этом опыте усиливалось с уменьшением влажности почвы. Суточное накопление сухого вещества в надземных органах и в корнях убывало с уменьшением полива. При недостатке влаги растения овса проявляли большую потребность в свете.

Установлена (Voze, 1962) оптимальная для фотосинтеза концентрация Mn в листьях овса. Максимальный фотосинтез наблюдался при концентрации элемента 0,0058%. Сорта овса, устойчивые к дефициту Mn , характеризуются меньшей катионнообменной емкостью листьев и более сильным поглощением Mn листовой пластинкой, чем сорта, более чувствительные к Mn . Устойчивые сорта отличаются также высоким содержанием хлорофилла. Добавление марганца заметно не влияет на скорость реакции Хилла у обоих сортов.

При недостатке меди (на торфе, богатом известью) у овса снижается интенсивность фотосинтеза, что в большинстве случаев сопровождается снижением содержания хлорофилла (Островская, Починок, Дорохов, 1959). Поглощение углекислоты (24/VI) уменьшается по мере роста растений и расхода того количества меди, которое находилось в торфе:

	Хлорофилл, мг/дм ²	Ассимиляция CO_2 , мг/дм ² в час
NPK	13,6	15,4
NPK + Cu	17,8	28,6

Без меди зерно не образуется, соломы на 16% меньше, чем у растений овса, подкормленных медью. Опрыскивание (2 раза в неделю) растений овса раствором меди слабой концентрации, начиная от начала кущения и прекращая за 2 недели до уборки, привело к повышению интенсивности ассимиляции по сравнению с растениями, опрыскиваемыми водой. Однако растения, получившие медь через корни, ассимилировали углекислоту более интенсивно.

Растения овса, получавшие медь только внекорневым путем, не выколашивались, хотя вес сухой массы их увеличивался на 22%, растения же, получавшие медь в виде 0,2%-ного раствора медного купороса в почве, дали полноценное зерно. Отмечено, что при интенсивном освещении эффект от подкормки растений медью резко возрастает. Перенесение растений овса, находившихся в условиях низких температур (+2 и +5°), в нормальные температурные условия сопровождалось у растений с медной недостаточностью резким снижением ассимиляции CO₂, тогда как у растений овса, получавших подкормку CuSO₄, ассимиляция заметно повышалась.

Л. К. Островская, Х. Н. Починок и Б. Л. Дорохов (1959) показали также положительное влияние внекорневой подкормки посевов овса марганцем, особенно проявляющееся на фоне NPK. Возможность сочетать эту подкормку с обязательной обработкой посевов ДДТ против вредителей делает ее вполне целесообразной. При обработке посевов овса из самолета эмульсией ДДТ на один гектар посева расходуется 100 л раствора, содержащего 5 кг аммиачной селитры, 5 кг хлористого калия, 5 кг суперфосфата, 200 г сернокислого марганца. Прибавка урожая после обработки NPK составляла 10%, MnSO₄ — 8%, MnSO₄ + NPK — 12%.

В опытах Гунина и Барклея (Gunning, Barkley, 1963) обнаружено, что кинин усиливает включение C¹⁴ и P³² в клеточные структуры листьев овса, увеличивает синтез азотистых веществ всеми фракциями клеток и вызывает интенсивное включение P³² в рибосомальную фракцию (15 000—75 000 g). Это может быть объяснено как первичное воздействие кинина на биосинтез РНК. Передвижение меченых веществ под действием кинина резко тормозилось, если в опыт брались старые листья. Содержание хлорофилла в присутствии кинина всегда сохранялось, тогда как контрольные листья после 40 час экспозиции в темноте заметно бледнели.

Влияние условий роста растений овса на стимуляцию фотофосфорилирования двуокисью углерода изучалось Пуннетт (Punnett, 1965). Растения выращивали на 18-часовом дне при искусственном освещении. Показано, что внесение KHCO₃ (5·10⁻³ M) в качестве источника CO₂ при освещении с использованием бледно-желтого светофильтра усиливает фотофосфорилирование по сравнению с контрольными растениями.

Нециклическое фотофосфорилирование (с феррицианидом в качестве конечного акцептора электронов) усиливается в меньшей степени, чем псевдоциклическое (катализируемое пиоцианином). Присутствие в среде ряда органических кислот (ацетат, формиат, пируват, фумарат, малонат, цитрат) стимулирует фотофосфорилирование при отсутствии CO_2 и аддитивно увеличивается фотофосфорилирование в присутствии CO_2 . Авторы предполагают, что, возможно, в отсутствие CO_2 накапливается избыток восстановленных промежуточных продуктов цепи переноса электронов, что замедляет скорость их транспорта.

Фотосинтетическая деятельность растений в значительной степени определяется метаболизмом фосфорных соединений. У овса максимальное содержание общего и минерального фосфора обнаружено (Подвалкова, 1965) в начале световой стадии, наибольшее содержание органического и кислоторастворимого органического фосфора — в конце световой стадии, а также в конце колошения. Содержание нуклеопротеидов в листьях резко возрастает на стадии яровизации, снижается по мере дальнейшего развития растений и повышается в третью стадию развития. На стадии яровизации листья содержали больше ДНК, чем РНК. Это соотношение изменялось при дальнейшем развитии растений таким образом, что содержание РНК превышало содержание ДНК.

Продуктивность полевой культуры овса по калорийному эффекту в районе г. Москвы изучалась Н. Х. Ждановым (1962). В 1960 и 1961 гг. приход солнечной энергии за период с 26/VIII по 30/IX составлял 37 327 и 38 693 кал/см² соответственно, а технический коэффициент ее использования целым растением был 1,71 и 1,11. Еще меньшая часть солнечной энергии идет на образование используемой (репродуктивной) части урожая. Автором показано, что калорийность (в кал/г абсолютно сухого вещества) отдельных органов растений овса различна; обычно наибольшую калорийность имеет хозяйственно ценная часть растения, в данном случае зерно:

зерно	колос	стебли	лист	корень	все растение
4618	4391	4302	4310	3862	4361

На калорийность единицы веса растений овса значительное влияние оказывает уровень плодородия почвы. Ждановым приводятся данные по калорийности растений овса, выращиваемых в различных условиях агротехники (длительный опыт с 1912 г., заложенный по инициативе Д. Н. Прянишникова):

	В севообороте		Бессменно	
	0—4	НРК—9	0—4	НРК—9
1960 г.	4371	4365	4315	4389
1961 г.	4333	4361	4302	4350

Колебания калорийности растений, возделываемых в севооборотах и бессменно, отличаются незначительно (13 кал за 2 года), гораздо больше эти различия между вариантами 0—4 и НРК—9 (максимальное расхождение 60 кал). Таким образом, в лучших условиях произрастания 1 г абсолютно сухого вещества растений овса содержал больше калорий, следовательно, они и лучше использовали солнечную энергию в процессе фотосинтеза.

На химический состав растений овса оказывает определенное влияние географическая и вертикальная зональность, что, несомненно, связано с условиями освещения, температуры и влажности, влияющими на интенсивность, продуктивность и продукты фотосинтеза. Так, в зерне овса количество белка в южных и особенно в юго-восточных районах выше, чем в западных и северо-западных. На поливных и влажных приморских южных участках (Сочи, Ялта), а также в высокогорных пунктах Кавказа содержание белка ниже, чем на неорошаемых и равнинных участках. На равнинах содержание белка в зерне овса почти всегда бывает выше, чем в горных местах, но строгой закономерности все-таки не наблюдается. Содержание белка в соломе овса, выращенного на высоте 2400—2700 м, больше (7,3—10,2%), чем на высоте 1300—1900 м (6,4—6,2%). Процент масла в зерне очень мало отличается в зависимости от условий произрастания, однако его больше в растениях, выращенных в северо-западных областях. Крахмала больше накапливается в северных и особенно в западных частях Советского Союза с большим количеством осадков и на орошаемых участках. Содержание золы больше в южных и восточных пунктах, особенно в засушливые годы (Курсанов, Брюшкова, 1940).

По данным Ермакова (1952), на севере наблюдается увеличение солевой фракции белка, на юге — щелочной и спиртовой.

РОЖЬ

Рожь широко возделывается на территории Советского Союза как на зерно, так и на зеленый корм скоту. Положительным качеством ржи является ее устойчивость к условиям пониженных температур.

В Украинской сельскохозяйственной академии проведено сравнительное изучение (Жуковская, 1965) пигментной системы в озимых ржи и пшенице в осенне-зимний период. Содержание пигментов в листьях ржи изменялось в зависимости от сроков посева. При ранних сроках посева (1-й срок 1/VIII, 2-й — 1/IX) пигментов в листьях было больше, чем при более позднем посеве (3-й срок посева 1/X). Автор связывает это с тем, что растения разных сроков посева были поставлены в

различные условия интенсивности и качества освещения. До ноября количество пигментов в листьях ржи постепенно увеличивается, а затем уменьшается. Очевидно, в зимний период ослабевает прочность связи белка с пигментом. Следует отметить, что у растений 1-го срока посева, т. е. сравнительно старых, пигменты разлагаются значительно сильнее, чем у растений 3-го срока посева. Так, после зимовки в листьях растений 1-го срока посева содержание хлорофилла *a* составляло 34,4%, хлорофилла *b* — 35,6%, каротина — 11,7%, ксантофилла — 40,4%, в то время как у растений 3-го срока соответственно было 76,0; 74,1; 26,3 и 80,5% от содержания пигментов в листьях ржи в осенний период. Сравнение динамики изменения содержания пигментов озимых ржи и пшеницы за период зимовки показало, что больший распад их характерен для ржи. К весне в листьях ржи 1-го срока посева осталось 34,4% хлорофилла *a*, а в листьях пшеницы — 60,8%. Очевидно, резкое уменьшение пигментов в листьях ржи перед началом вегетации связано с интенсивным оттоком питательных веществ из надземных органов в корни; кроме этого, рожь несколько раньше пробуждается к вегетации, чем пшеница. Повышенное расходование пигментов листьями ржи во время зимовки автор считает одной из причин ее большей зимостойкости. Несмотря на то что за период зимовки рожь теряет значительное количество пигментов, с наступлением вегетации она быстро увеличивает их содержание. В вегетационный период рожь отличается повышенным содержанием пигментов, особенно хлорофилла *a*, по сравнению с пшеницей. Очевидно, ее пигментная система лучше адаптирована к условиям светового режима освещения, богатого длинноволновой радиацией, что характерно для весенне-осеннего периода.

Известно, что в темноте прекращается фотосинтез, а значит и образование ассимилятов, что приводит к патологическим процессам — разрушению белка, углеводов, уменьшению количества сухого вещества, уменьшению количества пигментов. Лишение растений ржи света в течение 5, 10, 15 дней при-

Таблица 172

**Содержание пигментов в листьях ржи в условиях темного режима
(в мг % на сырое вещество листьев)
(по данным Лаборатории фотосинтеза УСХА)**

Лишение света	Хлорофилл <i>a</i>	Хлорофилл <i>b</i>	Ксантофилл	Каротин
Контроль (освещение)	97,3	34,7	17,5	12,8
5 дней	65,4	32,0	17,0	8,3
10 дней	37,4	20,7	13,4	6,3
15 дней	21,7	17,2	8,2	4,1

водит к снижению содержания всех пигментов, особенно хлорофилла *a* (табл. 172). Обнаружено, что рожь в этом случае более отзывчива к свету, чем пшеница. Так, после 15 дней пребывания в темноте в листьях пшеницы оставалось 37,9% хлорофилла *a* по отношению к контролю, в то время как в листьях ржи лишь 21,7%.

Таблица 173

Содержание пигментов в листьях растений ржи при возвращении их после темного периода в нормальные условия освещения (в мг % на сырое вещество листьев) (по данным Лаборатории фотосинтеза УСХА)

Варианты опыта	Хлорофилл <i>a</i>	Хлорофилл <i>b</i>	Ксантофилл	Каротин
Контроль (освещение)	97,3	34,7	17,3	12,8
5 дней темноты+				
10 дней освещения	90,7	48,0	13,5	9,6
10 дней темноты+				
1 день освещения	72,3	36,7	15,8	10,0

При возвращении растений в условия освещения, как и после зимнего периода, пигменты у растений ржи восстанавливаются быстрее, чем у пшеницы. Так, у растений ржи, лишенных света 10 дней, после 10-дневного освещения содержание хлорофилла *a* составляло 72,3% от контроля, в то время как у листьев пшеницы — 50,9%, такая же закономерность наблюдалась и в отношении остальных пигментов (табл. 173).

Для успешной фотосинтетической деятельности посева по накоплению органической массы урожая большое значение имеет величина ассимиляционной поверхности. Растения раннего срока посева имеют (табл. 174) большую листовую поверхность, чем растения позднего срока посева, однако приросты листовой поверхности больше у растений молодых. Так, например, рожь первого срока посева за 15 дней увеличила листовую поверхность на 0,120 м², а второго срока посева на 0,168 м². С понижением температуры у растений наблюдается отмирание старых листьев, особенно значительное отмирание нижних листьев было отмечено у озимых первого срока посева.

Из данных табл. 175 видно, что растения первого срока посева на протяжении всей осенней вегетации превосходили по

Таблица 174

Площадь листьев озимой ржи Киевская 2 на 1 м² посевной : площади (в м²) (по данным Лаборатории фотосинтеза УСХА)

Сроки посева	5/X	20/X	1/XI
1/VIII	1,470	1,590	1,530
1/IX	0,450	0,618	0,570

**Продуктивность и урожай озимой ржи в зависимости от сроков посева
(по данным Лаборатории фотосинтеза УСХА)**

Сроки посева	Вес сухого вещества 100 растений, г			Урожай зерна, ц/га		
	5/X	20/X	1/XI	1963 г.	1964 г.	средний
1/VIII	70,2	102,2	119,7	13,9	23,0	18,4
1/IX	20,8	43,0	55,4	20,4	28,0	24,2
1/X	—	3,3	7,6	18,9	27,1	23,0
Точность опыта	—	—	—	3,5	2,03	2,76

сухому весу растения второго (1/IX) и третьего (1/X) сроков посева. По относительному приросту сухого вещества, как и по приросту площади листьев, наблюдалось преимущество более молодых растений. Растения ржи второго срока посева характеризовались в осенний период также и более высокой чистой продуктивностью фотосинтеза (табл. 176).

Кроме высокой чистой продуктивности фотосинтеза растения ржи посева 1/IX характеризуются более высокой калорийностью сухого вещества,

Таблица 176

**Чистая продуктивность фотосинтеза озимой ржи Киевская 2 (в г/м² в сутки) в зависимости от сроков посева
(по Жуковской, 1965)**

Срок посева	5/X—20/X	20/X—1/XI
1/VIII	4,19	3,37
1/IX	7,96	5,44

объясняемой несколько большим содержанием белка и жиров по сравнению с углеводами. Необходимо отметить также значительное повышение калорийности надземной части растений ржи с наступлением зимнего похолодания.

Таким образом, пигментная система ржи характеризуется лабильностью: она быстро разрушается, включая продукты разложения в общий метаболизм, и быстро восстанавливается при благоприятных условиях, обеспечивая интенсивную работу фотосинтетического аппарата по накоплению органической массы.

Фотосинтетический аппарат растений ржи чувствителен не только к срокам посева, но резко реагирует и на способ посева. Так, при раннем летнем посеве ржи сорта Вятка 2 (Радченко, Поздова, 1966) при широкорядных посевах увеличивается не только площадь питания растений, но и улучшает световой режим, что дает возможность получить больший эффект от подкормок. Эти растения отличаются более интенсивной зеленой окраской листьев по сравнению с августов-

скими рядовыми посевами. Повышенное содержание белка в зерне при созревании в летних широкорядных посевах авторы связывают с гидролизом белково-липоидного комплекса пигментов, продукты которого могут использоваться в белковых синтезах. В связи с большей площадью питания фотосинтез у этих растений происходит более интенсивно, что обеспечивает повышение урожая зерна.

Электронно-микроскопические исследования показали (Berger, Flierabend, 1967), что в начальной стадии роста в темноте пропластиды ржи содержат только редкие внутренние мембраны. Через 24 час диаметр пропластид удваивается, видны регулярно расположенные осмиофильные глобулы. Между 24 и 72 час выращивания в пластидах накапливается крахмал, который затем полностью исчезает. В дальнейшем появляются два новых структурных элемента — проламеллярные тела и сетевые тилокоиды, которые часто связываются с внутренней пластидной мембраной. После 72 час роста возникают крупные шайбообразные тилокоиды, которые выходят из проламеллярных тел и не имеют видимой связи с внутренними пластидными мембранами. В этот период роста впервые обнаруживаются ферменты цикла Кальвина: карбоксидисмутаза и НАДФ. Связь между образованием шайбообразных тилокоидов и фотосинтетических энзимов в пластидах этиолированных проростков ржи после их освещения рассматривается авторами как подготовка к построению фотосинтетического аппарата — ламеллярно-гранулярных хлоропластов, способных осуществлять многочисленные световые и энзиматические реакции фотосинтетического цикла.

Пигментная система растений ржи на протяжении вегетаций, как и у других растений, обновляется. При помощи стабильного изотопа N^{15} показано (Турчин и др., 1953), что у 30-дневных растений озимой ржи в течение суток обновляется 45,8% хлорофилла.

На содержание пигментов и работу фотосинтетического аппарата озимой ржи значительное влияние оказывают также условия минерального питания растений.

В условиях полевого опыта изучалось (Толмачев, Шкодько, 1968) влияние соотношения одно- и двухвалентных катионов на пигментную систему ржи Таращанская 2. Растения выращивались на фоне азотно-фосфорного удобрения из расчета азота 20 кг/га (аммиачная селитра) и фосфора 45 кг/га (суперфосфат) при различной дозировке калия — 65 кг/га, 25 кг/га и без внесения калия. Недостаток калия в питательном субстрате приводит к доминированию двухвалентных катионов, в частности кальция, в корневом питании. Кальций же является антагонистом не только ионов водорода и аммония, но и антагонистом катионов железа и алюминия. В данном случае торможение поступления в листья железа, задержка

его в стеблях или черешках являются одной из причин снижения содержания хлорофилла в листьях при калийной недостаточности (табл. 177).

Как видно из данных таблицы, внесение калийных удобрений повышает содержание в листьях хлорофилла и каротиноидов. Более высокое содержание лабильного фосфора нуклеотидов в листьях растений на участке, не удобренном калием, объясняется тем, что в этих условиях использование веществ,

Таблица 177

Влияние различных доз калийного удобрения на обмен веществ у растений ржи
(по данным Лаборатории фотосинтеза УСХА)

Варианты опыта	Хлорофилл	Каротиноиды	Макроэргический фосфор нуклеотидов, мг Р на 1000 г сырого вещества листьев	РНК, мг/100 г сухого вещества листьев	Урожай зерна, ц/га
	мг % на сырое вещество листьев				
К, 67 кг/га	206,8	81,1	2,1	559,2	19,9
К, 25 кг/га	177,3	70,2	3,5	905,6	16,3
Без калия	165,6	67,7	4,6	914,7	11,5

богатых макроэргическими связями, в реакциях биосинтеза органических веществ затрудняется, с чем хорошо согласуется уменьшение урожая зерна.

Большое практическое значение имеют формы многолетней ржи, обладающие высокой фотосинтетической продуктивностью и фотосинтетическим потенциалом, что дает возможность получения обильной зеленой массы. Для Ленинградской области отмечаются (Суворов, Воронова, Салтыкова, 1965) три вида, наиболее интересные в этом отношении: рожь Куприянова *Secale Kuprianovii*, рожь Горная *S. montanum* и рожь Анатолийская *S. anatolicum*. Прирост зеленой массы у многолетней ржи происходит быстрее, чем у посевной, увеличение листовой поверхности длится до середины августа. Многолетняя рожь имеет способность быстро отрастать после укосов. На второй и последующие годы в условиях Ленинградской области она способна давать два-три укоса. Рожь Куприянова может произрастать на одном месте 5—6 лет, оставаясь зеленой до конца осени. Авторы выделяют две формы этой ржи — силосную и укосную, или пастбищную, которая отличается большим количеством побегов; размер листьев у нее меньше, но облиственность лучше, чем у силосной формы, что обеспечивает получение более высокого урожая зеленой массы.

Просо является светолюбивым растением и обладает повышенной чувствительностью к ослаблению интенсивности освещения. Эта чувствительность особенно проявляется в период формирования половых клеток, что при недостаточном освещении приводит к значительной стерильности цветков и часто является определяющим в создании урожая (Новиков, Алексеенко, 1952).

Исследование динамики содержания хлорофилла в листьях проса показало, что его здесь больше всего до выбрасывания метелок и цветения, после чего оно постепенно уменьшается (Оболенская, Жадкова, 1963). Колебания в содержании хлорофилла в листьях на ранних этапах развития проса в большой степени зависят от условий азотного питания.

Продуктивность сельскохозяйственных растений, как известно, определяется фотосинтетическим потенциалом, который является функцией площади листьев и времени их работы. Естественно, что при благоприятных условиях поздние сорта создают и большую органическую массу. Однако в определенных условиях скороспелые сорта могут давать более высокие биологические урожаи, чем позднеспелые.

Так, исследования В. А. Кумакова и К. М. Кузьминой (1968) показали, что скороспелые сорта проса в засушливых условиях юго-востока европейской части СССР дают больший урожай зерна, чем позднеспелые. Повышенную продуктивность фотосинтеза и лучшие хозяйственные коэффициенты скороспелых сортов проса авторы объясняют тем, что ранее сформированная листовая поверхность скороспелых форм растений работает в несколько лучших условиях, чем у позднеспелых растений, у которых формирование и работа листьев проходили в условиях засухи. Кроме того, рано подсыхающие нижние листья скороспелых сортов успевают отдать метелке больше органических и минеральных веществ, чем соответствующие по ярусу листья позднеспелых растений. Скороспелые сорта проса только в начале вегетации имели преимущество по величине листовой поверхности, в целом за вегетационный период они характеризовались значительно меньшими величинами фотосинтетических потенциалов, чем средние и позднеспелые растения. Повышенные урожаи зерна у них обеспечиваются высокой чистой продуктивностью фотосинтеза и лучшими хозяйственными коэффициентами.

М. А. Мурзамадиева (1965) изучала в условиях Актюбинской области продуктивность фотосинтеза двух сортов проса — Саратовского 853 (стандартный сорт) и Виктории 13/146 (табл. 178).

Как видно, в засушливых условиях Казахстана у сорта Виктория продуктивность фотосинтеза значительно выше по

Продуктивность фотосинтеза двух сортов проса (в г сухого вещества на м² в сутки)
(по Мурзамадиевой, 1965)

Сорт	Кущение	Трубкование	Конец цветения—налив	Созревание	Средняя продуктивность
Саратовское 853	2,76	6,55	11,83	3,43	6,14
Виктория 13/146	5,30	7,60	11,30	10,00	8,55

сравнению с сортом Саратовское 853. Урожай зерна и соломы также выше у сорта Виктория 13/146.

Действие удобрений на развитие ассимиляционной поверхности и продуктивность растений проса на юге УССР изучалось И. Д. Филиппевым (1959). Установлено, что наиболее благоприятное и устойчивое влияние на размер ассимиляционной поверхности и продуктивность растений проса оказали $N_{10}P_{10}K_{10}$ и $N_{10}P_{10}$ (170 и 164% по сравнению с уровнем контроля). Повышение продуктивности растений проса на 1,3—3,8 ц/га зерна (урожай зерна на контрольном варианте — 23,7 ц/га) получены за счет увеличения поверхности листьев и повышенной продуктивности фотосинтеза в отдельные периоды вегетации.

Внесение микроэлементов меди, цинка и марганца под просо (сорт Веселоподолянское 367) на ранних этапах развития не сказывается на увеличении пигментов, но оказывает влияние на соотношение между желтыми пигментами в сторону повышения содержания ксантофиллов и увеличения отношения связанного хлорофилла *a* к свободному. Интенсивность фотосинтеза растений проса при внесении меди и марганца возрастает от 16 до 50%, а ассимиляционное число увеличивается на 13% (Суйковский, 1959).

ГРЕЧИХА

Гречиха — светлюбивое растение. Большое значение для формирования ее урожая имеет густота посева, площадь ассимиляционной поверхности и уровень питания. У гречихи на один цветок приходится весьма незначительная площадь листьев. В ширококорядных посевах в момент наивысшей облиственности поверхность листьев на один цветок составляет всего 0,62 см² (Городний, 1964), что в 1,5—3,0 раза меньше обеспеченности цветков листьями, например у яровой пшеницы Лютесценс 62.

Для гречихи, так же как и для других культур, установлена взаимосвязь между световым и фосфорным питанием

растений (Ирбе, 1968). Показано, что усвоение и использование фосфора растениями гречихи в значительной степени определяется световым режимом. Более благоприятный световой режим, при густоте стояния от 70 до 140 растений на квадратном метре, способствует лучшему поступлению фосфора в растения и более продуктивному использованию его в процессе образования органического вещества. Повышение фосфорного питания в этих условиях увеличивает содержание фосфора в корнях, листьях и репродуктивных органах гречихи и ускоряет его включение в органические соединения.

У различных сортов гречихи не одинаковы требования к свету. К. О. Столетова (1952) установила, что быстро и средне созревающие сорта гречихи на сокращение светового дня не реагируют или реагируют слабо. Поздно созревающие формы гречихи из Индии и Китая при этом значительно ускоряют плодоношение, но рост их и образование листьев тормозятся.

На кафедре физиологии растений УСХА изучалось влияние различных условий освещения на растения гречихи сорта Богатырь. В вегетационном опыте при различном расстоянии между рядками и одинаковых условиях минерального питания (растения выращивались в ящиках длиной 1 м, шириной 15 см, расстояние между рядками 60, 30 и 15 см) выявлено, что синтез пигментов происходит наиболее интенсивно при расстоянии между рядками 30 см. В листьях этих растений на протяжении вегетации содержалось наибольшее количество хлорофила *a*, *b*, каротиноидов, ламеллярно-гранулярная структура хлоропластов была хорошо развита. Однако для фотосинтетических процессов наиболее благоприятным было расстояние между рядками 60 см. Листья гречихи в этих условиях характеризовались высокой фотохимической активностью, содержали наибольшее количество лабильного фосфора нуклеотидов и накапливали наибольшее количество сухого вещества надземной массы. В опыте с фотопериодом показано, что на коротком 12-часовом дне (освещение с 5 до 17 час и с 9 до 21 час) растения гречихи по внешнему виду мало отличались от контрольных (освещение в течение всего светового дня в течение 16 час), но значительно отставали от последних в росте. Цветение растений, выращенных при 12-часовом освещении, наступало раньше на 3 дня по сравнению с растениями 16-часового освещения. Площадь листьев при уборке растений, выращенных на коротком дне, меньше, чем на длинном.

Сокращение светового дня до 8 час (освещение с 9 до 17 час) приводит к сильному угнетению ростовых и формообразовательных процессов у гречихи. Высота растений этого варианта составляла всего 57% от высоты контрольных растений. Листья имели желтую окраску, их площадь 132,6 см²,

в то время как у растений на длинном дне она равна $439,1 \text{ см}^2$ (по данным 1968 г.).

Продолжительность и интенсивность освещения влияют на пигментообразование в листьях гречихи. В начале вегетации на коротком дне наблюдается снижение содержания пигментов, особенно при 8-часовом освещении, в этом случае отмечаются и наиболее резкие изменения в структуре хлоропластов (рис. 30). В дальнейшем растения меньше реагируют на длину дня, и в фазе цветения содержание пигментов на корот-



Рис. 30. Хлоропласт листа гречихи, выращенной при освещении с 9 до 17 час

ном дне повышается, что сопровождается задержкой роста. Незначительные изменения в количественном содержании пигментов в листьях гречихи при сокращении светового периода сопровождались существенными нарушениями пигментной системы. Увеличение степени извлекаемости пигментов смесью полярного и неполярного растворителей в этом случае свидетельствует об ослаблении связи хлорофилла с белком.

Характерно, что хлорофиллбелковый комплекс при 12-часовом освещении менее прочный, когда растения освещаются сразу мощным потоком света (освещение с 9 до 21 час), при постепенной адаптации фотосинтетического аппарата (освещение

с 5 до 17 час) образуется более прочный комплекс, извлекаемость пигментов уменьшается. Эти нарушения в пигментной системе вызывают существенные изменения в фотосинтезе и в накоплении органической массы растениями. Так, при исключении утренних часов освещения наблюдается снижение фотохимической активности гомогената. Уменьшение фотохимической активности и синтеза органического вещества кроме изменения состояния пигментов можно объяснить, вероятно, различным расположением хлоропластов в клетках листьев растений, от чего изменяются их оптические свойства. В ночное время хлоропласты занимают характерное «ночное положение», сосредоточиваясь вокруг ядра или возле внутренних стенок (апострофия). При освещении растений с 4 час утра идет постепенное увеличение интенсивности света,

хлоропласты собираются на освещенных передних стенках клетки и ориентируются так, чтобы поглощать максимум света. В таком положении они работают продуктивно, интенсивнее проходит фотосинтез и различные синтетические процессы. При выставлении растений на свет в 9 час утра (интенсивное солнечное освещение) хлоропласты не успевают адаптироваться к мощному потоку света, поворачивают свои оси параллельно световому потоку и располагаются вдоль боковых стенок клетки (парастрофия). Такое расположение хлоропластов уменьшает поглощение лучистой энергии, что приводит к снижению активности фотосинтетического аппарата. Все эти изменения фотосинтетического аппарата и пигментной системы оказывают значительное влияние прежде всего на биосинтез и накопление органического вещества. В условиях 8-часового освещения вес растений на протяжении всей вегетации намного ниже веса гречихи, выращенной на 12- и 15-часовом дне. При уборке вес растений на 8-часовом дне был 2,9 г, на 12-часовом — 7,7 г (освещение с 5 до 17 час) и 5,0 г (освещение с 9 до 21 час), а на 16-часовом дне (контроль) — 11,2 г (по данным 1967 г.).

Активность фотосинтетического аппарата тесно связана с энергетическим и нуклеиновым обменом (табл. 179).

Таблица 179

Содержание макроэргического фосфора нуклеотидов и нуклеиновых кислот в листьях гречихи в зависимости от условий освещения (по данным Лаборатории фотосинтеза УСХА, 1967)

Варианты опыта	Лабильный фосфор нуклеотидов, мг P/1000 г сырого вещества листьев		Нуклеиновые кислоты, мг/100 г сухого вещества листьев, 24/VI	
	10/VI	24/VI	РНК	ДНК
Контроль (нормальное освещение) . .	13,9	13,4	908,4	23,0
Освещение с 5 до 17 час	10,5	13,3	1206,1	22,2
Освещение с 9 до 21 час	11,1	11,1	857,5	12,8
Освещение с 9 до 17 час	12,0	12,0	936,2	6,3

При освещении растений с 9 до 21 час и с 9 до 17 час наблюдается уменьшение содержания в листьях макроэргического фосфора нуклеотидов. В условиях 8-часового освещения увеличивается содержание неорганического фосфора, что связано с угнетением реакций фотофосфорилирования. Сокращение времени освещения приводит к уменьшению содержания нуклеиновых кислот (РНК и ДНК). Таким образом, фотосинтетический аппарат гречихи реагирует на различные

условия фотопериода изменением фотосинтетической деятельности, в листьях растений устанавливается коррелятивная зависимость между образованием пигментов, фосфорным, нуклеиновым обменами и световым потоком, падающим на листовую поверхность.

Выяснена важная роль света для синтеза антоцианов в проростках гречихи — в темноте они практически не синтезируются. Освещение проростков коротковолновым красным светом (658 мкм) способствует образованию антоцианов, последующее освещение длинноволновым светом (718 мкм) даже в течение 10 мин уменьшает содержание антоцианов на 67%, но оно снова восстанавливается при повторном воздействии коротковолновым светом (Mohr, Nes Van, 1963). Авторы считают, что наблюдаемый при освещении коротковолновым светом синтез антоцианов полностью обусловлен каталитической деятельностью фитохромной системы. Биосинтез антоцианов требует больших количеств световой энергии — порядка 11—12 тыс. $\text{эрг}/\text{см}^2$, количество синтезируемых антоцианов находится в строгой зависимости от продолжительности освещения. Наиболее эффективным для синтеза антоцианов в проростках гречихи оказался синий свет, эффективность освещения длинноволновым красным светом была в два раза меньшей, желтый свет практически не вызывал образования этих пигментов.

Биологическим особенностям гречихи в полевых условиях наиболее соответствуют широкорядные посева (междурядья 36—45 см). При сплошных посевах растения затеняют и угнетают друг друга, вытягиваются, на усиленный рост тратится большое количество питательных веществ. Затенение вызывает снижение интенсивности работы фотосинтетического аппарата, тем более что в полуденные часы даже при достаточном водоснабжении верхние листья теряют тургор и снижают интенсивность фотосинтеза. Поглощения фотосинтетически активной радиации широкорядными и сплошными посевами при одинаковой норме высева в условиях Киевской области мало отличаются между собой. Однако в широкорядных посевах более длительное время происходит интенсивное нарастание ассимиляционной поверхности, усиливается отток ассимилятов (опыты с C^{14}) по сравнению со сплошными рядовыми посевами, что в результате и приводит к более высокому урожаю. Так, например, 20 июля листовая поверхность в широкорядном посеве составляла 15,8 тыс. $\text{м}^2/\text{га}$, а в сплошном рядовом — 11,6 тыс. $\text{м}^2/\text{га}$ (Лаборатория фотосинтеза, УСХА, Г. П. Хлястиков).

В широкорядных посевах развивается большая листовая поверхность, увеличивается содержание хлорофилла на единицу площади листьев растений и урожай с одного растения (табл. 180).

С увеличением нормы высева отмечается уменьшение абсолютного веса плодов и содержания в них крахмала при одновременном увеличении белка. Повышение содержания белка в зерне гречихи при увеличении норм высева и уменьшении расстояния между рядками объясняется ухудшением условий фотосинтеза, уменьшением площади питания растений, что приводит к относительному снижению крахмалистой части (эндосперма) в плодах.

Таблица 180

Содержание хлорофилла и продуктивность гречихи при различных способах посева
(по Столетовой, 1952)

Сорт	Способ посева	Количество плодов на одном растении	Площадь листьев одного растения, $см^2$	Хлорофилл, $мг/см^2$ площади листа
Белорусская	сплошной	71	60	0,19
	широкорядный	111	112	0,55
Богатырь	сплошной	20	73	0,04
	широкорядный	112	249	0,22

На продуктивность фотосинтеза растений гречихи большое влияние оказывает правильное применение удобрений, особенно в сочетании с микроэлементами. В условиях серых легкосуглинистых почв Киевской области удалось добиться увеличения площади листового аппарата гречихи при внесении микроэлементов Мо, Мп, В (Городний, 1964). Так, Мп, Мо и комбинации Мо+В и Мп+В увеличивают площадь листьев одного растения в фазе цветения до 107,6—135,0 $см^2$ против 92,2 $см^2$ в контроле. В фазе созревания наибольшая листовая поверхность остается в вариантах В и Мп+В (от 91,4 до 94,0 $см^2$), на растениях остальных вариантов она уменьшается до 50,6 $см^2$, а в контроле равна 73,2 $см^2$. Внесение микроэлементов оказывает существенное влияние и на чистую продуктивность фотосинтеза. За период от бутонизации до цветения чистая продуктивность фотосинтеза в результате внесения Мп, В, Мо и комбинаций Мо+В увеличилась с 7,06 до 9,23 $г/м^2$ в сутки, тогда как у растений контрольного варианта она составляла 6,55. От цветения до созревания чистая продуктивность фотосинтеза также была больше в варианте с микроэлементами по сравнению с контролем, особенно существенное увеличение дали микроэлементы Мп и комбинация Мп+Мо (7,87 и 8,35 $г/м^2$ в сутки в контроле).

При внесении микроэлементов увеличивается содержание хлорофилла и аскорбиновой кислоты, особенно значительно увеличение содержания хлорофилла на делянках, где по ос-

новному фону внесены Мп, В, Мо и комбинации Мп+В и Мп+В+Мо.

Хороший результат получен также при внесении удобрений в виде нитрофоски в условиях недостаточной влажности почвы, когда внесение простых удобрений повышает концентрацию почвенного раствора, что резко ухудшает снабжение растений гречихи водой (табл. 181).

Таблица 181

**Влияние нитрофоски на продуктивность гречихи
(по Гордиему, 1964)**

Варианты опыта	Цветение			Созревание		
	площадь листьев, м ² /га	чистая продуктивность фотосинтеза, г/м ² в сутки	цветков, шт. на 1 растение	площадь листьев, м ² /га	чистая продуктивность фотосинтеза, г/м ² в сутки	урожай зерна, ц/га
Контроль . . .	181,4	4,7	442	196,0	4,1	6,0
Нитрофоска бесхлорная, 45 кг/га . . .	248,0	7,8	1048	221,1	6,1	11,0
Эквивалентная смесь удобрений	251,1	8,6	815	218,1	5,4	7,3

Нитрофоска бесхлорная дает наибольшую прибавку урожая при внесении под зяблевую вспашку. Аналогичные результаты получены и с азотсульфатной нитрофоской.

По данным А. Ф. Агафоновой (1952), борное удобрение и известкование оказывают положительное влияние на интенсивность фотосинтеза листьев гречихи, что проявляется к концу вегетации в период усиленного накопления крахмала в плодах. Борное удобрение увеличивает содержание сахара в стеблях в 1,5 раза, а содержание редуцирующих сахаров в листьях снижается, что указывает на лучший отток ассимилятов и улучшение условий фотосинтеза.

М. Я. Школьник и В. Н. Грешищева (1959) показали, что бор в фазе плодоношения при всех методах его внесения повышает интенсивность фотосинтеза гречихи (табл. 182).

Гречиха очень чувствительна к влажности почвы, она легче переносит недостаток влаги в первый период вегетации, во время цветения недостаток влаги приводит к снижению урожая. Однако обилие осадков на протяжении вегетации, способствуя развитию очень большой листовой поверхности, может привести к снижению урожая зерна. В этом случае верхние листья затеняют нижележащие, эффективность фотосинтеза уменьшается, а на формирование и рост листьев расхо-

Влияние подкормки растений гречихи бором на интенсивность фотосинтеза (в мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$ в час) (по Школьникову, Грешищевой, 1959)

Варианты опыта	Бутоны-зация	Цветение	Плодоно-шение
Предпосевная обработка семян бором	25,78	16,37	12,68
Внесение бора в почву	24,79	17,39	13,42
Внекорневое питание бором	26,78	20,16	10,83
Контроль	26,12	18,38	7,63

дуются большое количество пластических веществ, поэтому их отток из листьев в репродуктивные органы снижается.

По данным Коряной (1961), при дефиците влаги уменьшается включение меченого азота N^{15} в белки листьев. Неоднократное определение интенсивности фотосинтеза показало, что в период с 10 до 17 час листья растений гречихи, которые выращивались при 30% влажности почвы, поглощают CO_2 значительно меньше, чем при 60% влажности, у них раньше наступает депрессия фотосинтеза. Все это приводит в конечном итоге к изменению в накоплении растением органической массы урожая.

Влиянию различной влажности почвы на фотосинтетический аппарат гречихи изучалось в лаборатории фотосинтеза УСХА. Растения выращивались в условиях вегетационного опыта при 60 и 30% влажности почвы, кроме этого, перед проведением анализов часть растений, выращенных при 60% влажности, была поставлена в условия завядания (табл. 183 и 184).

Недостаточное водоснабжение угнетало формирование листовой поверхности растений гречихи, однако содержание хлорофилла $a+b$ на протяжении всей вегетации у растений при дефиците влаги было наивысшим, в содержании каротиноидов четких отличий не отмечено. Однако, несмотря на высокое содержание пигментов, имело место угнетение фотосинтеза, причем в наибольшей степени ингибировались процессы, связанные с биосинтезом органического вещества. Наблюдалось увеличение содержания свободных аминокислот, нуклеиновых кислот и уменьшение содержания белкового азота, что свидетельствует об угнетении белкового синтеза.

Реакции фосфорилирования и фотоллиза воды угнетаются в меньшей степени. Так, по фотохимической активности (ФХА) гомогената листьев определенной закономерности в условиях оптимального и недостаточного водоснабжения не обнаружено, абсолютное же содержание макроэргического фосфора нуклеотидов в листьях, по данным 1967 и 1968 гг., выше при дефиците влаги в почве.

Биохимические и физиологические особенности гречихи при различной влажности почвы.
(по данным Лаборатории фотосинтеза УСХА)

Влажность почвы, %	Вес 1 сухого растения (надземная часть при уборке), г	Хлорофилл a+b	Каротиноиды	Макроэргический Р, мг Р/1000 г сырого вещества	ФХА, мг восстановленной краски на 100 г сырого в-ва	Нуклеиновые кислоты, мг % на сухое вещество	
		мг % сырого в-ва				ДНК	РНК

20/VII 1967 г., цветение

60	8,7	159,0	57,2	6,2	250	17,6	245,7
30	7,6	212,5	66,9	6,4	205	16,2	407,5
Увядание	7,8	197,4	66,0	6,2	135	23,9	336,2

26/VI 1968 г., цветение

60	13,6	218,4	65,3	14,2	285	21,6	1303,2
30	9,6	205,4	63,4	17,3	397	26,9	1375,8
Увядание	—	234,2	61,9	16,9	255		1638,5

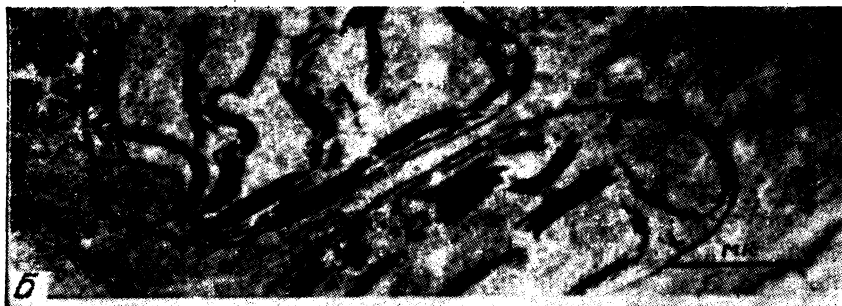
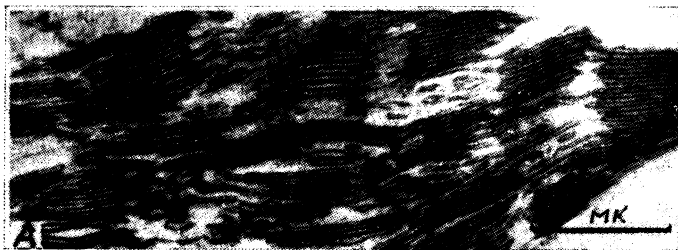


Рис. 31. Хлоропласты листьев растений гречихи, выращенных в различных условиях

А — хлоропласт листа гречихи, выращенной в нормальных условиях освещения, минерального питания, водоснабжения; *Б* — хлоропласт листа гречихи, выращенной при 30% влажности почвы от полной влагоемкости; *В* — хлоропласт листа гречихи при увядании растений

Содержание аминокислот (1 мг аминокислоты на 1 г сухого вещества) в листьях гречихи при различной влажности почвы (по данным Лаборатории фотосинтеза УСХА, 1967)

Влажность почвы, %	Аспарагиновая кислота, глицин, серин	Глютаминовая кислота, треонин	Аланин	Тирозин, триптофан
60	0,177	0,224	0,164	0,246
30	0,219	0,212	0,334	следы

Электронно-микроскопические исследования хлоропластов листьев гречихи при дефиците влаги выявили резкие изменения в их ламеллярно-гранулярной структуре. Вероятно, обезвоживание и в связи с этим угнетение белкового синтеза и уменьшение количества слабо связанной воды в клетке являются основной причиной угнетения формирования мембран. При 30% влажности почвы мембраны хлоропластов развиты слабо, почти весь объем занят стромой, грани состоят из незначительного числа дисков (рис. 31).

Как показали наши определения, при дефиците влаги в почве значительно уменьшается количество слабо связанной воды в тканях листа гречихи. Возможно, снижение оводненности стромы органоидов растительной клетки является одной из основных причин нарушения формирования мембранных структур хлоропластов.

При увядании растений, когда ослабевает тургесцентное состояние листьев, наблюдается деградация сформированных ранее мембранных структур хлоропластов, ламеллы стромы и гран разрушаются, хотя абсолютное содержание хлорофилла $a+b$ почти не изменяется (рис. 31B).

Нарушение в ламеллярной структуре при высоком содержании пигментов, в частности хлорофиллов a и b , в условиях недостаточного водоснабжения связано, по-видимому, с различным состоянием пигментов. С этим предположением согласуются наши данные о более интенсивном извлечении хлорофиллов a и b смесью полярных растворителей при дефиците влаги. Вероятно, большая часть пигментов в этих условиях связана не с прочными белковыми комплексами мембран, а с легкими белковыми фракциями, находящимися в стромах хлоропластов, что сопровождается снижением эффективности фотосинтетических процессов, ведущих к накоплению органического вещества.

ЛИТЕРАТУРА

Агафонова А. Ф. Кн. «Микроэлементы в жизни растений и животных». М., Изд-во АН СССР, 1952. Воскресенская Н. П., Нечаева Е. П. Физиол. раст., 1967, 41, 7. Годнев Т. Н., Шабельская Э. Ф. Физиол. раст., 1964, 11, 6. Городний Н. М. Сб. «Роль

удобрений и других факторов в повышении продуктивности растений». Киев, 1964. Жданов Н. Х. Докл. ТСХА, 1962, вып. 79. Жуковская Н. Г. Канд. дисс. Киев, 1965. Калер В. Л., Подгуфарова Г. М. Сб. «Физиолого-биохимические исследования растений». Минск, 1967. Кумаков В. А., Кузьмина К. М. Физиол. раст., 1968, 15, вып. 1. Курсанов И. А., Брюшкова К. Биохимия, 1940, 5, 2. Лимарь Р. С. Бот. журн., 1960, 45, 5. Мурзамадиева М. А. Вестн. с.-х. науки. Алма-Ата, 1965, 10. Новиков В. А., Алексеенко Л. Н. ДАН СССР, 1952, 83, 2. Оболенская Л. И., Жадкова Н. Д. Изв. АН СССР, сер. биол., 1963, 1. Окунцов М. М., Роньжина О. А., Симонова Е. И. Сб. «Работы проблемной лаборатории фотосинтеза при кафедре физиологии растений». Томский ун-т, 1964, вып. 1. Островская Л. К., Починок Х. Н., Дорохов Б. Л. Кн. «Проблема фотосинтеза». М., Изд-во АН СССР, 1959. Петербургский А. В. Справочник по агрономической химии. М., 1963. Подвалкова И. А. Агрохимия, 1965, 4. Радченко С. И., Поздова Л. М. С.-х. биология, 1966, 1, 2. Сичкарь Н. М., Лишкевич М. Н. Кн. «Биохимия культурных растений». М.—Л., Сельхозиздат, 1958. Суворов В. В., Воронова И. Н., Салтыкова Т. П. Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1965, 98, вып. 4. Суйковский З. Кн. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Киев, Изд-во УАСХН, 1962. Столетова Е. А. Гречиха. М., Сельхозгиз, 1952. Толмачев И. М., Шокодько Т. И. Сб. «Минеральное питание и механизм фотосинтеза», материалы Симпозиума. Тирасполь, 1968. Турчин В. Ф., Гуминская М. А., Плышевская Е. Г. Изв. АН СССР, сер. биол., 1953, 6. Филиппьев Д. И. Научн. тр. Укр. ин-та физиол. раст., 1959, 20. Цярэнцьеу В. М., Емельнау Л. Р. Вестні АН БССР. Сер. біял. н., 1966. Школьник М. Я., Грешищева В. Н. Сб. «Проблемы фотосинтеза». М., Изд-во АН СССР, 1959. Шлык А. А., Савченко Г. Е., Станишевская Е. М., Шевчук С. Н., Гапоненко В. И., Гатих О. А. ДАН СССР, 1966, 171, 6. Шлык А. А., Лосев А. П., Шевчук С. Н. Физиол. раст., 1967, 14, вып. 4. Якушкин И. В. Тр. ВАСХНИЛ, материалы юбилейной сессии. М., Сельхозиздат, 1958. Apel Peter. Kulturpflanze, 1965, 13. Augustinussen Erik, Madsen Axel. *Physiol. plantarum*, 1965, 18, 3. Berger Chrisbel, Flierabend Jürgen. *Physiol. végét.*, 1967, 5, 2. Fuld-Daniel A., Galmiche J. *Hereditas*, 1963, 50, 1. Gunning B. E. S., Barkley W. K. *Nature, Engl.*, 1963, 199, 4890. Huf-faker R. C., Obendorf R. L., Keller C. J., Kleinkopf G. E. *Plant. Physiol.*, 1966, 41, 6. Huisinga B. *Acta bot neerl.*, 1965, 13, 4. Kleese R. A. *Crop. sci.*, 1966, 6, 6. Kotaka Sadao, Krueger Albert P., Audriese Paul C. *Plant and cell physiol.*, 1965, 6, 2. Lerch Gerhard, Miller Stoll Wolfgang R. *Kulturpflanze*, 1966, 14. Lichtenthaler Hartmut K. *Z. Pflanzenphysiol.*, 1967, 56, 3. MacLachlan Zally, Saul Zalik. *Canad. J. bot.*, 1963, 41, 7. Miller R. A., Saul Zalik. *Plant Physiol.*, 1965, 40, 3. Mohr Haus, Nes Erika Van. *Z. Bot.*, 1963, 51, 1. Paleg L. G., Aspinall D. *Austral. J. Biol. Sci.*, 1966, 19, 5. Punnett Thomas. *Plant Physiol.*, 1965, 40, 6. Rhodes M. J. C., Yemm E. W. *New Phytologist*, 1966, 65, 3. Steer B. T., Walker D. A. *Plant Physiol.*, 1965, 40, 3. Voze P. B. *Pyton*, 1962, 19, 2.

ДЫХАНИЕ

Дыхание растений — физиологический процесс исключительного значения. У растений он связан со всеми функциями, поэтому по интенсивности дыхания часто судят об активности обмена веществ в тканях. От характера дыхательного процесса в значительной мере зависят накопление богатых энергией соединений, синтетические процессы, усвоение и передвижение веществ и т. д. Однако не всегда высокая интенсивность дыхания является благоприятной для ростовых и синтетических процессов. При неблагоприятных условиях (засуха, очень низкая или высокая температура, недостаток элементов минерального питания и др.) может иметь место непродуктивное дыхание, при котором не вся энергия расходуется на синтезы. Это происходит вследствие нарушения путей передачи освобождаемой энергии в организме, разобщение дыхания и окислительного фосфорилирования. Разобщение дыхания и окислительного фосфорилирования представляет собой характерную и весьма чувствительную реакцию, которая наступает в растениях под действием ряда неблагоприятных факторов. При этом происходит ослабление или прекращение аккумуляирования энергии в макроэргических связях аденозинтрифосфата (АТФ), необходимой для синтетических процессов.

Имеется указание, что дыхание, энергия которого не аккумуляируется в организме, а рассеивается в виде тепла, не сопровождается накоплением свободных радикалов, которые, по-видимому, участвуют в передаче энергии от дыхания к различным эндотермическим процессам (Жолкевич, 1965а, 1965б).

ЯЧМЕНЬ

Дыхание зерна и проростков. Ферментативные системы зерновки ячменя при приготовлении солода изучала В. Е. Дева (1956). На протяжении 8 суток проращивания в целых зерновках и в изолированных проростках растений определя-

ли потери сухого вещества, протеолитическую активность и интенсивность дыхания. У зерна и проростков установлено отсутствие полифенолоксидазы и наличие цитохромоксидазной ферментной системы, что подтверждает данные Д. Л. Михлина и П. А. Колесникова (1947).

В ботаническом институте в Потсдаме (Angsten, 1956) исследовали действие низких температур ($2-4^{\circ}$ в течение 15—20 дней) на семена ярового ячменя. Определялась активность амилазы, каталазы, фосфатазы и сукциндегидразы, содержание сахара и интенсивность дыхания у семян, проростков и растений на разных стадиях развития. В зерновках ячменя под действием низких температур активность ферментов и интенсивность дыхания повышались. У обработанных проростков по мере развития активность амилазы, фосфатазы и дегидрогеназ оставалась повышенной, тогда как активность каталазы начинала снижаться и становилась меньше, чем в контроле. Содержание сахаров у обработанных растений было сначала выше, а потом ниже, чем в контроле. В наземных органах обработанных растений активность амилазы и каталазы понижена, а активность фосфатазы и содержание сахаров повышены. С возрастом содержание сахаров и активность амилазы возрастали и становились выше контроля. Интенсивность дыхания обработанных растений была в общем повышена. У зрелых семян обработанных растений дыхание было ниже, а содержание сахаров, активность амилазы, каталазы и фосфатазы выше, чем в контроле.

По данным Джэймса (James, 1954, 1955), исследовавшего оксидазы завершающего этапа дыхания, интенсивность дыхания кончиков (1 см) корней проростков ячменя начинает снижаться после 10 дней проращивания. Опыты показали, что с 3-го по 7-й день происходит замена цитохромоксидазы аскорбиноксидазой.

В. А. Зенченко (1965) провел сравнительное изучение дыхания проростков яровых сортов ячменя Паллидум 32 (южный сорт) и Полярный 14 (северный сорт) при выращивании их на Кольском полуострове (ст. Апатиты) и в Москве. Так как на Кольском полуострове семена в поле обычно не успевают полностью созреть, для лучшего сравнения они собирались в несколько сроков в разные фазы созревания. Высушенные и прошедшие послеуборочное дозревание семена проращивались в темноте при температурах 26 и 6°C до одинаковой степени прорастания — до коэффициента прироста проростка 4,5 (выражающего отношение сухого веса проростка к сухому весу исходного зародыша). В аппарате Варбурга при 30° определялась интенсивность дыхания у отделенных от эндосперма этиолированных проростков после вакууминfiltrации водой или раствором KCN (0,01 M) и диэтилдитиокарбаматом натрия (0,2 мг в 1 мл).

В этих экспериментах автор задался целью выяснить удельный вес железосодержащих и медьсодержащих оксидаз, участвующих в дыхании. Остаточное дыхание проростков, инфильтрированных раствором цианида калия, автор принимал за дыхание, осуществляемое флавопротеиновыми оксидазами. По разности между интенсивностью дыхания проростков, инфильтрированных водой и раствором цианида калия, вычислялась интенсивность дыхания, осуществляемого металлсодержащими оксидазами. По разности между интенсивностью дыхания проростков, инфильтрированных водой и раствором диэтилдитиокарбамата натрия, рассчитывалась интенсивность дыхания, осуществляемого медьсодержащими оксидазами. Разность между интенсивностью дыхания проростков, инфильтрированных раствором диэтилдитиокарбамата натрия и раствором цианида калия, показывала долю участия в дыхании железосодержащих оксидаз.

Таблица 185

**Интенсивность дыхания, осуществляемого металлсодержащими оксидазами проростков из зрелых семян растений ячменя Паллидум 32, выращивавшихся на различных дозах удобрений (в мл O_2 на 100 мг сухого веса за 1 час)
(по Зенченко, 1965)**

Оксидазы	Доза удобрений	Репродукции семян на Кольском п-ове		
		I	IV	VI
Железосодержащие	обычная	17	26	19
	северная	4	21	—
Медьсодержащие	обычная	62	93	95
	северная	56	80	—

При культивировании южного сорта ячменя на Кольском полуострове в течение ряда поколений при разной температуре наблюдается тенденция к повышению интенсивности дыхания за счет железо- и медьсодержащих оксидаз от проростков из семян I полярной репродукции к последующим вплоть до семян IV репродукции.

Так как в приспособлении растений в поколениях в северных условиях имеет значение внесение высоких норм удобрений, автор определял дыхание, осуществляемое металлсодержащими оксидазами на обычной дозе и на повышенной северной дозе (200 кг KCl, 900 кг суперфосфата, 150 кг перед посевом и 100 кг в виде подкормки NH_4NO_3 , и 20 т перегноя на 1 га) удобрений (табл. 185).

Как видно, северная доза удобрений с повышенным содержанием фосфора снижает интенсивность дыхания, осуществляемого металлосодержащими оксидазами, проростков из семян I и IV репродукций. У проростков из семян IV полярной репродукции интенсивность дыхания была выше, чем у проростков из семян I репродукции, а у проростков из семян VI полярной репродукции — ниже, чем у проростков из семян IV репродукции. Проростки VI репродукции как бы приближаются по величине интенсивности дыхания к проросткам северных сортов, которые характеризуются, по данным автора (Зенченко, 1964), пониженными величинами интенсивности этих компонентов дыхания.

Северная доза удобрений снижает интенсивность остаточного дыхания, рассчитанную на 100 мг сухого веса, и повышает его процент от общего дыхания (табл. 186). Оказалось также, что остаточное дыхание тоже повышается от I к IV полярной репродукции. Это можно объяснить тем, что в процессах, связанных с действием флавопротеиновых оксидаз, окислительное фосфорилирование может осуществляться с образованием макроэргических связей (Котельникова, 1962; Туркова, 1963).

Таблица 186

Интенсивность остаточного дыхания проростков ячменя Паллидум 32 при различных дозах удобрений (в млл O₂ за 1 час) (по Зенченко, 1965)

Доза удобрений	На 100 мг сухого веса В % от общего дыхания					
	репродукции семян на Кольском п-ове					
	I	IV	VI	I	IV	VI
Обычная	569	590	573	87,8	83,2	83,4
Северная	543	564	—	90,0	84,8	—

Сопоставляя свои данные с данными других исследователей, Зенченко пришел к заключению, что общей закономерностью влияния повышенных доз фосфора в северных почвах на растение является увеличение у него процента остаточного дыхания от общего. Сильная подверженность остаточного дыхания влиянию повышенных доз фосфора у растений Кольского полуострова, по его мнению, объясняется нарушением фосфорного обмена, обусловленного недостатком доступного для растений фосфора в почвах и действием пониженных температур.

Зенченко также показал, что величина отношения скорости нарастания сухой массы проростков ячменя к интенсивности дыхания при 26 и 6° у северных сортов (Полярный 14) больше, чем у южных (Паллидум 32). Это указывает на то,

что дыхание проростков у северных сортов более эффективно в смысле участия в синтетических процессах, чем у южных.

Дыхание взрослых растений. Изучалось влияние температуры почвы на активность ферментов каталазы и пероксидазы у ячменя Винер в условиях Петрозаводска (Барская, Егорова, 1960). Подопытные растения выращивались в вегетационных сосудах в термовегетационном домике при температуре почвы 6—10° и 15—20°.

Каталазы и пероксидазы, как известно, катализируют окислительные процессы, играющие важную роль в дыхании растений. Так, пероксидазы с помощью перекиси водорода или других органических перекисей катализируют окисление некоторых органических соединений в растениях (полифенолов и некоторых ароматических соединений). Каталаза же активизирует разложение перекиси водорода на воду и молекулярный кислород. Считается, что роль каталазы заключается в том, что она разрушает в организме избыток ядовитой для клеток перекиси водорода, образующейся в процессе дыхания.

Опыты показали, что у ячменя наиболее высокая активность каталазы наблюдается в листьях и низкая в корнях (табл. 187). В 1957 г. активность каталазы возрастала от фазы всходов до фазы колошения, в 1958 г. наиболее высокая активность фермента наблюдалась в фазах трубкования и колошения. Авторы пришли к выводу, что наибольшая актив-

Таблица 187

Активность каталазы и пероксидазы у ячменя в зависимости от температуры почвы (по Барской и Егоровой, 1960)

Температура, °С	Фаза развития	Лист		Корень	
		каталаза	пероксидаза	каталаза	пероксидаза
15—20	трубкование	66,14	1,33	0,914	49,31
6—10	всходы	85,33	2,66	1,370	51,68
15—20	колошение	130,75	32,00	1,599	51,33
6—10	трубкование	72,08	57,00	0,760	58,66
15—20	молочная спелость	161,49	29,30	1,187	33,60
6—10	колошение	67,68	33,90	0,610	63,60
15—20	восковая спелость	149,17	42,66	2,517	160,00
6—10	молочная спелость	176,02	41,33	2,450	126,00

ность каталазы соответствует интенсивному росту растений и, наоборот, снижение ростовых процессов сопровождается падением ее активности. Наибольшая активность пероксидазы, независимо от температуры почвы, в корнях. И в листьях, и в корнях она значительно выше на охлажденной почве, чем в контроле. На этом основании авторы делают заключение, что

в процессе приспособления растений к пониженной температуре почвы активность пероксидазы играет определенную роль.

А. А. Комулайнен и Е. П. Лавриненко (1960) изучали влияние пониженной температуры почвы на фотосинтез и дыхание ячменя. Вегетационные сосуды устанавливались в ванны с родниковой водой, в которых температура почвы поддерживалась в пределах 6—10 и 15—20° (контроль). Опыты проводились в Петрозаводске.

Результаты по сравнительному изучению интенсивности фотосинтеза и дыхания у растений «холодного» и «теплого» вариантов показали, что пониженная температура почвы сказывается неодинаково в ходе вегетации растений, что видно из рис. 32. Как видно из рисунка, интенсивность дыхания почти во все фазы была более высокой у растений на неохлажденной почве. В последнюю фазу (4/VIII, молочная спелость) интенсивность дыхания листьев «теплого» варианта ниже, чем у растений «холодного» варианта. Это можно объяснить «омолаживающим» действием низкой температуры почвы, сопровождающимся задержкой в созревании растений.

Определение интенсивности дыхания корней у растений показало, что под влиянием пониженной температуры почвы она снижается.

Из рис. 32 также следует, что кривая дыхания листьев повторяет ход кривой фотосинтеза в онтогенезе.

Л. Д. Мусаева (1957) изучала влияние недостаточного водоснабжения на дыхание ячменя в разные периоды онтогенеза растений. Исследованию подвергались два сорта ярового ячменя: засухоустойчивый Медикум и влаголюбивый Винер. Опыты проводились в 1952 и 1953 гг. под Ленинградом, в глиняных сосудах емкостью 4,5 кг в разборных вегетационных домиках. В начале режима недостаточного увлажнения растения всех вариантов в течение 7—8 дней выдерживались при влажности почвы в сосудах 18—20% от полной влагоемкости. В последующие 9—10 дней влажность почвы в сосудах снижалась до 13%. Контрольные растения выращивались при оптимальной влажности почвы (60—70% от полной влагоемкости) весь период вегетации. Опыты показали, что при недостаточном водоснабжении интенсивность дыхания листьев ячменя резко меняется в ходе онтогенеза (рис. 33). Повышение интенсивности дыхания обнаружено в период появления на конусе нарастания главного стебля зачаточных колосковых валиков (стадия яровизации), затем в период от начала появления зачаточных колосковых валиков до начала образования тетрад в пыльниках цветков средних колосков колоса (стадия световая) и, наконец, в период формирования зерна (период колошения). Усиление дыхания во время образования тетрад свидетельствует о подъеме активности обмена веществ в этот период жизни растений (Сказкин, 1961).

Таким образом, кривая дыхания растения за вегетационный период в какой-то степени может характеризовать его развитие. Однако на эту чисто «биологическую» кривую, зависящую от процессов развития, в природе, а особенно в культуре, накладывается влияние факторов внешней среды (так, недостаточное водоснабжение растений нарушает нормальный ход дыхания). Они часто делают кривую дыхания весьма сложной.

Л. Д. Мусаева (1957) установила интересное явление: снижение влажности почвы до уровня, близкого к коэффициенту

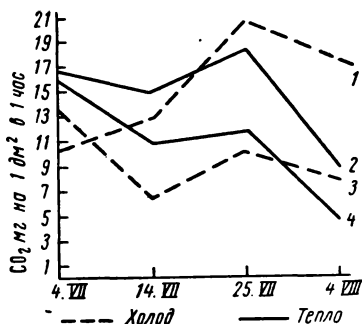


Рис. 32. Интенсивность дыхания и фотосинтеза ячменя в зависимости от температуры почвы (по Комулайнен и Лавриненко, 1960):

1, 2 — фотосинтез; 3—4 — дыхание

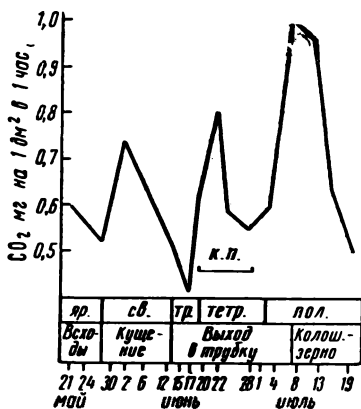


Рис. 33. Дыхание ячменя Винер в течение вегетации при оптимальном увлажнении почвы (по Мусаевой, 1957; Сказкину, 1961):

к. п. — критический период; яр. — стадия яровизации; св. — световая стадия; тр. — третья стадия; тетр. — тетрады; пол. — половой процесс

завядания ячменя (13% от полной влагоемкости), приводит к падению интенсивности дыхания, а при менее значительном недостатке воды (влажность почвы до 20% от полной влагоемкости) интенсивность дыхания повышается. Степень изменения дыхания при недостатке воды различна в разные периоды онтогенеза ячменя: так, в фазу кущения и колосения — цветения оно нарушается сильнее, чем в фазу трубкования.

Накопление растением в условиях засухи растворимых сахаров считается причиной усиления дыхания (Львов, 1937, 1950, и др.). С другой стороны, уменьшение количества сахаров в растении может стать причиной снижения активности дыхания этих растений (Курсанов и Павлинова, 1950). Для выяснения этих закономерностей Л. Д. Мусаева параллельно

с определением интенсивности дыхания листьев изучала содержание в них сахарозы (табл. 188).

При усилении дыхания отмечается увеличение количества сахарозы в листьях в том случае, когда растения находятся в условиях нормального водоснабжения. При недостаточном водоснабжении растений такого соответствия не наблюдается.

Мусаева изучала также влияние полива на дыхание растений ячменя. Было установлено, что полив после такого недостатка воды, который вызвал падение интенсивности дыхания листьев (13% от полной влагоемкости), приводит к усилению дыхания, причем с возрастом растения величина подъема интенсивности дыхания уменьшается. Наибольший подъем дыхания от полива бывает после завядания в период кущения (на стадии яровизации). Полив растений после недостаточного водоснабжения в период трубкования (на световой стадии) вызывает несколько меньший подъем дыхания, еще меньше он после недостатка воды в период с конца трубкования до колошения.

Данные Л. Д. Мусаевой показали неодинаковую интенсивность ряда физиологических процессов при недостаточном водоснабжении и последующем возобновлении полива в различные периоды развития растений. Оказалось, что соотношение роста и оводненности (общее содержание воды) нарушается более всего на световой стадии (фаза трубкования) и в период между трубкованием и колошением, а дыхание, содержание редуцирующих сахаров и сахарозы в листьях изменяются сильнее в фазу кущения (стадия яровизации) и в период между трубкованием и колошением, т. е. в критический по отношению к воде период для злаков. Таким образом, наибольшие нарушения не только дыхания, но и других физиологических функций наблюдаются в критический период в жизни растений к недостатку влаги в почве.

Н. Н. Савицкая (1959), изучая влияние избыточного увлажнения почвы на некоторые физиологические процессы ячменя, определяла активность пероксидазы, полифенолоксидазы и аскорбиноксидазы. Наиболее четкая зависимость была установлена в отношении пероксидазы: с повышением влажности почвы активность этого фермента возрастала на всех стадиях развития и особенно при затоплении почвы. Автор предполагает, что недостаток кислорода в почве растение ком-

Таблица 188

Интенсивность дыхания и содержание сахарозы в листьях ячменя сорта Винер при достаточном водоснабжении (по Мусаевой, 1957)

Дата определения	СО ₂ , мг на дм ² /час	Сахароза, мг, на дм ²
5/VI	0,847	26,50
16/VI	0,640	1,00
21/VI	0,720	9,26
26/VI	0,560	2,98
11/VII	0,690	28,07

пенсирует усиленным дыханием, большей интенсивностью окислительных процессов. Однако этим не достигается положительных результатов в силу, вероятно, нарушения путей передачи энергии в условиях анаэробноза.

Интенсивность дыхания ячменя в условиях Ленинградской области в зависимости от густоты посева исследовала А. И. Сметанникова (1963). Эти исследования представляют интерес еще и потому, что они выполнялись в течение трех лет как в засушливые годы, так и в годы с нормальной влажностью. В засушливом 1956 г. были получены данные на двух почвенных разностях, представленные в табл. 189.

Таблица 189

Интенсивность дыхания листьев ячменя Винер
(в мг CO_2 за 1 час на 1 г сырого вещества)
при разной густоте посева. Опыты 1956 г.
(по Сметанниковой, 1963)

Площадь питания, см^2	Участок 1-й	Участок 2-й	Примечание
2×2	0,97	1,46	19/VIII, фаза трубкования
10×10	0,44	1,18	
50×50	0,76	1,28	

На участке 1-м растения страдали от засухи больше, чем на участке 2-м. Легко видеть, что у растений на более сухом участке дыхание резко подавляется. На обоих участках максимальное дыхание растений отмечается при густоте посева 2×2 см и минимальные — при посеве 10×10 см.

Из этих же данных следует, что влияние площади питания на дыхание растений сильнее проявилось на участке с худшими условиями произрастания.

В 1956 г. автор исследовал интенсивность дыхания у двух сортов ячменя (Винер и Полярный), изменив при этом и схему опытов (табл. 190).

У сорта Винер в загущенных посевах у молодых растений дыхание было снижено, в фазе кушения оно резко возрастало, а к фазе колошения вновь падало. В вариантах с площадью питания 16 см^2 интенсивность дыхания закономерно возрастала от фазы к фазе и была заметно выше при густоте 1×16 см.

Что касается сорта Полярный, то здесь картина интенсивности дыхания не совсем четкая и недостаточно сроков определения его. Можно лишь отметить, что интенсивность дыхания у этого сорта выше, чем у Винера. Максимальная разница в этом отношении наблюдается при площади питания 4×4 см.

Ячмень сорта Винер при площади питания 2×2 см дал урожай надземной массы с 1 м^2 653 г, а при площади

10×10 см — 647 г (число растений в первом варианте 2500 и во второй — 100 экземпляров). Однако качество урожая и его структура менялись в зависимости от площади питания очень резко, ухудшаясь в густом посеве. Вес соломы с 1 м² в загущенном варианте составил 292 г, вес зерна 361 г; при площади питания 10×10 см соответственно — 154 г и 488 г.

Таблица 190

**Интенсивность дыхания листьев разных сортов
ячменя (в мг СО₂ за 1 час на 1 г сырого веса).
Опыты 1936 г.
(по Сметанниковой, 1963)**

Площадь пита- ния, см ²	5/VI, фаза 3-го листа	22/VI, начало ку- щения и выход в трубку	23/VI, колошение
Винер			
2×2	0,38	1,52	0,77
4×4	0,38	0,90	0,98
1×16	0,81	0,95	1,01
Полярный			
2×2	0,82	1,48	—
4×4	1,24	0,92	—
1×16	0,79	1,10	—

В заключение автор пришел к выводу, что степень изменчивости разных физиологических показателей у ячменя меняется больше в зависимости от онтогенеза, чем от площади питания. При благоприятных условиях роль площади питания в изменении дыхания и других физиологических показателей сказывается в процессе роста и развития растений позже, чем при засухе.

Что касается влияния внешних условий на дыхание ячменя, то из данных С. О. Гребинского (1944), полученных в горах Заилийского Ала-Тау, и О. А. Семихатовой (1953), проводившей исследование на Памире (табл. 191), следует, что величины интенсивности дыхания памирских растений превышают таковые у растений равнин и более низких гор Заилийского Ала-Тау. Это значит, что дыхание возрастает с высотой над уровнем моря. Это явление наблюдается как у диких, так и культурных растений.

Важно также отметить, что интенсивность дыхания в горных условиях у культурных растений, в частности у ячменя, значительно выше, чем у диких форм.

О. А. Семихатова (1953) считает, что приспособление растений к высокогорным условиям приводит к увеличению ин-

тенсивности дыхания. Приспособление растений к условиям Крайнего Севера, по мнению В. А. Зенченко (1965), также сопровождается повышением эффективности дыхания и изменением энергетики физиолого-биохимических процессов. Повышение интенсивности дыхания замечено также у растений в более влажных местах.

Таблица 191

Интенсивность дыхания некоторых растений в горах Заилийского Ала-Тау и Восточного Памира (в $мл^3 O_2$ в 1 час на 1 г сырого веса)

Растение	Заилийское Ала-Тау		Восточный Памир
	на высоте 1500 м	на высоте 2000 м	на высоте 3860 м
Ежа сборная	90	100	—
Пшеница эритроспермум 0841	140	180	—
Ячмень <i>Hordeum nutans</i> 027	—	—	310
Ячмень ваханский голозерный	—	—	240
Ячмень сорт Пионер	200	—	260

Леопольд и Гернси (Leopold, Guernesey, 1954) изучали влияние фитохромной системы на дыхание листьев ячменя. Короткодневные и длиннодневные растения облучали красными и дальними красными лучами. Облучение красным светом вызывало значительное снижение дыхания листьев короткодневных растений (соя и др.) и повышало потребление кислорода у длиннодневных (ячмень). Во всех опытах, где облучение листовых высеков инфракрасными лучами предшествовало облучению их красным светом, инфракрасные лучи оказывали на дыхание действие, противоположное действию красных лучей.

Дыхание больных растений. При поражении ячменя мучнистой росой у растений происходят изменения в процессе дыхания. Дыхание ткани растения-хозяина, из которой удалены гифы паразита, оказывается в 2—3 раза сильнее, чем дыхание здоровой ткани (Bushnell, Allen, 1962).

По мнению Скот и Смайли (Scott, Smillie, 1966), усиление дыхания у больных растений является результатом повреждения хлоропластов и снижения фотосинтетической активности после заражения.

Фрич и Маярник (Frič, Majernik, 1964) изучали терминальные оксидазы листьев ячменя, зараженных мучнистой росой. Восприимчивый сорт ячменя Дунайский ТРГ выращивали в оранжерее при 18°. В фазе двух листьев растения заражали спорами *E. graminis*. Кроме дыхания, в гомогенатах ли-

стьев определяли активность цитохромоксидазы, полифенолоксидазы и аскорбинооксидазы здоровых и зараженных растений. Оказалось, что полифенолоксидаза отсутствовала как у здоровых, так и у зараженных растений. Высокая активность пероксидазы обнаружена в зараженных листьях. Окисление аскорбиновой кислоты, по мнению авторов, могло происходить под действием пероксидазы, но не исключается и присутствие в зараженной ткани активной аскорбинооксидазы.

Повышению интенсивности дыхания у растений ячменя, пораженных мучнистой росой, предшествуют заметные гистологические изменения. Милэрд и Скот (Millerd, Scott, 1956) изучали связь между биохимическими и гистологическими изменениями у сортов ячменя, различных по устойчивости к мучнистой росе. Усиление дыхания ранее всего наблюдалось у высокоустойчивого сорта В 278, так как клетки его мезофилла высокочувствительны к инфекции. Вслед за повышением интенсивности дыхания у этого сорта клетки мезофилла выходили из строя, затем дыхание снова приходило в норму. У сравнительно устойчивого сорта В 69 усиленное дыхание наблюдалось через 48 час после заражения и продолжалось до момента выхода из строя клеток мезофилла. У восприимчивого сорта В 49 отмечалось постепенное повышение интенсивности дыхания, усиливавшееся по мере распространения паразита в тканях растения-хозяина. Указанные изменения связаны с нарушением фосфорилирующей системы, как правило, ограничивающей повышение дыхания. Возможно, что в результате деятельности паразита и взаимосвязи паразита с хозяином возникает агент, нарушающий связь дыхания с фосфорилированием.

Милэрд и Скот (Millerd, Skott, 1963) провели сравнительное изучение изменения дыхания, концентрации РНК и белка в результате заражения *Erysiphe graminis* var. *hordei* ячменя различной степени устойчивости к грибу. Заражение восприимчивого сорта приводило к усилению дыхания и увеличению количества фосфорилированной РНК в тканях растений. Заражение этиолированных тканей восприимчивого сорта не сопровождалось ни усилением дыхания, ни увеличением количества фосфорилированной РНК. При заражении устойчивых сортов ячменя дыхание усиливалось, но это не сопровождалось увеличением количества фосфорилированной РНК.

Скот (Skott, 1965) (Австралия) изучал активность дыхательных ферментов растения-хозяина и патогена в листьях ячменя, зараженных *Erysiphe graminis*. Для этого растения сильно восприимчивого сорта заражали спорами в фазе, когда первичный лист был высотой 7 см. Через 7 дней листья брали для анализа. Дыхание и активность ферментов гликолиза, пентозофосфатного цикла и цикла трикарбоновых кислот определяли в здоровых и зараженных листьях, а также в

листьях, с которых удаляли конидии и мицелий гриба с помощью влажного хлопчатобумажного тампона, и в листьях, с которых соскабливали эпидермис (для удаления гаусторий). Установлено, что усиление дыхания зараженных листьев происходит как за счет повысившегося дыхания ткани растения-хозяина, так и паразита. Пентозофосфатный цикл активизируется не только в зараженных тканях растения-хозяина, он становится главным путем использования углеводов и для паразита.

РОЖЬ

По дыханию ржи очень мало данных, имеются только отрывочные сведения.

М. М. Окунцов и О. Ф. Аксенова (1960) при изучении дыхания ржи основное внимание уделили закаливанию. Они изучали дыхательный процесс ржи во время закаливания по газообмену и по активности полифенолоксидазы, пероксидазы и аскорбиноксидазы. Дыхание определялось в аппарате Баркрофта при комнатной температуре. Растения выращивались полевым методом. Условия закаливания были благоприятными: днем стояла теплая и солнечная погода, ночью температура падала ниже нуля, снижение температуры было постепенным.

Таблица 192

Влияние закаливания на дыхание и активность окислительных ферментов озимой ржи (по Окунцову и Аксеновой, 1960)

Показатели	27/IX	12/X	17/XI	3/VII
Дыхание, мг CO ₂ на 1 г сырого веса в час	91,2 91,2	92,4 94,7	81,5 85,5	17,3 19,7
Пероксидаза, в мл 0,01 н. иода на 1 г сырого веса за 2 мин . . .	5,99	12,72	18,19	7,37
Полифенолоксидаза, мл 0,01 н. иода на 1 г сырого веса за 2 мин	0,15	0,69	2,58	0,00

Дыхание растений постепенно падало с понижением температуры (табл. 192), активность пероксидазы осенью заметно повышалась. Активность полифенолоксидазы также повышалась до декабря, а затем упала до нуля.

Параллельные опыты с озимой пшеницей позволили авторам установить, что повторное закаливание значительно повышает активность пероксидазы (в 2,8 раза по сравнению с контролем), активность полифенолоксидазы опять снижается до нуля.

На основании этих исследований авторы пришли к заключению, что данные по газообмену говорят главным образом о внешней стороне дыхания. Они, вероятно, не всегда соответствуют снижению общего уровня окисления в растениях, так как при этом происходит значительное повышение пероксидазного окисления. В связи с этим выдвинута гипотеза о том, что одной из существенных физиологических причин холодоустойчивости зимующих растений является соответственная перестройка дыхательных систем во время закаливания растений, в частности увеличение активности пероксидазы. Это дает возможность растению в условиях низких температур добывать энергию, необходимую для поддержания жизнедеятельности в зимний период.

Исходя из представлений о том, что гибель растений при отрицательных температурах происходит в результате нарушения обмена веществ, Н. Г. Жуковская (1965) провела сравнительное изучение дыхания озимых ржи и пшеницы в осенне-зимний период. Основное внимание было уделено выяснению тех изменений в обмене веществ указанных культур, которые возникают при наступлении морозов. Растения выращивались на делянках в условиях Киева в 1962—1963 гг. Объектами исследования были рожь Киевская 2 и пшеница Мироновская 264. Интенсивность дыхания определяли в респирационных аппаратах И. М. Толмачева. Опытный материал осенью и весной доставляли в лабораторию и отмывали от почвы. В зимний период образцы брали в виде монолитов, доставляли в лабораторию и оставляли на ночь при комнатной температуре около 18°C. Отмывка растений проводилась утром.

Таблица 193

**Интенсивность дыхания узлов кущения ржи
(в мл на 100 г сырого вещества в час)
(по Жуковской, 1965)**

Дата посева	Показатели	1/XI	3/XII	4/I	3/II
1/III	CO ₂	26,70	24,30	22,60	25,40
	O ₂	25,90	22,10	11,00	19,60
1/IX	CO ₂ /O ₂ . . .	1,03	1,10	2,00	1,30
	CO ₂	13,40	28,30	14,40	26,80
	O ₂	25,00	29,00	8,90	21,40
	CO ₂ /O ₂ . . .	0,53	0,98	1,62	1,25

Как видно из данных табл. 193, интенсивность дыхания с наступлением холода немного падает, достигая в январе наименьшей величины и по выделению углекислого газа, и по поглощению кислорода, несмотря на то, что на протяжении

всего периода определение дыхания проводилось в условиях комнатной температуры. Такое поведение озими дало основание автору считать, что зимнее снижение интенсивности дыхания в полевых условиях является результатом не только прямого воздействия пониженной температуры, но и следствием структурных изменений протоплазмы, обусловленных состоянием зимнего покоя растений.

Установлено, что озимая рожь отличается от пшеницы большей усвояемостью кислорода в условиях вегетации и с похолоданием сильнее изменяет свой дыхательный газообмен в направлении понижения дыхательного коэффициента по сравнению с пшеницей. По мнению автора, лучшее усвоение кислорода рожью может играть некоторую предохранительную роль при неблагоприятных условиях, избавляя растение от образования в тканях продуктов анаэробного дыхания, при накоплении которых озимь ослабевает и изреживается.

Уменьшение усвоения кислорода является следствием образования в тканях льда. При этом протоплазма и ферменты обезвоживаются, уровень каталитической активности падает, причем для оксидазных ферментов сильнее, чем для декарбоксилаз. Эти различия, как полагает Жуковская, обусловлены меньшей водоудерживающей способностью белков оксидаз по сравнению с декарбоксилирующими ферментами.

Такой вывод подтверждается специальными опытами по интенсивности дыхания листьев озимой ржи и пшеницы, обработанных раствором сахарозы: с увеличением концентрации сахарозы происходит понижение поглощения кислорода, причем более резкое у пшеницы, чем у ржи.

Автор приходит к выводу, что у ржи оксидазы сильнее, чем у пшеницы, а декарбоксилазы слабее. Эти данные Жуковская использовала для построения модели растения, устойчивого к неблагоприятным зимним условиям.

Исходя из того, что дыхание сопровождается расходом сухого вещества, характеризующим уровень обмена веществ, автор поставил специальные опыты по изучению изменения дыхательного процесса и сухого вещества в условиях темноты.

Оказалось, что поглощение кислорода и выделение CO_2 у листьев ржи протекает более интенсивно, чем у листьев пшеницы. В связи с этим и расходование сухого вещества листьями ржи в темноте происходит более интенсивно, чем у пшеницы.

При возвращении растений в нормальные условия освещения рожь быстрее пшеницы восстанавливает утраченное сухое вещество.

С наступлением устойчивого похолодания у озимых культур наблюдается усиление гидролиза дисахаридов и повы-

шение содержания моносахаридов, что является защитной реакцией растений на воздействие неблагоприятных условий. У более молодых растений перегруппировка углеводов начинается немного позже и проявляется относительно сильнее, чем у более старых. Начиная с декабря содержание углеводов у ржи более высокое, чем у пшеницы, что, по мнению автора, связано с более ранней подготовкой к весеннему росту.

Применяя калориметрирование, автор обнаружил наличие у ржи и пшеницы энергетической закалки. Оказалось, что калорийность обессахаренного сухого вещества увеличивается к ноябрю, т. е. к наступлению пониженных температур. При этом ноябрьское повышение калорийности у ржи намного превышает калорийность пшеницы. Позднее, благодаря изменениям дыхания в зимующих растениях, происходит задержка низкокалорийных метаболитов на пути их окисления. В связи с этим калорийность у ржи и пшеницы падает, но с первым весенним потеплением у озимых наблюдается вспышка дыхания, благодаря которой растение освобождается от накопленных за зиму продуктов анаэробноз, и калорийность сухого вещества возвращается к уровню, отмеченному в октябре.

По мнению автора, повышенный уровень обмена веществ (дыхания, фотосинтеза, содержания пигментов) является главным узлом физиологической модели зимостойкости растения.

ОВЕС

Дыхание зерна. Экспериментально доказано (Прохорова и Кретович, 1951), что в зерне после уборки происходят существенные физиолого-биохимические изменения, после которых повышается его всхожесть и энергия прорастания, понижается активность амилазы и окислительно-восстановительных ферментов, уменьшается содержание небелкового азота, улучшаются хлебопекарные качества и пр. Зерно, не закончившее послеуборочного дозревания и имеющее сравнительно низкую всхожесть, обладает повышенной энергией дыхания и плохо хранится. Авторов также интересовала практическая сторона — насколько интенсивно в процессе послеуборочного дозревания снижается интенсивность дыхания, а следовательно, и величина потерь сухого вещества. Оказалось, что у зерна овса с влажностью от 12 до 18%, хранящегося при температуре 15—22° в атмосфере с достаточным количеством кислорода (18—20% по объему), на втором месяце хранения интенсивность дыхания снижается приблизительно в 2,0—2,5 раза, а на третьем месяце — в 3,0—3,5 раза по сравнению с исходной величиной. Как видно из рис. 34, снижение энергии дыхания в процессе послеуборочного дозревания сопровождается одновременным повышением всхожести и энергии про-

растания зерна. Влияние послеуборочного дозревания на дыхание зерна наиболее ярко проявляется в первый период хранения свежееубранного зерна, вместе с тем потери сухого вещества также значительно выше в первый период хранения.

Дыхание взрослых растений. Имеются интересные данные по дыханию листьев овса в условиях Кольского полуострова (Зайцева и др., 1962). Авторы

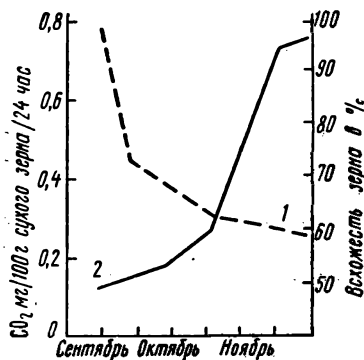


Рис. 34. Интенсивность дыхания зерна овса в зависимости от физиологической зрелости (влажность 14,5—14,2%) (по Прохоровой и Кротовичу, 1951):

1 — дыхание, 2 — всхожесть

определяли общую интенсивность дыхания и активность отдельных групп терминальных оксидаз. Металлсодержащие оксидазы ингибировались с помощью вакуумин-фильтрации 0,01 М раствором азидата натрия. Дыхание определялось в приборе Варбурга при температуре 25°. Для определения использовались целые листья одного и того же яруса, закончившие рост ко времени взятия пробы. Пробы брали в фазу кущения, в конце трубкования и в период цветения.

Наиболее высокая интенсивность дыхания листьев (табл. 194) была в фазу колошения. Что же касается удельного веса отдельных типов дыхания, то остаточное

дыхание (осуществляемое флавиновыми ферментами) в фазу колошения выше, чем в предыдущие фазы, а по ингибируемому дыханию (осуществляемому металлсодержащими оксидазами) значительных различий не наблюдалось. Обычно дыхание с участием металлсодержащих оксидаз преобладает на ранних фазах и связано с быстро идущим ростом. Позже происходит смена дыхательных систем (March a. Goddard,

Таблица 194

Дыхание листьев овса в разные фазы развития
(в мл O_2 на 1 г сырого веса)
(по Зайцевой и др., 1962)

Фаза развития	Кущение — начало трубкования			Колошение		
	общее	остаточное	ингибируемое NaN_3	общее	остаточное	ингибируемое NaN_3
Опыт I	296	126	170	320	147	173
Опыт II	370	145	225	403	190	213

1939; Михлин и Колесников, 1947; Mac Donald and Dekock, 1958; Рубин, 1960).

Авторы отмечают, что у растений, выращиваемых на Крайнем Севере, снижается интенсивность остаточного и значительно возрастает интенсивность ингибируемого дыхания. Главным фактором, вызывающим изменения в дыхании, является недостаток доступного для растений фосфора. В этих условиях внесение магния, являющегося компонентом ферментных систем, участвующих в переносе остатков фосфорной кислоты, оказывает действие, аналогичное внесению дополнительных доз фосфора.

Задержка гликолиза в связи с недостатком фосфора может иметь глубокие последствия, так как при этом оказывается заторможенным образование промежуточных продуктов дыхания, а также освобождение энергии, необходимой для синтеза белков.

Дыхание овса при разной температуре почвы в зависимости от содержания азота в почве и углеводов в листьях, а также в связи с возрастом растения изучала Р. С. Лимарь (1958). Опыты проводились в специальных вегетационных домиках конструкции С. И. Радченко (1955), которые условно назывались «домик без обогрева» и «домик с обогревом». В первом домике сосуды с почвой не обогревались, температура почвы в них была несколько ниже температуры воздуха. Температурный профиль такого домика соответствовал отрицательному температурному градиенту (Радченко, 1940). В домике с обогревом температура почвы была несколько выше температуры воздуха, а его вертикальный температурный профиль соответствовал положительному температурному градиенту. Разность температур почвы в домике с обогревом и без обогрева в среднем за вегетационный период составляла 4,7°C.

Для опытов была взята бедная подзолистая почва Ленинградской области с содержанием азота 0,092% от абсолютно сухого веса почвы. Контрольные сосуды (рис. 35К) не удобрялись, а в опытные были внесены разные удобрения, в том числе одна и три дозы азота из расчета содержания его в питательной смеси Гельригеля.

Как видно из рис. 35, растения, выросшие в контрольных сосудах (т. е. без удобрений) без подогрева почвы, в течение всего вегетационного периода имели более высокую интенсивность дыхания, чем растения, выросшие на той же бедной почве, но с подогревом. С возрастом растений интенсивность их дыхания в обоих вариантах падала. Очевидно, это связано с нарастающим азотным голоданием. В соответствии с этим наблюдается слабый синтез сахарозы (а, б), количество которой, как видно из рис. 35, все время снижается, особенно в растениях с подогревом почвы (б).

Совсем другая картина наблюдается у вариантов, получивших дополнительное азотное питание (N), в частности три дозы азота. В этих условиях растения, выросшие в сосудах без почвенного подогрева (в), имели повышенное содержание сахарозы при довольно стабильном ее состоянии на всем протяжении опыта. У этих растений (кривая 3) интенсивность дыхания самая высокая в опыте и также довольно стабильна в течение вегетации. Что же касается растений, выросших в условиях подогрева почвы (кривая 4), то в период кущения они имели самую низкую интенсивность дыхания при почти полном отсутствии сахарозы (з). В фазу же трубкования (перед выметыванием) и особенно во время цветения интенсивность дыхания этих растений резко возросла, но не превысила интенсивности дыхания растений того же варианта питания, но без подогрева почвы. Очень сильно возросло и содержание сахарозы (г) к фазе цветения.

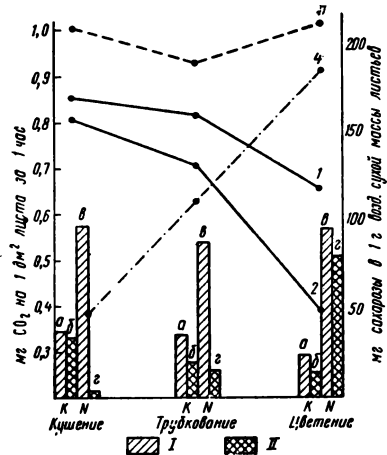


Рис. 35. Изменение интенсивности дыхания овса сорта Золотой дождь при разных температурах почвы в зависимости от содержания азота в почве и сахарозы в листьях, а также в связи с возрастом растений (по Лимарь, 1958):

K — контроль (почва без удобрений), N — почва удобрена тремя дозами азота (по два варианта). 1 — кривая дыхания растений, выросших на бедной почве без подогрева сосудов; 2 — кривая дыхания растений, выросших на бедной почве, но с подогревом сосудов; 3 — кривая дыхания растений, выросших на удобренной почве (три дозы азота) без подогрева сосудов; 4 — кривая дыхания растений, выросших на удобренной азотом (3 дозы) почве с обогревом сосудов в процессе вегетации. I — содержание сахарозы в листьях растений, выросших в сосудах без подогрева почвы; II — содержание сахарозы в листьях растений, выросших в сосудах с подогревом почвы (а — без подогрева на бедной почве, б — с подогревом на бедной почве, в — без подогрева почвы, г — без подогрева азотом, з — с подогревом почвы, удобренной азотом)

Возрастание интенсивности дыхания и количества сахарозы при достаточном азотном питании от кущения к цветению связано с повышением физиологической активности злаков в этот период (Сказкин, 1966). Эти данные хорошо согласуются с результатами исследований С. И. Радченко (1940), которые показали, что при положительном температурном градиенте в листьях растений накапливается растворимых сахаров меньше, чем при отрицательном.

По Б. А. Рубину (1936, 1960), накопление сахарозы в листьях говорит о преобладании синтетических процессов и является показателем общего повышения жизненного тонуса растения. Следовательно, растения серии без обогрева, очевид-

но не превысила интенсивности дыхания растений того же варианта питания, но без подогрева почвы. Очень сильно возросло и содержание сахарозы (г) к фазе цветения.

но, характеризуются большей физиологической активностью по сравнению с растениями серии с обогревом.

По данным Баркер (Barker, 1936), С. Д. Львова (1950), Л. Д. Мусаевой (1957) и др., кривая дыхания растений наиболее соответствует кривой сахарозы. В этом мы убеждаемся также и на основании опытов Р. С. Лимарь, причем большему содержанию сахарозы в листьях растений необогреваемой серии соответствует и более высокая интенсивность дыхания.

Дыхание больных растений. А. Я. Кокин (1948) впервые сделал попытку исследования ассимиляции и дыхания у больного растения при разных степенях поражения в связи с обменом веществ, чтобы дать физиологическое обоснование вредного воздействия ржавчины (*Puccinia coronifera* Kleb.) на растение. Некоторые результаты из этих опытов представлены в табл. 195. Полученные автором результаты из многих опытов показали, что интенсивность дыхания у растений различной степени поражения весьма различна. Слабо пораженные растения почти во всех опытах дали более высокие показатели выделенной CO_2 , чем контрольные и растения средней и сильной степени поражения. В некоторых случаях слабо

Таблица 195

Интенсивность дыхания пораженного ржавчиной овса
(по Кокину, 1948)

Дата	Начало опыта	Температура в камере, °C	Интенсивность дыхания, мг CO_2 на 1 дм ²				Примечание
			здоровое растение	пораженное растение			
				слабо	сильно	средне	
2/VIII	2 час 16 мин	23,5	6,36	6,45	5,26	0,78	листья 2-го яруса
3/VIII	11 час 07 мин	21,0	6,04	7,05	5,25	—	
»	2 час 37 мин	22,0	5,10	6,58	8,12	3,71	
Среднее, % к контролю		22,2	5,83	6,69	6,21	2,25	
		—	100	114,7	106,5	38,6	

пораженные растения выделяли углекислоты в 3,5—4 раза больше, чем здоровые.

В ряде опытов на уменьшение интенсивности дыхания при средней степени поражения могли оказать влияние токсические вещества, выделяемые паразитом в большем количестве, чем при слабом поражении. Небольшие дозы их, выделяемые при слабом поражении, по мнению автора, несомненно стимулируют процесс дыхания, действуют как раздражитель. Более же сильные дозы, выделяемые при среднем и особенно

при сильном поражении, подавляют физиологические процессы, в том числе и дыхание.

В сентябрьских же опытах, с наступлением более резких колебаний температуры воздуха, получена совершенно новая картина в отношении сильно пораженных растений — выделение CO_2 при сильном поражении было на 30,9% выше контроля. Автор делает заключение, что при изучении физиологических нарушений больного растения необходимо учитывать как степень поражения инфекцией, так и внешние метеорологические условия, определяющие развитие болезни и состояние самого растения-хозяина.

ПРОСО

Дыхание зерна. Физические и биохимические показатели зерна проса в значительной степени определяются особенностями его созревания. Последнее в пределах одной метелки и целого растения происходит неодновременно. Раньше созревают зерна верхней части метелки, затем средней; зерна нижней части метелки, как правило, к уборке урожая остаются недозревшими. В процессе созревания проса биохимические показатели зерна изменяются: увеличивается содержание крахмала, уменьшается количество редуцирующего сахара, падают влажность и интенсивность дыхания.

Таблица 196

Некоторые биохимические показатели зерна метелки проса и отдельных ее частей в фазе полной спелости (в % на сухой вес)
(по Уваровой и Приходько, 1962)

Показатели	Части метелки		
	верхняя	средняя	нижняя
Интенсивность дыхания, мл CO_2 на 1 г за 1 час	0,22	0,91	3,00
Редуцирующие сахара, % на сухое вещество	0,21	0,40	1,04
Крахмал, % на сухое вещество	54,94	51,95	33,80

Как показали исследования З. А. Уваровой и Л. С. Приходько (1962), зерна нижней части метелки к фазе полной спелости проса остаются недозревшими и находятся в состоянии высокой физиологической активности. Они характеризуются высокой интенсивностью дыхания, высоким содержанием редуцирующих сахаров и меньшим содержанием крахмала по сравнению с зернами остальных частей метелки (табл. 196).

Высокие продовольственные и семенные качества проса зависят прежде всего от качества уборки и режима хранения зерна, определяющих дыхание растений.

Таблица 197

Интенсивность дыхания зерна проса при его хранении
(по Уваровой и Приходько, 1962)

Пробы	Влажность, %	Интенсивность дыхания, мл CO ₂ на 1 г за 1 час
Зерно из насыпи (исходная проба) .	17,70	0,32
Зерно из греющейся насыпи (температура зерна 40 — 50°)	15,50	1,60
Зерно после сушки	17,75	0,02

Как видно из табл. 197, особенно высока интенсивность дыхания самосогревающегося зерна. Зерно, предварительно просушенное в специальных печах, имеет незначительную энергию дыхания.

Как показали исследования В. Л. Кретовича (1964), интенсивность дыхания зерна проса зависит от влажности (рис. 36). При влажности ниже так называемой «критической» в зерне практически отсутствует свободная вода, т. е. слабо связанная с коллоидами, необходимая для активного обмена веществ. Только при влажности выше 14—15% в зерне появляется свободная вода, что приводит к резкому ускорению всех биохимических процессов, в том числе и дыхания.

Дыхание взрослых растений.

Дыхание и окислительный режим тканей проса на разных этапах онтогенеза различны. В период от прорастания до цветения у растений нередко происходит постепенное возрастание интенсивности дыхания. При благоприятных условиях освещения при переходе к цветению обычно наблюдается более быстрое и значительное усиление дыхания, чем при условиях, приводящих к запаздыванию зацветания (Туркова, 1963).

У листьев проса по мере приближения к цветению наблюдается заметное увеличение интенсивности дыхания и дыха-

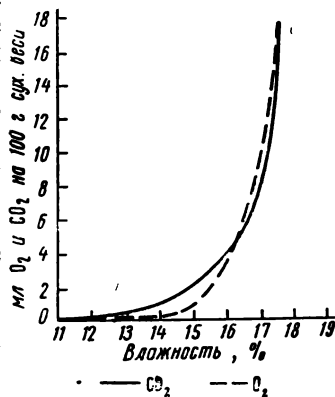


Рис. 36. Зависимость интенсивности дыхания зерна проса от влажности (по Кретовичу, 1964)

тельного коэффициента (табл. 198). Особенно сильный подъем интенсивности дыхания отмечен в фазу трубкования. Увеличение дыхательного коэффициента листьев проса соответствует падению содержания суммы органических кислот.

Таблица 198

Интенсивность дыхания и дыхательный коэффициент листьев проса в разные периоды развития растений (по Турковой, 1963)

Фаза развития	Интенсивность дыхания, мг CO ₂ за 1 час на 100 г сухого вещества	Дыхательный коэффициент, CO ₂ /O ₂	Сумма органических кислот, мг % на сухой вес
Два листа	29,1	0,81	49,5
Кушение	29,5	0,87	52,3
Выход в трубку	95,0	0,98	43,2
Выметывание	—	—	23,5

Таким образом, при подготовке растения к цветению увеличивается интенсивность дыхания и снижается содержание суммы органических кислот в листьях проса.

Известно (Сисакян и Рубин, 1944; Михлин, 1960; Рубин, 1960 и др.), что в развитии растительного организма происходит замена одной окислительной системы другой, участвующей в завершающем этапе биологического окисления. С этой точки зрения представляют интерес исследования

Е. В. Максимовой и Г. Р. Матухина (1965) по изменению интенсивности дыхания и активности терминальных оксидаз в онтогенезе листьев проса в условиях хлоридного и сульфатного засоления. Растения проса сорта Саратовское 853 выращивали в вегетационных сосудах при 60—70% влажности почвы от полной влагоемкости. Сосуды набивались выщелоченным приазовским черноземом. Засоление производилось перед посевом и в период вегетации растений в концентрации хлоридов и сульфатов к концу фазы кушения 0,25, 0,35, 0,55% солей на сухой вес почвы. Интенсивность дыхания, активность цитохромоксидазы, полифенолоксидазы, аскор-

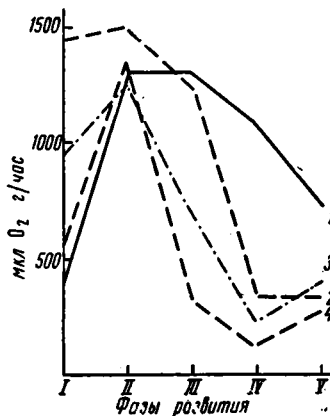


Рис. 37. Интенсивность дыхания листьев проса при хлоридном засолении (по Максимовой и Матухину, 1965):

1 — контроль; 2 — засоление 0,25%; 3 — засоление 0,35%; 4 — засоление 0,55%.
I — всходы; II — кушение; III — трубкование; IV — выметывание; V — молочная спелость

биноксидазы и ферментов флавопротеинового комплекса определяли манометрически в аппарате Варбурга. Для определения конечных оксидаз использовали различные ингибиторы. Анализ проводили в фазы всходов, кущения, трубкования, выметывания и молочной спелости.

Исследования показали, что в листьях проса на ранних этапах развития хлориды и сульфаты способствуют повышению интенсивности дыхания по сравнению с контролем (рис.

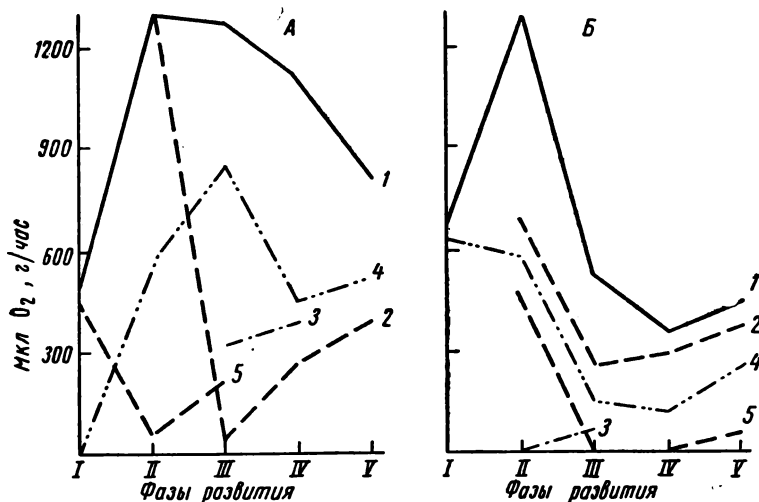


Рис. 38. Интенсивность дыхания и активность терминальных оксидаз в листьях проса:

A — контроль; B — хлоридное 0,55%-ное засоление.
 1 — интенсивность дыхания; 2 — активность флавиновых оксидаз; 3 — активность цитохромоксидазы; 4 — активность аскорбиноксидазы; 5 — активность полифенолоксидазы

37). После фазы кущения до конца вегетации интенсивность дыхания у растений засоленного фона снижается по сравнению с пресным (контролем). Чем выше концентрация засоления, тем больше снижается интенсивность дыхания листьев проса.

В фазу всходов интенсивность дыхания была наименьшей у контроля. Максимум наблюдался у растений с хлоридным засолением 0,25%. В период же от трубкования до молочной спелости интенсивность дыхания в контроле постепенно снижалась, а у растений, выросших на засоленной почве, резко падала.

Из рис. 38 A видно, что у контрольных растений основная роль в активировании молекулярного кислорода воздуха принадлежит Fe- и Cu-протеидам (цитохромоксидазе, полифенолоксидазе и аскорбиноксидазе). На засоленном же фоне

(рис. 38, Б) активность металлсодержащих ферментов подавляется, но усиливается активность флавиновых оксидаз.

При засолении наблюдается сдвиг действия оксидаз по фазам развития. Так, у растений пресного фона ферменты остаточного дыхания участвуют в активировании молекулярного кислорода воздуха в фазах кущения, выметывания и молочной спелости. Растения же опытных вариантов во все фазы развития характеризуются активностью оксидаз флавопротеинового комплекса. В вариантах сульфатного засоления цитохромоксидаза листьев исчезает в фазу трубкования, тогда как у растений пресного фона в этот период развития этот фермент достаточно активен.

Авторы констатируют глубокую перестройку дыхательных систем. Уменьшение активности металлсодержащих ферментов компенсируется повышением деятельности оксидаз флавопротеинового комплекса. Это находится в полном соответствии с существующим в литературе мнением о том, что Fe- и Cu-протеиды наиболее чувствительны к неблагоприятным факторам окружающей среды, затрудняющим осуществление нормального аэробного дыхания (Рубин, Арциховская, 1960).

ГРЕЧИХА

Дыхание гречихи изучалось в связи с секрецией нектара при разных температурах (Зауралов, Губарь, 1965). Неоднократно замечалось, что цветки гречихи, являющиеся основным медоносом в средней полосе Советского Союза, слабо выделяют нектар и плохо посещаются пчелами после ночных похолоданий. Авторы поставили перед собой задачу, раскрыть причины ослабления секреции и отыскать способы ее повышения. При этом они исходили из тех положений, что для выяснения механизма подавления секреции низкими температурами необходимо обратиться к активным метаболическим процессам. Так как дыхание является основой метаболизма клетки нектарника, авторы стремились раскрыть взаимосвязи этих двух процессов.

Растения гречихи выращивали в вегетационных сосудах, вмещающих по 8 кг сухой почвы. Влажность почвы поддерживали на уровне 60% от полной влагоемкости. Во время цветения часть сосудов помещали на ночь в холодильник, где они выдерживались до утра при температуре +3, +4°C. Другая часть оставалась в вегетационном домике. Эти растения для выравнивания условий освещения накрывали колпаками из черной бумаги. Через 2—3 час после окончания охлаждения и снятия колпаков определяли количество выделившегося в нектаре сахара. Температура днем, во время взятия проб нектара, изменялась в отдельные дни от 16 до 24°, а мини-

мальная ночная температура в домике была ниже, чем в момент определения нектара, на 4—12°. Различия температуры домика в момент взятия проб и холодильника колебались в пределах 10—21°.

Определение содержания сахаров в нектаре показало, что охлаждение значительно подавляет секрецию. Однако полного параллелизма в изменении секреции и температуры не наблюдается. Это, вероятно, связано с общим снижением интенсивности секреции к концу фазы цветения.

Что же касается дыхания, то оказалось, что нектарники дышат значительно интенсивнее, чем цветonoжки (табл. 199).

Сравнение интенсивности дыхания нектарников с другими органами растения гречихи (табл. 200) показало, что нектарники дышат интенсивнее листьев и стебля, хотя и несколько менее интенсивно, чем целые цветки. Последнее, по предположению авторов, возможно, связано с травмой, получаемой нектароносной тканью во время ее отделения.

Высокий уровень дыхания нектарников сравнительно с другими частями цветка и различными органами растения указывает на высокую интенсивность метаболических процессов в клетках нектарников и, по мнению авторов, возможна связь секреции и дыхания.

Для выяснения зависимости между этими процессами авторы проследили влияние ночного охлаждения на дыхание цветков. Оказалось, что в результате охлаждения и последующего подъема температуры почти во всех случаях обнаруживается значительное усиление дыхания цветков. Секреция в подобных случаях всегда снижается. Аналогичные результаты были получены и при определении дыхания листьев с растений, находившихся в тех же условиях.

Авторы не ограничились изучением последствия охлаждения и провели опыты по изучению непосредственного действия пониженных температур на дыхание в связи с секрецией. С этой целью часть растений помещали на ночь в холо-

Таблица 199
Интенсивность дыхания различных частей цветка гречихи (в мл O_2 на 1 г сырого веса за 30 мин) (по Зауралову и Губарь, 1965)

Часть цветка	Пределы колебаний	Среднее
Цветonoжки .	25,6—197,8	113,0
Цветоложе . .	67,1—280,3	142,4
Нектарники .	141,8—213,4	174,0

Таблица 200
Интенсивность дыхания различных органов гречихи (в мл O_2 на 1 г сырого веса за 30 мин) (по Зауралову и Губарь, 1965)

Органы растения	Пределы колебаний	Среднее
Нектарники . . .	105—1528	519
Цветки	235—1540	655
Листья	96—536	287
Стебли	75—157	110

дильник, другую часть оставляли в вегетационном домике. Утром с тех и других растений непосредственно в холодильнике и в домике брали цветки для определения их дыхания. После закладки опыта растения из холодильника перемещали в домик, где находились и контрольные растения. Через 5—6 час с тех и других растений снова брали цветки для выяснения действия охлаждения.

Оказалось, что при пониженной температуре дыхание у охлаждавшихся растений менее интенсивное, чем у растений, оставшихся при более высокой температуре в вегетационном домике. Перемена температуры не проходила бесследно, а вызывала стимуляцию дыхания — среди дня охлаждавшиеся ранее растения дышали более интенсивно, чем растения, не подвергавшиеся охлаждению.

Таким образом, ночное охлаждение подавляет оба процесса — и дыхание и выделение нектара. Однако дыхание при повышении температуры быстро восстанавливается и даже становится более интенсивным, а восстановление секреции, если оно вообще имеет место, значительно отстает, так что в 9—11 час утра, в часы максимального посещения гречихи пчелами, количество нектара у охлаждавшихся растений оказывается значительно сниженным. Лишь спустя 2—3 час после перестановки растений в домик цветки раскрываются и начинают выделять нектар.

В ряде работ изучалось влияние внесения микроэлементов на интенсивность дыхания листьев гречихи и содержание в них аскорбиновой кислоты (Кокки, 1957; Гусева, 1966). Внесение марганца и бора большей частью вызывает активирование дыхательного газообмена.

ЛИТЕРАТУРА

- Барская Т. А., Егорова А. А. Тр. Карельск. филиала АН СССР, 1960, вып. 28. Гребинский С. О. Усп. совр. биол., 1944, 18. Гусева В. А., Шенцева Г. М., Курчанова Л. Н. Кн. «Микроэлементы в сельском хоз. и медицине» (тез. докл.). Улан-Удэ, 1966, 3. Деева В. Е. Тр. Ленингр. технол. ин-та пищ. пром., 1956, 13. Жолкевич В. Н., Четверикова А. Г., Рогачева А. Я. Физиол. раст., 1965а, 12, вып. 2; ДАН СССР, 1965б, 165, 1. Жуковская Н. Г. Канд. дисс. Киев, 1965. Зайцева М. Г., Седенко Д. М., Позднякова В. А. Физиол. раст., 1962, 9, вып. 1. Зауралов О. А., Губарь Г. Д. Физиол. раст., 1965, 12, вып. 2. Зенченко В. А. Автореф. канд. дисс. М., 1964; сб. «Растение и среда». М., «Наука», 5. Кретович В. Л. Основы биохимии растений. М., «Высшая школа», 1964. Коккин А. Я. Исследования больного растения. Петрозаводск, 1948; Физиол. раст., 1957, 4, вып. 4. Комулайнен А. А., Лавриненко Е. П. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 1960, вып. 28. Котельникова А. В. Усп. биол. химии, 1962, 4. Курсанов А. Л. Вестн. АН СССР, 1962, 9. Курсанов А. Л. и Павлинова О. А. Биохимия, 1950, 15, вып. 2. Лимарь Р. С. Физиол. раст., 1958, 5, вып. 3.

Львов С. Д. Кн. С. П. Костычев. «Физиология растений». М., Сельхозгиз, 1937; Тимирязевское чтение VIII. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950. Максимова Е. В., Матухин Г. Р. Физиол. раст., 1965, 12, вып. 3. Михлин Д. М. Биохимия клеточного дыхания. М., Изд-во АН СССР, 1960. Михлин Д. М. и Колесников П. А. Биохимия, 1947, 12, вып. 5. Мусаева Л. Д. Физиол. раст., 1957, 4, вып. 3. Окунцов М. М. и Аксенова О. Ф. Сб. «Физиология устойчивости растений». М., Изд-во АН СССР, 1960. Прохорова А. П. и Кротович В. Л. ДАН СССР, 1951, 80, 1. Радченко С. И. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. 4, 1940, вып. 4; Физиол. раст., 1955, 2, вып. 6. Рубин Б. А. Биохимия, 1936, 1, вып. 4; Тимирязевское чтение XIX. М., Изд-во АН СССР, 1960. Рубин Б. А., Арциховская Е. В. Биохимия и физиология иммунитета растений. М., Изд-во АН СССР, 1960. Савицкая Н. Н. Автореф. канд. дисс. Л., 1959. Семихатова О. А. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. 4, 1953, вып. 9. Сисакян Н. М. и Рубин Б. А. Биохимия, 1944, 9. Сказкин Ф. Д. Тимирязевское чтение XXI. Изд-во АН СССР, 1961. Сметанникова А. И. Тр. БИН АН СССР, эксперим. бот., 1963, вып. 16. Туркова Н. С. Дыхание растений. Изд-во МГУ, 1963. Уварова З. А. и Приходько Л. С. Тр. Ин-та бот. АН КазССР, 1962, 12. Angsten H. Wiss. Abhandl. Dtsch. Acad. Landwirtschaftswiss. Berlin, 1956, 20. Barker J. Proc. Royal Soc. London, 1936, Ser. 13, 112. Bushnell W. R., Allen P. J. Plant Physiol., 1962, 37, 6. Frič E., Majernik O. A. Phytopathol. Z., 1964, 50, 1. James W. O. Advancement Sci., 1954, 11; Phytologist, 1955, 54, 1. Leopold A. C., Guernsey F. S. Physiol. plantarum, 1954, 7, 1. Mac Donald I. R. and Dekock P. C. Physiol. plantarum, 1958, 11, 3. Millerd A., Scott K. Austral. J. Biol. Sci., 1956, 9, 1. Millerd A., Scott K. J. Austral. J. Biol. Sci., 1963, 16, 4. Scott K. J. Phytopatology, 1965, 55, 4. Scott K. J., Smillie R. M. Plant Physiol., 1966, 41, 2.

ВОДНЫЙ ОБМЕН

Удовлетворение потребности растений в воде является важнейшим условием их произрастания. Для развития орошаемого земледелия, а также для неполивного («сухого») земледелия, на долю которого приходятся большие земельные массивы, очень важно рациональное использование поливной воды и естественных осадков, накопление в почве воды и экономное ее расходование. Для рационального использования воды необходимо глубокое и всестороннее изучение потребности в воде отдельных сельскохозяйственных культур, изучение их водообмена, вскрытие факторов, повышающих устойчивость против неблагоприятных условий водоснабжения.

Потребление воды в разные периоды развития растения

Потребление воды, как известно, неодинаково на разных этапах развития растений, и у различных культур и сортов эти изменения водообмена в онтогенезе проходят по-разному, они в значительной степени зависят также от внешних условий.

Общее расходование воды разными растениями при оптимальной влажности почвы в различных экологических условиях, без подразделения на транспирацию и испарение воды с поверхности почвы, представлено на рис. 39. Каждая из этих кривых отражает биологические особенности рода, вида и сорта растения и различия в условиях их выращивания.

У яровой пшеницы и проса восходящая ветвь кривых поднимается вверх очень круто и не менее круто опускается вниз на нисходящем отрезке. Период максимального потребления воды относительно короткий, поэтому максимум выражен довольно отчетливо. Однако такой характер кривых наблюдается не повсеместно. Влияние резко континентального климата Приуралья отчетливо видно на просе. В условиях морского климата Ленинградской области амплитуда среднесуточных расходов влаги наименьшая у овса.

Потребление воды у многих растений характеризуется од-
новершинной кривой с единственным максимумом, асиммет-
рично сдвинутым вправо — ближе ко второй половине веге-
тационного периода. Поэтому часто считают, что решающим в
вопросе о потреблении воды растениями является либо коли-
чество растительной массы и прирост ее по фазам, либо ве-
личина листовой поверхности. По-
требность в воде по фазам и ста-
диям развития растений связывают
также с критическими периодами у
растений.

Между тем огромное количество фактов показывает, что масса ра-
стений и ее прирост по фазам могут
быть различными (при изменении
условий питания растений, превра-
щении почвы из бесструктурной в
структурное состояние и т. п.), а ре-
жим потребления воды будет почти
одинаковым. Поэтому рост и увели-
чение поверхности растений не от-
ражают всей сложности явлений,
связанных с расходом воды расте-
ниями. Это можно объяснять
различиями в условиях среды и, по-
видимому, разнообразием условий
питания.

Одно время надежным биологи-
ческим показателем, пригодным для классификации растений
по засухоустойчивости и характеру водообмена, считали
транспирационные коэффициенты.

Сравнивая транспирационные коэффициенты, полученные
в вегетационных и полевых условиях и отмечая их несоответ-
ствие, все же считают, что измеренный в соответствующих ус-
ловиях транспирационный коэффициент может служить ос-
нованием для приблизительной оценки потребности культур-
ных растений в воде. Широко используются транспирацион-
ные коэффициенты и для обоснования норм потребления воды
культурными растениями при орошении.

Транспирационные коэффициенты в зависимости от усло-
вий выращивания, сорта и других причин колеблются в весь-
ма значительных размерах (Макодзоба, 1956):

Пшеница	1530—235
Рожь	724—377
Ячмень	676—258
Овес	665—401
Просо	447—275
Гречиха	646—371
Кукуруза	369—233

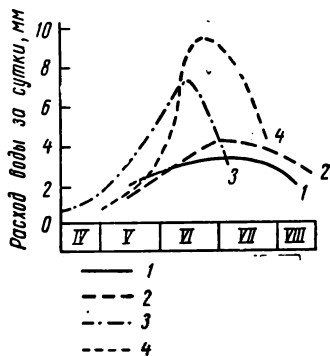


Рис. 39. Валовое потребление воды растениями при оптимальной влажности почвы:

1 — овес в Ленинградской области; 2 — яровая пшеница на Среднем Урале; 3 — яровая пшеница на Северном Кавказе; 4 — просо в Приуралье

Амплитуда колебаний транспирационных коэффициентов при оптимальной влажности почвы у разных сортов может составлять следующие величины: у просо — 27, у пшеницы — 41, у гречихи — 38.

Величина транспирационного коэффициента находится в тесной зависимости от обеспеченности растений водой и питательными веществами, при этом чем полнее обеспечены растения элементами питания, тем экономнее они расходуют влагу (табл. 201 и 202).

Таблица 201

Величина транспирационного коэффициента в различные по засушливости годы (по данным Безенчукской опытной станции)

Культура	Год	
	засушливый	влажный
Пшеница	628	316
Овес	655	293
Ячмень	618	288
Просо	443	198
Кукуруза	437	160

Таблица 202

Влияние удобрений и влажности почвы на величину транспирационного коэффициента у овса (по Прянишникову)

Условия питания	Влажность почвы, % от полной влагоемкости		
	40	60	80
Без удобрений .	402	483	505
С удобрениями .	334	372	409

В поисках более совершенного метода установления норм потребления воды культурными растениями стали применять в расчет коэффициенты водопотребления — отношение общего расхода воды за вегетационный период растения (транспирация и испарение воды почвой) к величине урожая всей органической массы или основной продукции. Коэффициенты водопотребления можно рассматривать как полезные транспирационные коэффициенты.

Коэффициенты водопотребления, как и транспирационные коэффициенты, колеблются в широких пределах в зависимости от условий плодородия почвы, величины урожая и степени обеспеченности растений влагой. Так, у растений проса, выращенных в условиях

Приуральской пустыни с применением удобрений, коэффициент водопотребления составил 611 (при урожае зерна 33,1 ц/га), а без удобрений — 1010 (при урожае 14,8 ц/га) (Алпатъев, 1954).

Транспирационные коэффициенты служат показателями пластичности растений при изменении условий среды, они особенно полезны при изучении влияния агротехники на продуктивность использования ресурсов влаги.

Корневая система, ее размеры, рост и деятельность

Усвоение растением воды осуществляется главным образом корневой системой, основная функция которой поглотительная деятельность. Корень является органом, обладающим высокой метаболической активностью (Сабинин, 1949).

Для корня как органа поглощения важны величины его поглощающей поверхности, размещение основных частей в почве, интенсивность деятельности при различных условиях водного и питательного режима.

Истинные размеры корневых систем во много раз больше, чем обычно представляют себе, основываясь на остатках корней, обнаруживаемых при выкапывании растения из земли, когда большая часть наиболее деятельных тонких корешков оказывается оборванной. Более полные представления о размерах корневых систем дают нам исследования В. Г. Ротмистрова (1910), А. П. Модестова (1915, 1932), Уивера (Weaver 1957), И. В. Красовской (1935), Н. З. Станкова (1964) и других, которые показали, что у хлебных злаков (овса, ржи, пшеницы и др.) корневая система уходит на глубину 1,5—2 м и более, кроме того, она широко распространяется во все стороны. Значительно глубже и шире идут корни растений засушливых местообитаний. Общая длина корней со всеми их разветвлениями даже у небольших растений измеряется уже километрами, а у более крупных — десятками и сотнями километров. Воспринимающая поверхность их увеличивается еще в несколько раз благодаря развитию корневых волосков.

Дитмером (Ditmer, 1937) были произведены тщательные подсчеты общей поверхности корней и корневых колосков у растений озимой ржи, выращенной в больших деревянных ящиках. У хорошо раскустившихся растений корневая система ко времени колошения достигла гигантских размеров. В среднем на одном растении оказалось 143 корня первого порядка, 35 тыс. корней второго порядка, 2 300 тыс. корней третьего порядка и 11 500 тыс. корней четвертого порядка, всего почти 14 миллионов корней. Общая длина всех этих корней составляла 600 км, а общая их поверхность около 225 м². На этих корнях находилось около 15 млрд. корневых волосков, общей длиной около 10 тыс. км и общей площадью 400 м². Надземная часть этих растений состояла из 80 побегов с 480 листьями общей площадью 4,5 м². Общая поверхность корневой системы была приблизительно в 130 раз больше общей поверхности наземной части растения. По вычислениям этого исследователя, средний ежедневный прирост корневой системы озимой ржи составил около 115 тыс. новых корней и 119 млн. новых корневых волосков при увеличении общей длины корней в день на 5 км и общей длины корневых волосков на 80 км. Эти данные показывают, что всасывающая деятель-

ность корней захватывает все новые участки почвы, а это имеет огромное значение для поглощения воды и минеральных солей.

Длина корней у злаков, культивируемых в обычных условиях, оказалась в 100 раз меньшей, чем у тех же растений в изолированной культуре. Непостоянен и вес подземных частей растений, который в зависимости от видовых особенностей растения и условий выращивания может колебаться от 50—60 ц/га и больше. Кроме того, необходимо помнить, что по способности поглощать воду и минеральные вещества отдельные участки корней крайне неравноценны. Очень высокой поглощательной способностью характеризуются корневые волоски, а части корней с опробковевшей поверхностью обладают пониженной активностью. Весьма характерным для корневой системы является исключительно большая способность к ветвлению, в тысячи раз превышающая такую у надземных органов. Характерной особенностью является также то, что длина растущей зоны у корней обычно бывает сравнительно короткой и составляет около 10 мм (или немного больше) по сравнению с растущей зоной у стеблей, где она колеблется от 2—4 до 30 см и больше.

Некоторое представление о величине поверхности корней и корневых волосков (в см²) в одном и том же объеме почвы в естественных условиях у отдельных растений дают следующие данные:

	корни	корневые волоски
Овес	316	3 419
Рожь	503	7 677
Мятлик луговой	2129	15 800

Корневые системы бывают интенсивные, хорошо разветвленные, с большим количеством мочковатых корней и потому обладающие большой поглощающей поверхностью, и экстенсивные, характеризующиеся противоположными показателями.

Вода, находящаяся в почве, не в одинаковой степени доступна растениям, ее доступность зависит от состояния и формы. В этом случае большое значение имеют физические свойства и химический состав почвы, характер и прочность связи воды с почвенными частицами, содержание органических веществ, поглощающая способность и характер корневой системы растения и другие факторы.

Для усвоения почвенной влаги имеет значение также рост корневых систем. Степень эффективности использования почвенной воды корневыми системами разных растений различна. Дитмер (Ditmer, 1938) показал, что в верхних слоях почвы в ее кубическом сантиметре овес образует 6 см² корневой

поверхности, рожь — 12 см², мятлики — 26 см²; количество корневых волосков на 1 см почвы у овса при этом 10 000, у ржи — 20 000 и у мятлика — 6700. Эффективность использования почвенной воды у этих растений выше всего у мятлика и ниже всего у овса. Развитие корневой системы в сильной степени зависит от условий жизни растений. Наиболее развиты корни обычно у растений засушливых местообитаний, использующих скудное содержание воды в почве. У растений, произрастающих в сырых и тенистых местах, слабо развита корневая система, легко получающая воду и мало ее расходующая.

Слишком высокая влажность почвы, приближающаяся к полной влагоемкости, оказывается уже вредной для растений, так как ухудшаются условия аэрации почвы. При недостаточной аэрации подавляются аэробные микробиологические процессы в почве (нитрификация, окисление серы), преобладают восстановительные анаэробные процессы, что приводит к накоплению аммиака, сероводорода, метана, закисных соединений железа и марганца, к нарушению дыхания корней. Необходимая для корней концентрация кислорода нужна тем больше, чем выше температура почвы. Имеются, например, следующие данные: при содержании в среде кислорода в количестве 3% рост корней угнетался с 18°, а при 10% кислорода рост корней подавлялся при 30°. Нарушение аэрации отрицательно влияет не только на рост корней, но и на рост всего растения, что является следствием угнетения корневой системы.

Предельная нижняя граница допустимой для орошаемых культур влажности почвы должна быть значительно выше влажности устойчивого завядания и отвечать потребности растений в соответствии с высотой урожая. По С. Н. Рыжову (1948), это нижний предел оптимального увлажнения почвы, а по А. А. Роде (1952) — влажность разрыва капилляров.

Потребность растения в воде в течение вегетации и величина нижнего предела оптимальной влажности почвы изменяются в зависимости от роста и развития, особенностей почвенно-гидрологических и климатических условий, уровня агротехники и величины урожая. Считают, что проведение поливов должно производиться с поддержанием дифференцированной влажности почвы в определенных пределах, обычно от 50 до 80% от предельной полевой влагоемкости.

Устьичный аппарат, закономерности изменений состояния устьиц

Одной из важнейших особенностей устьиц является их устройство и способность замыкающих клеток при изменении своей конфигурации открываться и закрываться, образуя

устычную щель. Устьичная щель является основным приспособлением для вентиляции листа — через нее происходит газообмен с атмосферой и выделение водяных паров.

У злаков замыкающие клетки устьиц представляются совершенно прямыми и параллельными друг другу, но средняя часть каждой из них имеет очень толстые стенки, тогда как концы пузыревидно вздуты и тонкостенны. При поступлении в эти замыкающие клетки воды диаметр концевых расширений увеличивается и средние толстостенные части отодвигаются друг от друга, открывая устьичную щель. При падении тургора в замыкающих клетках они вновь сближаются и щель закрывается.

По исследованиям Стольфельта (Stolfelt, 1957), устьичные движения определяются тремя основными реакциями: фотоактивной реакцией открывания, вызываемой переходом от темноты к свету; гидроактивной реакцией закрывания, осуществляемой при возникновении в листе недостатка насыщения водой (дефицит влаги в листе и замыкающих клетках уменьшает чувствительность последних к свету); гидропассивной реакцией закрывания, связанной с пассивными движениями, происходящими при высоком накоплении воды в клетках, окружающих устьичные клетки.

В основе процессов, обуславливающих изменения тургора в замыкающих клетках устьиц, лежит превращение крахмала в сахар и обратно, происходящее в замыкающих клетках и вызываемое изменениями хода ферментативных процессов. При переходе крахмала в сахар сильно возрастает концентрация, а вместе с тем и сосущая сила клеточного сока замыкающих клеток. При переходе сахара в крахмал наоборот — щель устьиц закрывается в связи с уменьшением сосущей силы замыкающих клеток.

Поведение устьиц в течение суток зависит не только от условий погоды, но и от особенностей самих растений. У злаков устьица обычно закрыты ночью и при достаточной влажности почвы и воздуха открыты днем. При недостатке влаги период открывания устьиц у них сильно сокращается и может ограничиваться временем с 5 до 10—11 час, причем полного открывания не происходит.

Водный баланс и значение завядания для растений

Представление о водообмене растения можно иметь при учете поступления и расходования им воды, т. е. его водного баланса. Поглощение воды и транспирация являются взаимосвязанными сторонами одного процесса, а их соотношение определяет общее содержание воды в растении. Разница между наблюдаемым содержанием воды в растении и содержанием ее при полном насыщении растения водой получила наз-

вание водного дефицита, выражаемого в процентах от максимального содержания воды в растении (Максимов, 1944; Сабинин, 1955, и др.). По времени наступления дефицита различают полуденный дефицит и остаточный дефицит. Полуденный водный дефицит наблюдается в самых различных экологических условиях. У растений ксероморфного типа в полуденные часы он достигает 20—25%, его величина зависит от метеорологических условий, а содержание воды в листьях растений находится в обратной зависимости от дефицита насыщения водяным паром атмосферы. Недостаток воды в полуденные часы приводит к перераспределению ее в растениях: части растения, физиологически более активные, оттягивают воду от менее активных. В связи с этим полуденный водный дефицит выражен слабее в верхних листьях, чем в нижних. В полуденные или послеполуденные часы в листьях наблюдается отрицательный водный баланс, обусловленный тем, что корни не успевают покрывать расход воды при сильно возросшей транспирации. В результате этого может наблюдаться временное завядание растений (Алексеев, 1948). При снижении транспирации вечером и ночью до минимума дефицит ликвидируется за счет подаваемой корнями воды.

Таблица 203

Величина водного дефицита (в %) в тканях различных органов растений во время завядания (по Туманову, 1929)

Растения	Листья			Стебли		
	з а в я д а н и е					
	слабое	сильное	предельное	слабое	сильное	предельное
Овес удобрённый	18	65	58	28	57	61
» неудо́ренный	25	63	—	37	57	63
Просо удо́ренное	30	72	88	31	63	81
» неудо́ренное	15	65	82	28	64	77
Гречиха	21	29	57	4	0	10

При незначительном и кратковременном завядании (табл. 203) происходит небольшое повышение проницаемости, которое довольно легко исчезает при поглощении воды. Глубокое и длительное завядание вызывает необратимое или почти необратимое повышение проницаемости, приводящее к отмиранию клеток или их сильному повреждению. При снижении влажности почвы и завядании растений многими авторами также отмечалось повышение количества связанной и понижение количества свободной воды в растениях. Например,

по исследованиям Е. В. Лебединцевой (1929, 1930), в листьях гречихи в состоянии завядания содержалось 39% связанной воды против 17% в листьях контрольных растений. Аналогичные данные были получены и в опытах с просом (табл. 204).

Таблица 204

Содержание разных форм воды (в % от сырого веса) в листьях проса Кремового при разной влажности почвы (по Васильевой, 1957)

Вода	Влажность почвы, % от полной влагоемкости	25/VI	1/VII	7/VII	16/VII
Общее количество	70	85	83	83	84
	40	76	80	78	80
Связанная	70	15	24	22	29
	40	23	36	32	37
Свободная	70	70	59	61	55
	40	53	44	46	43

Устойчивость к почвенной и атмосферной засухе на разных этапах развития растений. Критический период

В нашей стране с ее континентальным климатом засухи играют очень большую роль. Под засухой понимают погодные условия, характеризующиеся отсутствием осадков, повышением температуры и сильным снижением влажности воздуха. Засуха бывает атмосферная и почвенная, чаще она начинается как атмосферная и переходит в почвенную.

Атмосферная засуха может наступать при спокойной безветренной погоде или в виде суховея, горячего ветра, а иногда в виде мглы. При мгле атмосфера мутнеет, заволакивается дымкой. Во многих случаях мгла сопровождается суховеем, что действует на растения особенно губительно. По сроку наступления засухи могут быть весенними, летними, осенними и зимними, а по продолжительности — кратковременными и длительными. Даже кратковременные засухи для растений не проходят бесследно. Поэтому следует всячески предупреждать повреждения растений от засухи, используя для этого правильную агротехнику, подбирая засухоустойчивые культуры и сорта, а также повышая их засухоустойчивость. Засуха оказывает весьма многообразное влияние на растение, вызывая повреждения от перегрева и от обезвоживания клеток растения. При атмосферной засухе очень сильно возрастает температура и падает влажность воздуха. Расход воды растением настолько возрастает, что корневая система не успе-

вает доставлять необходимое для охлаждения растения количество воды к испаряющим листьям даже при достаточном запасе воды в почве. Перегрев вызывает повреждение растения, называемое запалом, который обнаруживается обычно через некоторое время в виде различных некротических пятен на листьях. При атмосферной засухе бывает также захват, который связан с суховеями, когда при сравнительно невысоких температурах наблюдается сильный ветер и большая сухость воздуха. В этом случае листья просто высыхают, сохраняя зеленую окраску.

Вредное воздействие кратковременных засух сказывается на растениях с растянутым периодом цветения, например у гречихи. Изучению водного режима гречихи, главным образом влиянию недостатка почвенной влаги в период ее цветения и плодоношения, было уделено внимание в ряде исследований (Ашкромов, 1945; Кобозева, 1955, и др.).

У каждого растения во время вегетации имеются периоды, когда оно особенно чувствительно к недостатку воды в окружающей среде или к недостатку или избытку некоторых других метеорологических факторов, оказывающих влияние на величину урожая. Эти периоды вегетации называли «критическими периодами», а факторы, их обуславливающие, — «критическими факторами». Более полно критический период был описан у злаков; считается, что он приурочен к межфазному периоду трубкования — колошение (Сказкин, 1938; Заблуда, 1948, и др.).

На основании ряда исследований можно полагать, что критический период по отношению к воздушной засухе совпадает с критическим периодом по отношению к почвенной засухе (Красносельская-Максимова, 1930, и др.) и связан с периодом формирования репродуктивных органов и периодом полового процесса. Другие исследователи полагают, что критический период не является постоянным для данного растения, а в зависимости от внешних условий может смещаться от одной фазы развития к другой или совсем не существует (Кузьменко и Воробьев, 1935, и др.).

Выяснение вопроса об устойчивости растений к недостатку воды в почве в онтогенезе для яровых хлебных злаков дало возможность более точно установить периоды большей или меньшей чувствительности их к засухе (Заблуда, 1948; Сказкин, 1961, и др.).

Устойчивость хлебных злаков в различные периоды онтогенеза оказалась различной, снижение урожая при этом происходит за счет различных элементов его структуры (табл. 205).

В отношении почвенной засухи злаки оказываются наиболее устойчивыми в стадии яровизации (Сказкин и Лерман, 1952; Лерман, 1955). Снижение урожая в этот период проис-

ходит за счет того, что в точках роста закладывается меньшее количество колосков, но оно компенсируется образованием продуктивного подгона. Примерно то же самое имеет место и в начале световой стадии. Устойчивость растений снижается к концу световой стадии и особенно в третью стадию (по Сапегину и Новикову), которая начинается с момента образования тычиночных бугорков и заканчивается образованием тетрад из материнских клеток пыльцы, т. е. с момента появления тычиночных бугорков в колосках средней части колоса.

Таблица 205

Влияние почвенной засухи в различные периоды развития растений на урожай зерна яровых злаков (в % от контроля) (по Заблуде, 1948)

Место сбора урожая	Период засухи			
	стадия яровизации	световая стадия	формирование тетрад	после колошения
Ячмень Паллидум 43				
Главный стебель	86,6	40,8	30,2	84,7
Боковые стебли	122,5	102,3	0,0	70,1
Общий	102,2	69,8	16,9	81,6
Овес Византийский				
Главный стебель	78,1	43,2	26,5	62,6
Боковые стебли	123,3	105,0	86,1	28,3
Общий	102,4	76,7	58,5	44,2
Пшеница Лютесценс 62				
Главный стебель	93,6	86,8	17,0	76,2
Боковые стебли	118,2	104,3	56,7	54,7
Общий	105,2	95,6	36,1	66,1

Высокая чувствительность к недостатку воды распространяется и на период формирования пыльцы из тетрад спорогенной ткани пыльников, заканчиваясь колошением, цветением и процессом оплодотворения. Снижение урожая в это время происходит в результате повреждения органов цветка и нарушений в половом процессе, т. е. в основном за счет увеличения череззерницы и пустоколосья. При возобновлении полива образующийся непродуктивный подгон, отнимая питательные вещества от главного стебля, может снижать его урожай (Миллер, 1948, 1949). Недостаток воды в почве от конца колошения, цветения и до созревания снижает урожай в меньшей степени, уже за счет ухудшения налива и образования щуплого зерна (табл. 206).

Снижение урожая в критический период происходит в основном за счет повреждения цветков и пыльцы, приводящего к уменьшению количества зерен в колосе (Заблуда, 1948, и др.). При одинаковом же количестве колосков в колосе озерненность его падает при засухе в критический период из-за повреждения некоторых органов цветка, в результате чего подавляющее количество цветков в колосе остается стерильным. То же происходит при действии воздушной засухи в период

Таблица 206

Влияние недостатка влаги в почве в различные периоды развития растений на урожай зерна овса сорта Тунис (в % к контролю) (по Сказкину, 1961)

Время засухи	У р о ж а й		
	с главного стебля	с боковых стеблей	общий
В первой половине световой стадии	60,2	50,1	54,4
Во второй половине световой стадии (третья стадия) . . .	42,3	46,6	44,9
В период формирования тетрад	28,5	11,6	18,6
В период от конца цветения до молочной спелости	71,1	68,7	69,2

формирования цветков в колосе и особенно в период цветения — оплодотворения; отмечено снижение урожая при воздушной засухе за счет снижения числа зерен (Минина, Игицкая и Мацкевич, 1941). Полагают, что почвенная засуха действует в первую очередь на андроцей (Носатовский, 1934, и др.).

Начало критического периода обычно связывают с образованием тетрад, но известны факты, показывающие, что снижение урожая зерна при недостатке воды в почве начинается в конце световой стадии (Сказкин, 1961, и др.), когда в период, предшествующий образованию тетрад, уже можно наблюдать существенные отклонения от нормального морфогенеза.

Череззерница и пустоколосье имеют своей главной причиной повреждение пыльцы при образовании ее из материнских клеток пыльников. У злаков, при низкой влажности почвы, в цветках верхней и нижней частей колоса пыльники обычно недоразвиты, а пыльца в них иногда бывает абортивная; пыльца в цветках средней части колоса бывает стерильна на 50—60% (Сказкин и Шпилея, 1947; Аникиев и Горощенко, 1950, 1955; Петровская, 1956; Моткалюк, 1965).

При засухе в конце световой стадии пыльцевые зерна силь-

но деформируются, в них наблюдается циторриз, происходит вакуолизация плазмы и плазмолиз. Содержание пыльцевых зерен часто приобретает пенообразную структуру (Аникиев, 1959; Завадская, 1959; Петровская, 1956; Углов, 1959; Сказкин и Шпилеия, 1947). Формирование пыльцы у ячменя при засухе сильно запаздывает. В начале колошения большая часть пыльцы еще не имеет спермиев, отличается меньшими размерами и часто сильно деформирована (Модилевский, 1958). Жизнеспособность пыльцевых зерен резко снижается и теряет способность оплодотворять цветки, находящиеся в нормальных условиях водоснабжения (Аникиев и Горощенко, 1950, 1955; Петровская, 1956; Углов, 1959). Данные о влиянии недостатка воды в почве в критический период на гинецей злаков говорят об отсутствии подобных повреждений или они бывают незначительны (Аникиев, 1959, и др.).

У некоторых двудольных наряду с повреждением андрогинея повреждается и гинецей, хотя эти повреждения гинецея бывают выражены в меньшей степени.

Ф. Д. Сказкин (1961) приходит к выводу, что начало критического периода следует отнести к появлению материнских клеток пыльцы в археспориальной ткани пыльников, что у злаков соответствует периоду образования цветков в средней части колоса, когда зачаточные пыльники принимают бобовидную форму и начинают вытягиваться тычиночная нить. Это бывает примерно во вторую половину третьей стадии, по Сапетину и Новикову (Аникиев, 1963). Концом критического периода следует считать окончание процесса оплодотворения, внешним признаком которого можно считать у злаков опускание рыльца завязи и прекращение роста пыльцевых мешков. В критический период формируются репродуктивные органы, протекает процесс цветения и оплодотворения. Этот период характеризуется большой напряженностью всех физиологических процессов, необходимых для осуществления процесса оплодотворения.

Для онтогенеза растения характерно уменьшение общего содержания воды с возрастом. Это уменьшение чередуется с небольшим подъемом в критический период и в фазу молочной спелости (Невский, 1956), хотя, вероятно, в это время происходит наибольший приток воды из почвы. Формирующиеся в точках роста репродуктивные органы являются более водоемкими, чем вегетативные. Они являются более молодыми, должны быть более насыщенными водой, а поэтому легче подвергаются действию засухи (Сказкин и Шпилеия, 1947).

В критический период в листьях происходит обычно увеличение содержания свободной воды при общей тенденции ее уменьшения к концу вегетации (табл. 207 и 208).

Содержание связанной воды, так же как и концентрация клеточного сока и осмотическое давление, в целом к концу ве-

Таблица 207

Содержание разных фракций воды и концентрация клеточного сока в листьях растений ячменя Винер (в %) в разные периоды развития (по Сказкину, 1961)

Период развития	Содержание воды			Концентрация клеточного сока
	общей	свободной	связанной	
Начало световой стадии	85,5	76,4	9,1	10,2
Конец световой стадии	84,5	65,4	19,1	12,0
Формирование пыльцы и гинецея	85,0	69,7	15,3	10,0
Колошение	77,2	54,8	22,4	16,3
Молочная спелость	78,0	58,8	19,6	15,5

Таблица 208

Содержание разных фракций воды и осмотическое давление в листьях и колосьях ячменя при различной влажности почвы в критический период (по Моткалюк, 1965)

Период развития	Варианты опыта	Осмотич. давление, <i>атм</i>		Количество воды, % к сырому весу					
				листья			колос		
		листья	колос	I*	II**	III***	I	II	III
Начало критического периода (тетрады) . . .	контроль засуха	7,5	9,9	35,6	19,7	15,6	48,1	25,1	23,0
		8,7	13,6	52,4	21,6	30,8	54,3	33,2	21,1
Конец критического периода (цветение) . . .	контроль засуха	9,2	11,4	49,4	22,2	27,2	40,5	27,6	12,9
		24,1	19,8	57,4	42,9	14,5	71,4	44,0	27,4

* I — связанная вода.

** II — осмотически связанная вода.

*** III — коллоидно связанная вода.

гетации повышается при некотором снижении в критический период (Невский, 1956; Свидерская, 1959; Завадская, 1959). Одновременно повышается вязкость плазмы, которая достигает максимума к периоду редукционных делений, при последующем ее снижении к колошению, т. е. периоду осуществления полового процесса. Вязкость плазмы в листьях к моменту цветения уменьшается, а в генеративных органах увеличивается (Генкель и Марголина, 1951).

Содержание воды при засухе у растений овса уменьшает-ся во все периоды развития, особенно заметно в нижних и отчасти верхних листьях. Репродуктивные же органы теря-

ют воду в меньшем количестве и обеспечены ею относительно лучше.

При действии воздушной засухи репродуктивные органы теряют наибольшее количество воды, что, очевидно, связано с внезапным наступлением воздушной засухи. Медленно наступающая почвенная засуха в известной мере закаливает растения. В листьях ячменя во время засухи увеличивается количество связанной воды, особенно в критический период, что повышает устойчивость растений. Однако снижение содержания свободной воды в этот период, возможно, не способствует нормальному прохождению физиологических процессов. Возрастающие при засухе в критический период концентрация клеточного сока и осмотическое давление при возобновлении полива почти не снижаются. Наиболее сильно во время засухи в критический период возрастает вязкость плазмы (Сказкин, 1961).

Корневая подкормка азотом в условиях недостаточного увлажнения почвы в критический период несколько улучшает общее состояние растений и развитие их генеративных органов. Особенно важно отметить положительное действие азотной подкормки на формирование мужского гаметофита (Лукомская, 1963, 1965).

Применение калия в критический период положительно сказывается на углеводном обмене и оводненности тканей растений ячменя, заметно снижая отрицательное действие почвенной засухи (Миллер, 1955).

Дыхание в листьях ячменя в зависимости от интенсивности засухи изменяется по-разному. При более глубокой засухе наблюдается падение интенсивности дыхания и наиболее сильно в критический период. При более же высокой влажности почвы интенсивность дыхания, наоборот, повышается, особенно сильно в критический период (Сказкин, 1951).

Процесс фотосинтеза в этих же условиях резко снижается и при возобновлении полива не восстанавливается, что говорит о серьезных нарушениях, имеющих место в критический период. При действии засухи в другие периоды развития подобных нарушений не наблюдается. В листьях овса при наступлении засухи в критический период развития происходят нарушения углеводного и азотного обмена. Снижается как сумма сахаров, так и количество сахарозы. Обычно повышается количество гемицеллюлозы, что, вероятно, имеет значение в повышении устойчивости растений. Накопление гемицеллюлозы, очевидно, связано с плохим использованием при засухе азота, в результате чего углеводы идут на создание ксероморфной анатомической структуры (Малясова, 1939; Миллер, 1955).

К моменту колошения отток углеводов направлен к колосьям (Миросниченко, 1948, 1950), в условиях же засухи,

особенно при продолжительной, формирующиеся колосья содержат меньшее количество углеводов. Можно полагать, что репродуктивные органы при засухе в критический период находятся в условиях недостатка углеводов.

При засухе в критический период значительно снижается содержание каротина, что; очевидно, еще более ухудшает условия формирования репродуктивных органов. Все воздействия, улучшающие углеводный обмен, повышают устойчивость растений к недостатку воды в критический период. Бор или медь, будучи внесены в почву или даны в виде внекорневой подкормки, в значительной степени улучшают углеводный обмен при засухе в критический период. Это сказывается на жизнеспособности формирующейся при засухе пыльцы и на повышении урожайности за счет понижения череззерницы и пустоколосья. При засухе в критический период синтетическая активность протениаз, усиливающаяся в начале засухи, резко падает при значительном повышении гидролитической активности (Сисакян, 1940). Подавление формирующихся репродуктивных органов в процессе оплодотворения, приводящее к череззернице и пустоколосью, связано с уменьшением количества белкового и значительным увеличением количества растворимого азота (Алексеев, 1957, и др.).

Хроматографические исследования, проведенные Н. М. Фоминой (1959), показали, что в листьях и стеблях растений при засухе накапливается большое количество аминокислот, а в тычинках и пестиках обнаружен пролин. Накопление пролина, одной из самых гидрофильных аминокислот, возможно, повышает водоудерживающую способность репродуктивных органов (Тарчевский, 1957).

Накопление продуктов гидролиза азотистых веществ, в том числе некоторых аминокислот, угнетает нормальный ход процессов оплодотворения (Сабинин, 1938; Хаммет, 1937).

В работах по влиянию азотистого питания растений на процессы формирования репродуктивных органов и оплодотворение при недостаточной влажности почвы было показано, что добавление азота приводит к различным результатам в зависимости от периода его внесения. При внесении оптимальных доз азота перед засухой в критический период урожай зерна увеличивается в 2—3 раза за счет снижения количества неоплодотворенных цветков в колосе и сокращения череззерницы, что, по-видимому, связано с усилением синтеза белка и уменьшением накопления растворимого азота в верхних листьях и колосьях.

Засуха вызывает изменения и в анатомическом строении растений. В критический период сильно сокращается площадь ксилемы и флоэмы, что затрудняет подачу воды и пластических веществ к репродуктивным органам (Сказкин, 1938; Петинов, 1959).

Отношение хлебных злаков к избыточной влажности почвы и атмосферы на разных этапах развития

Переувлажнение почв в западных и северо-западных областях европейской части, а также Дальнего Востока нашей страны значительно сказывается в снижении урожая и его качества у культурных растений.

Избыточное увлажнение почвы нередко служит причиной снижения и гибели урожаев ячменя. Затопление почвы оказывает отрицательное действие на растения во все периоды их развития, но интенсивность этого воздействия в разные периоды развития проявляется в разной степени (табл. 209).

Таблица 209

Влияние избыточного увлажнения (затопления) растений ячменя в разные периоды развития на его продуктивность (в % от контроля) (по Сказкину и др., 1955)

Период затопления растений в сосудах	Сорт	Кустистость		Вес зерна		Количество зерен	Вес со всего растения	
		общая	продуктивная	с главного стебля	с боковых стеблей		зерна	соломы
Контроль, растения при влажности почвы 60 %	Паллидум Винер	100	100	100	100	100	100	100
		100	100	100	100	100	100	100
С момента всходов до конца полного колошения . . .	Паллидум Винер	88	89	83	72	87	80	112
		115	103	104	131	115	119	171
С момента всходов до конца стадии яровизации	Паллидум Винер	91	110	97	101	105	98	80
		112	117	107	125	115	117	118
С конца стадии яровизации и до конца световой стадии	Паллидум Винер	85	74	84	58	75	76	85
		97	90	92	76	88	83	97
От конца световой стадии до полного колошения . . .	Паллидум Винер	127	147	105	220	151	139	107
		142	141	108	182	154	149	155

Переувлажнение почвы может быть следствием различных причин и наступать в различные периоды вегетации. Известны факты гибели озимых хлебов в осенне-весенний период в результате обильных осадков и снеготаяния. Переувлажнение почвы может быть следствием подъема уровня грунтовых вод или изменения режима рек, а также некоторых видов искусственного орошения, при затоплении низинных участков поля, что приводит к частичной гибели и изреживанию посевов.

Основными признаками страдания растений при переувлажнении почвы являются угнетение роста корневой системы

и надземной части растений, замедление развития и снижение урожая растений, изменения в обмене веществ и направленности действия некоторых ферментов, угнетения поглотительной деятельности корневой системы. В природных условиях переувлажнение почвы может приходиться на разные этапы развития.

Выращивание растений ячменя в условиях высокой влажности почвы на разных этапах развития приводит к снижению в листьях и семенах содержания белка и углеводов, изменяет химический состав зерна за счет снижения крахмалистости и белковости. Затопление почвы на световой и третьей стадиях развития отрицательно сказывается на ходе развития, удлиняя период вегетации и задерживая срок наступления колошения. Затопление почвы на первых стадиях развития растений снижает поглощение воды и основных питательных веществ, в частности азота, что приводит к появлению у растений признаков ксероморфной структуры, снижению количества азотистых веществ и значительному накоплению растворимых углеводов. Накопление свободных аминокислот в крнях при затоплении почвы, возможно, указывает на их пониженную синтетическую деятельность. Есть указания, что наименьшие повреждения растения получают при затоплении в четвертую стадию (Савицкая, 1963), наибольшие — в критический период, период третьей стадии развития от появления тычиночных бугорков и до образования тетрад пыльцы. При этом наблюдается угнетение вегетативных органов растений. При избыточном увлажнении снижается оводненность тканей и количество свободной воды, при резком увеличении связанной воды подавляется интенсивность фотосинтеза (табл. 210).

При избыточном увлажнении азотные подкормки, внесенные в оптимальных дозах и в соответствующие сроки (световая и четвертая стадии), сокращают потери урожая ячменя за счет усиления интенсивности фотосинтеза и нормализации дыхания, увеличения количества углеводов и белков. Поэтому проведение азотных подкормок при избыточном увлажнении улучшает водный и питательный режим растений, благоприятствует процессу оплодотворения и наливу зерна (табл. 211).

Избыточное увлажнение и затопление почвы вызывают нарушения формирования генеративных органов, особенно в процессе редукционного деления ячменя. Действию затопления почвы более подвержены мужские половые элементы, чем женские, благодаря большой биологической устойчивости последних к неблагоприятным факторам среды.

Мужские половые элементы наиболее чувствительны к затоплению почвы в период образования материнских клеток пыльцы и микроспорогенеза. Глубокие нарушения в ходе

Влияние переувлажнения почвы под ячменем в разные периоды его развития на урожай зерна и отдельные физиологические процессы
(по Савицкой, 1963)

Варианты опыта	Вес зерна, г			% жизнеспособной пылцы	Объем корневой системы на IV стадии, см	Площадь листовой поверхности одного растения, см ²			Интенсивность транспирации, г на 100 см ² в час			Осмотич. давление клеточного сока листьев, атм		
	главные побеги	боковые побеги	сумма, % к контролю			световая стадия	III стадия	IV стадия	световая стадия	III стадия	IV стадия	световая стадия	III стадия	IV стадия
Контроль	10,91	17,20	100,0	97,8	78	60,5	193,1	144,2	2,05	2,14	1,10	7,16	6,72	9,86
Затопление на световой стадии	4,55	5,15	34,5	90,3	18	23,6	—	—	0,90	—	—	10,30	—	—
Затопление на III стадии . . .	2,18	5,50	27,3	84,7	25	—	98,9	—	—	1,10	—	—	7,84	—
Затопление на IV стадии . . .	10,33	15,00	90,1	92,3	133	—	—	178,7	—	—	0,97	—	—	9,86
Затопление от всходов до колосения	—	—	—	80,9	25	—	—	—	—	—	—	13,66	9,41	11,20

Таблица 211

Влияние избыточного увлажнения почвы и азотного питания на урожай и отдельные физиологические процессы у ячменя
(по Федоровой, 1963)

Варианты опыта	Общий урожай зерна с 10 растений			Вес 1000 зерновок, кг		% бесплодных цветков в главном колосе	% жизнеспособной пылцы	Листовая поверхн., % от контроля	Содержание воды в листьях, % на сырой вес		
	г	% от контроля	в том числе за счет глав. колоса	главного колоса	боковых колосьев				свободная, а	связанная, б	а/б

Оптимальное увлажнение весь период вегетации

Контроль, без азота	19,24	100,0	7,67	49,4	42,7	4,7	97,2	100,0	72,0	9,4	7,64
2N перед световой стадией	26,33	136,8	7,77	48,3	41,7	1,8	99,5	127,4	74,7	8,8	8,48
2N перед III стадией	24,67	128,2	8,40	48,9	45,0	2,3	98,8	110,9	70,0	9,5	7,30
2N перед IV стадией	23,54	122,3	7,90	48,2	45,7	2,9	97,8	164,6	63,7	14,6	4,36

Затопление на световой стадии

Контроль, без азота	6,79	100,0	3,05	35,7	36,6	8,6	91,7	100,0	47,0	15,5	3,00
2N перед световой стадией	15,35	226,0	6,76	47,8	41,9	3,4	95,1	163,5	53,2	16,9	3,14

Затопление на III стадии

Контроль, без азота	4,34	100,0	0,0	0,0	32,7	93,4	0,0	100,0	43,8	28,9	1,41
2N перед III стадией	4,42	101,8	0,3	8,7	31,0	70,0	0,0	149,8	55,2	24,0	2,29

Затопление на IV стадии

Контроль, без азота	5,50	100,0	4,48	36,5	28,9	11,0	94,6	100,0	53,9	22,8	2,36
2N перед IV стадией	17,02	308,0	7,66	49,7	36,6	6,0	94,8	161,2	62,8	14,3	4,32

микроспорогенеза оказывают отрицательное действие на дальнейшее формирование мужского гаметофита, снижается процент фертильной пыльцы и значительно уменьшается ее количество в пыльнике, что может быть связано со значительным увеличением вязкости плазмы.

Основными нарушениями в процессе формирования женского гаметофита являются отставание в развитии и замедление ростовых процессов всех элементов зародышевого мешка. В результате возникают зародышевые мешки меньших размеров, из которых возможно образование щуплых зерновок. В оптимальных условиях водоснабжения процессы микро- и макроспорогенеза в цветке ячменя протекают почти синхронно, но с момента появления тетрад мужской гаметофит несколько опережает и кончает свое развитие на 2—3 дня раньше женского. В условиях затопления почвы процессы микро- и макроспорогенеза протекают синхронно, но с момента появления тетрад в ходе дальнейшего формирования мужской гаметофит значительно отстает в развитии от женского. Основными причинами снижения урожая при затоплении почвы можно считать общее ослабление растений и сильное повреждение мужских половых элементов при гораздо меньших повреждениях женского гаметофита.

Снижение урожая у растений ячменя, находящихся в условиях затопления в течение световой и третьей стадий и всего периода вегетации, происходит за счет уменьшения количества зерновок, а в четвертой стадии — за счет качества (налива) зерновок (Александрова, 1963, и др.).

Отношение растений к дождям в период налива и созревания зерна

Большое значение в снижении сборов урожая имеют потери, связанные со щуплостью зерна. Щуплость зерна может обуславливаться многими причинами. В частности, давно отмечено «стекание» зерна, вызываемое выпадением обильных дождей в период его налива и созревания (Холодный, 1949, и др.).

Причины «стекания» зерна объясняют по-разному: вымыванием из эндосперма при дождливой погоде растворимых углеводов, образующихся при гидролизе ранее накопленного крахмала (Холодный, 1949, и др.), снижением подачи ассимилятов к увлажненному зерну дождями в период созревания и усиления растраты запасных веществ зерна на дыхание, а также с понижением фотосинтеза зеленых частей растения. Обнаружены изменения как в урожае, так и в биохимических процессах у ячменя и овса во время дождливой погоды (табл. 212 и 213).

Влияние дождя в период налива зерна на урожай ячменя и овса
(по Хвану, 1963)

Фаза спелости зерна	Варианты опыта	Ячмень Винер				Овес Золотой дождь			
		общий вес зерна с 10 раст., %	вес зерна с 10 главн. стеблей, %	абс. вес 1000 зерновок, г		вес зерна с 10 растений		абс. вес 1000 зерновок, г	
				главный стебель	боковые стебли	общий, %	с главн. стебля, %	главный стебель	боковые стебли
Молочная	контроль для всех вариантов	100,0	100,0	46,41	38,68	100,0	100,0	32,26	31,44
	избыточное увлажнение почвы	90,0	96,6	44,82	34,36	93,7	92,6	29,88	29,62
	дождевание стеблей и листьев	90,9	87,4	40,55	34,67	86,0	86,8	28,00	26,96
	» колосьев	86,7	76,6	35,55	34,21	83,6	81,3	26,20	26,62
Восковая	» всех частей растения	75,9	69,7	32,36	29,77	80,0	80,9	26,10	25,05
	» стеблей и листьев	96,3	97,1	45,05	37,19	93,2	96,1	31,00	28,94
	» колосьев	85,7	89,7	41,59	32,69	87,5	87,6	28,29	27,52
Полная	» всех частей растения	82,5	87,7	40,64	31,56	87,3	84,9	27,51	27,75
	» » »	89,8	92,9	43,09	33,40	92,1	94,6	30,56	28,69

Влияние дождя в период налива зерен ячменя и овса на их углеводный и азотный состав
(по Хвану, 1963)

Фаза спелости зерна	Варианты опыта	Ячмень Винер						Овес Золотой дождь					
		азот, %		углеводы, %				азот, %		углеводы, %			
		белковый	растворимый	моносахара	дисахара	крахмал	гемипеллюлоза	белковый	растворимый	моносахара	дисахара	крахмал	гемипеллюлоза
Молочная	контроль до дождя	2,09	0,43	1,36	17,43	40,04	14,05	2,55	0,64	0,69	5,90	38,01	13,68
	после дождевания всех частей растения	2,59	0,67	2,69	12,78	41,39	14,51	2,83	0,37	0,44	1,63	37,61	12,68
	контроль после дождя	2,16	0,50	3,12	15,74	45,54	15,13	2,51	0,36	0,43	1,58	41,22	12,96
Восковая	контроль до дождя	2,39	0,45	0,91	8,44	46,33	14,22	2,35	0,36	1,38	0,46	46,20	14,27
	после дождевания всех частей растения	2,45	0,59	0,00	0,00	46,33	14,49	2,66	0,30	1,36	5,02	43,71	14,69
	контроль после дождя	2,44	0,45	0,91	2,22	48,68	14,43	2,35	0,38	2,08	4,40	48,38	13,59
Полная	после дождевания всех частей растения в молочной спелости	2,63	0,73	0,00	9,35	44,78	13,86	2,40	0,49	0,00	3,25	47,30	13,51
	после дождевания всех частей растения в восковой спелости	2,35	0,68	0,00	0,00	47,71	13,54	2,35	0,47	0,00	3,25	46,49	13,67
	Контроль для всех вариантов	2,31	0,58	0,00	0,00	49,46	14,38	2,43	0,40	0,77	9,77	49,77	13,04

Дожди в период налива и созревания зерна отрицательно сказываются на ходе накопления сухого вещества. Вызванное дождем нарушение нормальных процессов в созревающих зерновках имеет обратимый характер (Холодный, 1943), хотя не происходит восстановления до уровня контроля. Наибольшие потери урожая сухих веществ наблюдаются при дождевании всех частей растения в период начала молочной спелости; при действии дождя в восковую спелость общий урожай снижается за счет зерен боковых побегов, находящихся в это время в фазе молочной спелости. На более поздних фазах созревания зерновки растения реагируют слабее на действие дождя и их урожай снижается незначительно. Под действием дождя в период налива и созревания срок созревания зерновок затягивается и особенно резко, когда дожди бывают в фазе молочной спелости. Избыточное увлажнение почвы в период налива зерна также отрицательно сказывается на накоплении сухого вещества, хотя различные зерновые по-разному реагируют на действие в этот период дождя. В период налива зерна дожди задерживают синтез углеводов в листьях и усиливают их вымывание, вследствие чего содержание углеводов в зерновках уменьшается, а синтез крахмала задерживается. Кроме того, в этих условиях происходит снижение крахмала в зерновках в связи с усилением гидролиза ранее накопленного крахмала и вымыванием продуктов его гидролиза дождевой водой.

Избыточное содержание влаги в зерновках после дождей в период налива и созревания зерна оказывает отрицательное действие на синтез полисахаридов и понижает их содержание. Действие дождя в период молочной спелости зерновок в известных размерах стимулирует поступление азота и фосфора в зерновки из листьев. Таким образом, снижение урожая и увеличение щуплости зерна под действием дождей в период налива и созревания зерновок в основном происходит за счет пониженного поступления ассимилятов в зерновки из вегетативных органов, что особенно отчетливо заметно в фазе молочной спелости. В это время происходит гидролиз ранее накопленного в зерне крахмала и вымывание этих продуктов дождевой водой, что является основной причиной снижения урожая хлебных злаков при затяжных дождях (Маргара 1933; Холодный, 1949; Хван, 1963, и др.). Играет роль также увеличение интенсивности дыхания зерновок при повышенной влажности в этот период.

Сравнительная характеристика хлебных злаков (ячменя, ржи, овса, проса) и гречихи

Ячмень. Ячмень считается одним из наиболее засухоустойчивых хлебных злаков, хотя различные его сорта, а тем более ячмени различного географического происхождения,

сильно отличаются по реакции на недостаток влаги. Наиболее чувствителен ячмень к недостатку воды в период образования репродуктивных органов и особенно в период формирования пыльцы. Во многих районах Советского Союза с теплыми зимами наряду с яровыми высевают и озимый ячмень, который имеет ряд преимуществ перед яровым ячменем. С осени он развивает корневую систему и большую надземную массу. В годы со снежными и мягкими зимами озимый ячмень хорошо перезимовывает и рано весной трогается в рост. Остальные этапы своего развития он проходит быстрее и опережает по созреванию яровой ячмень. Основным недостатком у современных сортов озимого ячменя является их слабая зимостойкость (Бахтеев, 1955; Борисоник, 1957; Коданев, 1964, и др.).

Овес. Овес является влаголюбивым растением и в большей степени подвержен действию засухи, чем ячмень. Растения овса лучше других хлебов мирятся с переувлажнением и менее экономно, чем ячмень, расходуют почвенную влагу для образования урожая. Овес менее устойчив к атмосферной засухе, что является одной из причин меньшего его распространения в южных районах. Из-за большей чувствительности к недостаточному увлажнению овес считается культурой северных районов. В действительности же он часто в условиях южных степей Украины оказывается более урожайным, чем ячмень. Наиболее чувствительны растения овса к недостатку влаги в период кущения и выхода в трубку, а критическим периодом, как и для других злаков, является формирование репродуктивных органов. В это время у овса создается большая вегетативная масса и закладываются зачатки репродуктивных органов. Недостаток же воды вызывает стерильность пыльцы, что приводит к неурожаю зерна. Осадки, выпадающие в период выметывания метелок и налива зерна, оказываются полезными для повышения продуктивности растений. Обильные же осадки после молочной спелости могут оказать отрицательное действие на урожай зерна овса; при этом затягивается созревание, что крайне нежелательно, особенно в южных районах (Борисоник, 1957).

Рожь. Рожь по своим биологическим особенностям способна более полно использовать осенне-зимние осадки; она имеет сравнительно небольшой коэффициент транспирации, является сравнительно засухоустойчивой культурой. Однако и она страдает при наступлении засухи (Иванов, 1961). Особенно хорошо рожь переносит весенние засухи, что связано с мощным развитием ее корневой системы и ранним весенним пробуждением. Благодаря ряду биологических особенностей озимая рожь имеет преимущества перед озимой пшеницей в ряде засушливых районов СССР. Особенно важным для озимой ржи является достаточная ее обеспеченность влагой

в осенний период, в фазу кущения. При недостатке влаги в этот период рожь уходит в зиму недостаточно раскустившейся. Максимальное количество влаги она расходует в период выхода в трубку и до колошения. Недостаток влаги в этот период, так же как и в период налива зерна, обуславливает значительную череззерницу и пустоколосицу и приводит к снижению урожая. К воздушной засухе рожь менее чувствительна, чем пшеница.

Просо. Растения проса характеризуются высокой жароустойчивостью, а также большой сосущей силой клеток листьев и корней, что имеет большое значение для образования урожая в неблагоприятных условиях. Для прорастания зерновок проса необходимо воды только 25—30% от их веса. Корни проса могут продолжать рост при полуторной гигроскопической влажности почвы, тогда как корни пшеницы и овса прекращают рост при влажности почвы ниже двойной гигроскопичности (Красовская, 1935). При достаточной влажности почвы у проса уже в фазе второго-третьего листа образуются дополнительные корешки, а затем формируется узел кущения; узловые корни образуются несколько раньше побегов кущения.

Суточный прирост корней проса в длину в период от всходов до кущения составляет в среднем около 2 см, а от кущения до выметывания — 2,75 см. К этому времени корни проса проникают на глубину до 1 м, а затем рост их почти прекращается. В период интенсивного роста корневой системы и относительно замедленного роста листовой поверхности до начала стеблевания просо затрачивает мало влаги и проявляет особенно высокую засухоустойчивость. В дальнейшем, в фазе трубкования, растения расходуют в сутки на транспирацию около 2 м³ воды на гектар, а в фазе выметывания и цветения этот расход увеличивается до 7—8 м³. При значительной возрастающей транспирации в условиях хорошей влагообеспеченности во время выметывания просо сохраняет способность очень экономно использовать влагу (Соколов, 1948; Кружилин, 1954; Корнилов, 1960; Яшовский, 1962; Елагин, 1963, и др.).

Листья проса по своему строению значительно отличаются от листьев ранних зерновых хлебов. У них более мелкие клетки и устьица, чем у пшеницы и овса; вокруг проводящих пучков имеются сильно развитые обкладки из крупных паренхимных клеток, способствующие более энергичному оттоку из листьев продуктов фотосинтеза. Система водопроводящих тканей корня, стебля и листьев у проса развита значительно сильнее, чем у других хлебных злаков. Все эти анатомические и физиологические показатели указывают на повышенную засухоустойчивость растений, и поэтому просо относят к группе засухоустойчивых культур. При повторном

завядании просо проявляет способность закаливания к засухе (Максимов, 1952). Просо характеризуется также высокой жаростойкостью. Одновременно с этим оно хорошо отзывается на повышенную водообеспеченность, особенно в период генеративного развития.

Давая хорошие и довольно устойчивые урожаи зерна на богаре, просо очень сильно повышает свою урожайность при орошении с применением удобрений, когда и получают рекордные его урожаи. Для получения высоких урожаев проса, при правильном орошении, большое значение имеет степень плодородия и чистота поля от сорняков, в качестве предшественников благоприятны пласт целины, многолетние травы или пропашные культуры (сахарная свекла, картофель). Посев производят отборными крупными семенами сравнительно позднеспелых высокорослых сортов. Основным критерием для регулирования длительности межполивного периода является хорошая влагообеспеченность растений.

Гречиха. Гречиха является одной из самых влаголюбивых зерновых культур, она потребляет воды в три раза больше, чем просо, и в два раза больше пшеницы. Неблагоприятная погода с сухими ветрами и высокой температурой, сильные дожди в период цветения, завязывания и налива зерен являются для нее пагубными. Высокая чувствительность гречихи в этот период к недостатку влаги является следствием большой испаряющей поверхности листьев и слабо развитой корневой системы. Для прорастания семян гречиха требует 45—50% воды от их веса. В полевых условиях гречиха быстро дает всходы при теплой погоде и 25—30% влажности почвы. В период от всходов до бутонизации она расходует сравнительно небольшое количество воды. С увеличением органической массы возрастает и потребление воды. Гречиха является культурой, которая нуждается в достаточном количестве влаги в течение всего вегетационного периода, но критическим периодом является период цветения (образование тетрады пыльцы), поэтому недостаток влаги в это время вызывает резкое понижение урожая.

Корневая система у гречихи развита слабо, стержневой ее корень проникает в почву на метровую глубину, основная же масса корневых ответвлений залегает на глубине до 40 см. В верхнем пахотном слое корни развиваются слабо в силу его пересыхания; они сначала растут быстро, затем рост их постепенно замедляется и значительно отстает от развития надземной массы. Корни проникают в почву к началу фазы цветения на глубину 14,9 см, к периоду плодообразования — на 26,3 см, и ко времени созревания — на 29,4 см (Демиденко и Сороченков, 1954). В работе А. П. Модестова (1915) было установлено, что длина корня у гречихи в два раза меньше, чем у овса, по данным других исследователей, первая в 10 раз

меньше второй. Побурение корней у гречихи, что связывается с их ранним старением и является причиной низкого урожая зерна, начинается на восемнадцатый день от появления всходов; к началу цветения бурую окраску приобретают 50% корней, к полному цветению — 75%, а к началу созревания — 100% (Сирык, 1950). Считают, что корневая система гречихи обладает растворяющей способностью, что помогает усвоению труднорастворимых веществ (Власюк, 1957).

На высокую потребность гречихи во влаге указывает также ее анатомо-морфологическое строение. При большой испаряющей листовой поверхности ее листья не опушены и имеют однослойный эпидермис с большим количеством устьиц с верхней и нижней сторон листа. У стеблей гречихи нет воскового налета и других защитных приспособлений от испарения влаги. Короткий вегетационный период и слабо развитая корневая система, а также потребность ее в сравнительно высокой температуре усугубляют требование этой культуры к влаге. К недостатку влаги разные сорта гречихи относятся неодинаково. В районах с сухим и жарким летом при искусственном орошении можно возделывать гречиху с большим успехом в качестве поживной культуры (Столетова, 1958; Кротов, 1963; Савицкий, 1963, и др.).

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова А. З. Уч. зап. Ленинградск. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1963, 249. Алексеев А. М. Уч. зап. Казанск. гос. ун-та, 1941, 101, 1; Водный режим растений и влияние на него засухи. Казань, 1948. Алексеев А. М. и Гусев Н. А. Влияние минерального питания на водный режим растения. Изд-во АН СССР, 1957. Алпатьев А. М. Влагооборот культурных растений. Л., Гидрометеиздат, 1954. Аникиев В. В. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1963, 249. Аникиев В. В. и Горощенко Е. И. ДАН СССР, 1950, 24, 1; Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1953, 109. Арлонд А. Физиол. раст., 1960, 7, вып. 2. Ашкрумов Г. Г. В кн.: Е. А. Столетова. «Гречиха». М., Сельхозгиз, 1958. Бахтеев Ф. Х. Ячмень. М.—Л., Сельхозгиз, 1955. Борисоник С. Г. Ячмень и овес в черноземной зоне. М., Сельхозгиз, 1957. Биологические основы орошаемого земледелия. Сборник. М., Изд-во АН СССР, 1957. Буланкин И. Н. Физическая и коллоидная химия. Харьков, 1959. Васильев И. М. Соц. зерновое хозяйство. Саратов, 1933. Васильева Н. Г. Сб. «Биологические основы орошаемого земледелия». Изд-во АН СССР, 1957. Власюк П. А. Сб. «Биологические основы орошаемого земледелия». Изд-во АН СССР, 1957. Вопросы водного режима растений при недостаточном и избыточном увлажнении почвы. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1958, 333. Генкель П. А. и Марголина К. П. ДАН СССР, 1951, 76, 4. Говырина Е. С. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1959, 192. Демиденко Т. Т., Сороченков А. Ф. Наукові праці Київського с.-г. ін-ту, 1954, вып. VII. Елагин И. Н. Возделывание гречихи. М., 1964. Заблуда Г. В. Засухоустойчивость хлебных злаков в разные фазы их развития. Свердловск, 1948. Завадская И. Г. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1959, 192. Иванов А. П. Рожь. Л.—М., Сельхозгиз, 1961. Ко-

бозева Е. А. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1955, 109. Коданев И. М. Ячмень. М., «Колос», 1964. Корнилов А. А. Просо. М., Сельхозгиз, 1960. Красовская И. В. Тр. о прикл. бот., генет. и селекции, сер. III, 1935, вып. 8. Кротов А. С. Гречица. М.—Л., Сельхозгиз, 1963. Красносельская-Максимова Т. А. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1930—1931, 25, вып. 3. Кружилин А. С. Физиология орошаемых полевых культур. М., Сельхозгиз, 1954. Кузьменко А. А. и Воробьев С. С. Тр. комиссии по ирригации. М., Изд-во АН СССР, вып. 5. Лебединцева Е. В. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1929—1930, 23, вып. 2. Лерман Р. И. Изв. естеств.-научн. ин-та им. П. Ф. Лесгафта, 1955, 27. Лукомская К. А. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1963, 249; XVIII Герценовские чтения, 1965, 26—28. Макодзоба И. А. Глубокая вспашка черноземных почв. М., Сельхозгиз, 1956. Максимов Н. А. Избр. работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. М., 1952, 1; Развитие учения о водном режиме и засухоустойчивости растений у Тимирязева до наших дней. М., Изд-во АН СССР, 1944; Краткий курс физиологии растений. М., Сельхозгиз, 1958. Малясова Ф. Д. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1939, 16. Маргара И. В. Журнал ботаничного цикла ВУАН, 1933, 7—8. Миллер М. С. Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1948, вып. 5; ДАН СССР, 1949, 66, 6; Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1955, 109. Минина Е. Г. Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды. М., Изд-во АН СССР, 1952. Минина Е. Г. и др. ДАН СССР, 1940, 26, 3; 26, 7, 1941, 30, 1; Доклады Всес. совещ. по физиол. растений. М., 1940, вып. 2. Мирошниченко К. Г. ДАН СССР, 1948, 59, 9; Изв. АПН РСФСР, 1950, вып. 29. Модестов А. П. Корневая система травянистых растений. М., «Агроном», 1915, вып. 1; Правда о корнях. М., Сельхозгиз, 1932. Модилевский Я. С., Оксюк П. Ф. и др. Цитозмбриология основных хлебных злаков. К., 1958. Моткалюк О. Б. XVIII Герценовские чтения, 1965, 21—24. Мусаева Л. Д. Физиол. раст., 1957, 4, вып. 3. Невский Л. А. Уч. зап. Калининск. пед. ин-та, 1956, 20. Носатовский А. И. Шуплость зерна пшеницы и череззерница колоса как факторы снижения урожая. Ростов-на-Дону, 1934. Петин И. С. Физиология орошаемой пшеницы. М., Изд-во АН СССР, 1959; Физиология орошаемых с.-х. растений. М., Изд-во АН СССР, 1962. Петровская А. В. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1951, 108. Прянишников Д. Н. Журн. опытной агрономии, 1900, 1. Сб. «Режим орошения с.-х. культур». М., «Колос», 1965. Рыжов С. Н. Орошение хлопчатника в Ферганской долине. Ташкент, Изд-во АН УзССР, 1948. Роде А. А. Основы учения о почвенной влаге. М., Гидрометеониздат, 1965, 1. Ротмистров В. Г. Корневая система одностолетних культурных растений. Одесса, 1910. Рубин Б. А. Курс физиологии растений. М., «Высшая школа», 1963. Сабинин Д. А. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. М., 1949; Физиологические основы питания растений. М., Изд-во АН СССР, 1955. Савицкая Н. И. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1963, 249. Савицкий А. А. Культура гречки на Україні. Киев, 1963. Свиidersкая М. Д. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1959, 192. Сирьк П. И. Тр. Укр. н.-и. ин-та земледелия, 1950. Сисакян Н. М. Биохимическая характеристика засухоустойчивости растений. Л., Изд-во АН СССР, 1940. Сказкин Ф. Д. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1938, 12; Критический период у растений к недостаточному водоснабжению. М., Изд-во АН СССР, 1951. Сказкин Ф. Д. и Лерман Н. И. ДАН СССР, 1952, 84, 3. Сказкин Ф. Д. и Шпилея С. Е. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1947, 46. Соколов А. А. Просо. М., Сельхозиздат, 1948. Станков Н. З. Корневая система полевых культур. М., «Колос», 1964. Столетова Е. А. Гречица. М.—Л., Сельхозгиз, 1958. Торчевский И. А. Уч. зап. Казанск. гос. ун-та, 1957а, 117; Тр. Казанск.

с.-х. ин-та, 19576, вып. 36. Туманов И. И. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1929, 22, 1. Углов П. Д. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1959, 192. Федорова Ю. П. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1963, 249. Фомина Н. Ф. Автореф. канд. дисс. Л., 1959. Хван А. В. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1963, 249. Холодный Н. Г. Среди природы и в лаборатории. М., МОИП, 1949, 1. Яшовський П. В. Культура проса на Украине. К., Сельхозгиз УССР, 1962. Dittmer H. J. Amer. Jour. Bot., 1937, 24. Hammett F. Protoplasma, 1937, 27. Lotfield G. V. The behavior of Stomata. Carnegie Inst. Wash. Publ., 1921, 314. Stolfelt M. G. Flora, 1927, 12. Weaver G. E. Root development of fields crops. N. J. Berkshive, 1957.

МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ

ЯЧМЕНЬ

На протяжении онтогенеза растения ячменя поглощают из почвы довольно большое количество различных питательных веществ. Обстоятельные исследования по выносу питательных веществ ячменя проводили С. М. Гуревич и И. И. Боронина на черноземах Граковского опытного поля НИИУИФ (табл. 214).

Таблица 214
Вынос азота, фосфора и калия с урожаем ячменя
(по Гуревичу и Борониной, 1965)

Схема опыта	Часть урожая	Урожай зерна, ц/га	Вынос, кг/га			Вынос, кг/ц зерна		
			N	P ₂ O ₅	K ₂ O	N	P ₂ O ₅	K ₂ O
Без удобрений . . .	зерно	14,6	33,3	13,2	9,7	3,56	1,12	1,12
	солома	2,1	18,9	3,2	21,4	—	—	—
NPK . . .	зерно	24,7	38,5	23,7	17,3	3,61	1,21	2,38
	солома	34,9	30,7	6,2	41,5	—	—	—

Как видно из данных таблицы, общий вынос питательных веществ оказывался тем больше, чем выше был урожай. Что же касается выноса азота, фосфора и калия в килограммах на каждый центнер зерна при различных уровнях питания, то он изменялся незначительно.

Распределение отдельных элементов питания по органам растений ячменя характеризуется тем, что в зерне содержится азота и фосфора в несколько раз больше, а калия меньше, чем в соломе (табл. 215).

Наиболее высокое содержание всех питательных веществ в вегетативных органах найдено в молодых растениях. По

**Содержание азота, фосфора и калия в растениях ячменя
(в % на сухое вещество)
(по Гуревичу и Бороной, 1965)**

Фаза развития	Анализируемая часть растений	Без удобрений			NPK		
		N	P ₂ O ₅	K ₂ O	N	P ₂ O ₅	K ₂ O
Кущение	надземная часть растения	3,14	0,47	3,14	3,41	0,80	4,00
Выход в трубку	листья	2,89	0,36	3,28	3,33	0,57	3,51
	стебли	1,88	0,64	3,58	1,89	0,78	3,51
Во время уборки	солома	0,78	0,14	1,01	0,72	0,16	1,25
	зерно	2,10	0,80	0,57	2,21	0,85	0,63

мере роста и развития растений количество питательных веществ в них снижается, достигая минимальной величины при полной спелости зерна в период уборки урожая.

Внесение полного минерального удобрения способствует повышению содержания в растениях азота, фосфора и калия, особенно на первых фазах развития.

Поступивший в растения ячменя азот вовлекается в биосинтез аминокислот, амидов, белков, нуклеотидов и других соединений. Содержание отдельных групп азотистых веществ на протяжении онтогенеза претерпевает большие изменения. В фазу кущения в растениях ячменя обнаруживается значительное количество свободных аминокислот; особенно много их в узлах кущения и листьях озимого ячменя в осенне-зимний период. По абсолютному количеству первое место занимает аминокислота пролин, играющая важную роль в защите клеток и тканей растительного организма от губительного действия низких температур. В период созревания происходит отток аминокислот из семян и включение их в биосинтез белков. В зависимости от условий выращивания и сортовых особенностей содержание белка в зрелых зерновках ячменя колеблется в широких пределах (7—20% от веса сухого вещества).

Большое влияние на белковость зерна ячменя оказывают азотные удобрения. Многочисленными исследованиями, проведенными в нашей стране и за рубежом, показано, что внесение азотных удобрений на почвах с низким содержанием органических веществ значительно повышает урожай зерна и его белковость. По данным Е. М. Гордиенко, внесение 30 кг/га азота на серых и светло-серых оподзоленных почвах Винницкой области на фоне фосфора и калия повышает урожай зерна ячменя на 2,1—2,7 ц/га (табл. 216).

В условиях светло-серых почв Горьковской опытной станции повышение урожая зерна ячменя от внесения 45—60 кг/га

Влияние минеральных удобрений на урожай зерна ячменя
(по Гордиенко, 1957)

Схема опыта	Почвы					
	чернозем		серая оподзо- ленная		светло-серая оподзоленная	
	среднее					
	за 2 года		из 5 опытов за 3 года		из 3 опытов за 2 года	
	ц/га	прибав- ка	ц/га	прибав- ка	ц/га	прибав- ка
Контроль	15,8	—	15,2	—	14,5	—
P ₄₅ K ₄₅	21,1	5,3	16,5	1,3	18,7	4,2
N ₃₀ P ₄₅ K ₄₅	19,1	3,3	18,6	3,4	21,4	6,9

азота в отдельные годы достигало 7,2—9,0 ц/га, а в среднем за 10 лет (1944—1955) — 3,8 ц/га (Коданев, 1959). Аналогичные результаты получены научными учреждениями нечерноземной зоны.

В большинстве случаев одновременно с увеличением урожая усиленное азотное питание способствует повышению содержания белка в зерне ячменя. Качество такого зерна, как сырья для пивоварения, ухудшается, однако выход экстракта, а следовательно, и пива с единицы площади обычно выше при обеспечении растений азотом, нежели при его недостатке. При выращивании ячменя в качестве фуражной культуры увеличение белка в зерне резко повышает его качество.

В условиях засухи азотные удобрения положительно влияют на нормальный ход физиологических процессов, в частности на образование полноценной пыльцы, что имеет важное значение для повышения продуктивности растений (Сказкин и Завадская, 1957).

Эффективность азотных удобрений, прежде всего, зависит от дозировок азота. В этом отношении заслуживают внимания данные Кандера (Kandera, 1964). При внесении в почву (на выщелоченных черноземах) перед посевом 20—40—60 кг/га азота в виде сульфата аммония повышение урожая зерна соответственно составляло 8,0—8,0—7,1 ц/га; максимальный натуральный вес зерна и наибольший выход экстракта были при дозе 20 кг/га азота. Следовательно, увеличение дозы азота до 40—60 кг/га оказало отрицательное влияние на продуктивность ячменя.

На черноземных почвах, богатых органическими веществами, внесение азотных удобрений не только не дает положи-

тельного эффекта, но, наоборот, уменьшает устойчивость растений к полеганию, снижает их продуктивность и качество зерна (Гордиенко, 1957; Копецки, 1965).

Практикой и научными учреждениями установлено, что азотные удобрения целесообразно вносить под ячмень только перед посевом. Это объясняется тем, что молодые растения наиболее интенсивно поглощают азот. Недостаточное азотное питание на первых фазах развития ячменя тормозит поступление в растения фосфора, задерживает образование листьев и отрицательно сказывается на процессе фотосинтеза.

Вопрос о влиянии различных форм азотных удобрений на продуктивность ячменя изучен недостаточно, хотя он заслуживает большого внимания. Имеются данные, что во Франции на почвах с достаточным запасом гумуса максимальный урожай зерна ячменя 43,5 ц/га (при урожае в контроле 35,4 ц/га) получен при внесении 35 кг/га азота в форме нитрата кальция. При внесении такой же дозы азота в форме аммиачной селитры урожай составил только 38,6 ц/га.

Продуктивность растений ячменя тесно связана с особенностями фосфорного обмена. Исключительное значение фосфора заключается в том, что он входит в состав нуклеиновых кислот, нуклеопротеидов, АДФ и АТФ, играющих важную роль в процессах метаболизма. В зерне ячменя фосфор в основном обнаруживается в форме фосфатидов.

Недостаток фосфора в питательной смеси на протяжении первых 24—27 дней роста резко уменьшает содержание органических и неорганических фосфатов в растениях ячменя и снижает их продуктивность (Кочетавкин, 1966). В условиях фосфорного голодания подавляется биосинтез белков и происходит накопление аминного и амидного азота (Коданев, 1964).

Внешними признаками недостаточного фосфорного питания ячменя являются торможение роста корней, скручивание листьев и появление на них черных пятен. Внесение фосфорных удобрений способствует нормальному росту и развитию растений, повышению их продуктивности и улучшению качества урожая. Особенно хороший эффект дают эти удобрения на черноземе. Согласно данным, полученным Ильинецкой опытной станцией в колхозах Винницкой области, повышение урожая от внесения 45 кг/га фосфора на черноземной почве составляло 2,1—3,0 ц/га, на серой оподзоленной почве — 0,9—1,0 ц/га. В условиях Граковского опытного поля НИИУИФ на мощном черноземе фосфорные удобрения повышали урожай зерна ячменя на 6,3 ц/га (Гуревич, Боронина, 1965).

Имеются указания на то, что фосфор при недостатке влаги в почве способствует усилению образования хлорофилла в листьях и повышению засухоустойчивости ячменя (Лапи-

дус, 1959). В условиях нечерноземной зоны под влиянием фосфорных удобрений заметно увеличивается экстрактивность зерна ячменя (Коданев, 1964).

Интенсивность и направленность процесса жизнедеятельности растений в значительной степени зависят от содержания в них калия, который находится в клетках в очень подвижной, преимущественно ионной форме. Исследователями доказано участие калия в процессах образования и передвижения углеводов, окислительном фосфорилировании, синтезе различных азотистых и других соединений.

Недостаточное содержание калия в питательной среде отрицательно сказывается на продуктивности растений ячменя. Это происходит главным образом за счет уменьшения количества побегов кущения. В условиях резко выраженного калийного голодания в растениях ячменя накапливается путресцин, являющийся очень сильным ядом (Плешков, 1965, и др.).

Следует, однако, отметить, что недостаток калия при выращивании ячменя вызывает менее заметный отрицательный эффект, чем недостаток азота и фосфора. По-видимому, некоторые функции калия в процессах метаболизма могут выполняться сходными с ним другими элементами. Так, специальными опытами исследователей Чили показано, что замена $\frac{1}{2}$ и даже $\frac{3}{4}$ дозы калия натрием не влияет отрицательно на рост, развитие и продуктивность ячменя (Lehr, Wubenga, 1958).

При достаточном уровне азотного и фосфорного питания калийные удобрения, как правило, повышают урожай ячменя и способствуют улучшению пивоваренных качеств зерна, увеличивая содержание в нем крахмала и выход экстракта.

По данным Пермского сельскохозяйственного института и экспериментальной базы Всесоюзного научно-исследовательского института пищевой промышленности, экстрактивность ячменя при полном минеральном удобрении на 2,2—2,3% выше, чем при внесении только азотных и фосфорных удобрений (табл. 217).

Таблица 217

Влияние фосфорных и калийных удобрений на экстрактивность ячменя (в %)

Место проведения опытов	Годы	Без удобрений	Азотно-фосфорные удобрения	Полное удобрение
Пермский с.-х. институт	1953—1954	74,3	72,3	74,6
Экспериментальная база ВНИИП (Московская область)	1949—1952	75,3	75,2	77,4

Важно отметить, что эффективность вносимых под ячмень калийных удобрений возрастает в условиях пониженной инсоляции (Кореску, 1965).

Поступление калия в растения ячменя в большой степени зависит от рН среды. Скорость поглощения его заметно падает при рН 6. При рН ниже 4,5 отмечена потеря калия корнями ячменя (Fawzy, Overstreet, Jacobson, 1954).

Наличие катионов кальция значительно уменьшает отрицательное действие высокой кислотности почвы на поглощение растениями калия и других элементов питания. Поэтому при возделывании ячменя на кислых почвах следует проводить известкование. Экспериментальным путем установлено, что известь в севообороте целесообразно вносить под предшествующую ячменю культуру.

Помимо основных элементов питания для нормального роста и развития ячменя необходимы микроэлементы. В настоящее время многими исследователями установлена высокая эффективность на этой культуре соединений бора, марганца, меди, кобальта, молибдена и других микроэлементов.

Согласно данным Н. Г. Жежеля (1956) и Н. П. Вардьи (1963), предпосевная обработка семян ячменя растворами борной кислоты, сернокислого марганца и сернокислой меди ускоряет процессы превращения запасных форм питательных веществ и активизирует физиологические процессы на протяжении онтогенеза. В условиях полевого опыта на слабопodzolistой суглинистой почве урожай зерна от предпосевной обработки семян бором, марганцем и медью увеличивался соответственно на 24—12—11% (при урожае в контроле 19,56 ц/га) (табл. 218).

На осушенных болотных и торфяных почвах ячмень хорошо реагирует на медные удобрения. Внесение пиритных огарков (5—8 ц/га) или медного купороса (25 кг/га) увеличивает урожай зерна в 2—3 раза.

Многолетние исследования П. А. Власюка (1965 и др.) и других исследователей показали, что хорошие результаты

Таблица 218

Влияние предпосевной обработки семян растворами солей бора, марганца и меди на урожай ячменя (1954 г.)

Раствор, которым обрабатывались семена	Урожай соломы		Урожай зерна	
	ц/га	%	ц/га	%
Вода	33,38	100,0	19,56	100,0
Борная кислота, 0,001%-ная . . .	32,38	98,3	24,38	124,0
Сернокислый марганец, 0,007%-ный	33,72	100,9	22,22	112,9
Сернокислая медь, 0,001%-ная . .	32,92	98,6	21,83	111,0

дает предпосевное обогащение семян ячменя солями микроэлементов марганца, кобальта и молибдена путем опудривания семян солями микроэлементов с тальком. Например, в колхозе им. Мичурина, Высокопольского района, Херсонской области, растения ячменя из семян, опудренных солью молибдата аммония в количестве 2,5 г/га, дали урожай 26 ц/га при урожае в контроле 21,8 ц/га. Повышая активность фермента нитратредуктазы в листьях ячменя, молибден увеличивает содержание белкового азота в зерне (Жизневская, 1963).

По данным П. Н. Коршакова (1955), предпосевная обработка семян растворами хлористого кобальта (5 мг/л) увеличивает урожай на 32% и повышает содержание кобальта в зерне в полтора раза, что имеет особенно большое значение при выращивании ячменя в качестве фуражной культуры.

Необходимо обращать внимание на особенности применения удобрений под ячмень в условиях орошения. Известно, что в юго-восточных районах СССР значительная часть посевов зерновых культур размещается на орошаемых землях. Урожай ячменя при этом увеличивается примерно в 2—3 раза. В условиях орошения особенно высока эффективность удобрений. В Саратовской области при внесении в почву 30 кг/га азота, 90 кг/га фосфора и 60 кг/га калия урожай зерна ячменя в зависимости от сорта повышался на 4,3—9,4 ц/га (табл. 219).

Таблица 219

Урожай различных сортов ячменя на богаре и в условиях орошения (в ц/га) (1953—1956 гг.)
(по Голубеву, 1964)

Сорт	Богарá без удобрений	Орошение	
		без удоб-рений	НРК
Нутанс 187	7,8	22,5	31,9
Паллидум 45	8,9	21,2	29,3
Прекоциус 143	7,9	23,7	29,6
Субмедикум 199	9,0	25,4	29,7

Как видно, наиболее высокую прибавку урожая зерна дали сорта Нутанс 187 и Паллидум 45. Многочисленные данные показывают, что в условиях орошаемых земель на всех почвах лучше вносить полное минеральное удобрение; при этом азотные удобрения вносятся в сравнительно невысоких дозах (до 30 кг/га действующего вещества) с тем, чтобы избежать полегания растений; дозы калия и фосфора могут быть увеличены до 60 кг/га и больше.

Таким образом, рациональное применение азотных, фосфорных, калийных и микроудобрений является мощным средством повышения продуктивности растений и улучшения качества зерна ячменя.

РОЖЬ

Использование элементов питания растениями ржи на разных этапах онтогенетического развития имеет свои особенности.

Максимальное поглощение питательных веществ наблюдается в фазу кущения и выхода в трубку, когда у растений происходит формирование колосков и половых элементов; обычно (хотя не всегда удачно) к этому периоду приурочивают подкормку ржи.

Особенности роста озимой ржи в осенний период отражают специфику ее питания. Осенью у озимой ржи отмечается сильное развитие листьев и корневой системы, в то время как другие органы находятся в эмбриональном состоянии. Торможение ростовых процессов под влиянием низких положительных температур способствует интенсивному накоплению углеводов, являющихся основным запасным веществом у озимой ржи и главным энергетическим материалом, используемым ею в процессе дыхания. В осенний период, наряду с азотом, особое значение имеют фосфор и калий, способствующие образованию пластических веществ.

Усиленное фосфорное и калийное питание в начальные периоды развития озимой ржи способствует хорошему укоренению и кущению растений, интенсивному накоплению сахаров, что предохраняет их в дальнейшем от вымерзания. Калий повышает гидрофильность протоплазмы и увеличивает ее водоудерживающую способность, а повышенная оводненность коллоидов обеспечивает нормальное протекание в клетках синтетических процессов, в том числе синтез и отток углеводов. Особенно необходим калий для нормального развития меристематических тканей. Недостаток калия осенью нарушает синтез флавиновых дегидрогеназ, что отрицательно сказывается на кислородном дыхании и устойчивости озимой ржи в период зимовки (Понтович, 1955). Нарушение кислородного дыхания в холодный период зимовки понижает устойчивость растений к неблагоприятным условиям, что отрицательно сказывается на продуктивности.

Положительное влияние калия проявляется также в том, что он способствует синтезу хлорофилла и повышению ассимиляционной активности листьев.

Интенсивное поглощение калия, начавшееся с самых ранних фаз развития, достигает максимума в период цветения. Поступление калия прекращается в конце колошения, а затем

начинается его перераспределение и повторное использование.

Поступление фосфорной кислоты продолжается до полной спелости семян. Это объясняется тем, что фосфорной кислоте принадлежит одно из центральных мест в процессах дыхания и фотосинтеза. Она необходима для образующихся в результате окислительного и фотофосфорилирования АТФ и АДФ, содержащих макроэргические связи. Этим в значительной мере определяется уровень обмена веществ растений, активность синтетических процессов и синтез белков. Как показали исследования Института физиологии растений АН УССР (1965), основной формой сахаров, способствующей устойчивости плазмы против низких температур у ржи, являются сахарозы и олигосахариды, в том числе рафиноза; однако без фосфора не происходит синтеза сахарозы и олигосахаридов. Процессы фосфорилирования и дефосфорилирования моносахаридов способствуют превращению этих соединений в более сложные формы сахаров.

Фосфор входит в состав нуклеопротеидов, которыми особенно богаты меристематические ткани генеративных органов, закладывающиеся в осенний период. Недостаток фосфора (Смирнов и др., 1938) приводит к усилению гидролиза полисахаридов и усилению экзосмоса продуктов распада через обедненную фосфатами протоплазму; при этом тормозится синтез белков, а при значительном фосфатном голодании происходит их распад (Phillis a. Mason, 1936).

Максимальная потребность в фосфатах у ржи и других злаков приурочена к световой стадии развития. Обеспеченность растений фосфатами в период дифференциации колосковых бугорков определяет в будущем соотношение между генеративными и вегетативными органами и особенно урожай зерна. Недостаток фосфора в этот период снижает продуктивность растений и не компенсируется последующим фосфорным питанием. При прохождении растениями ржи световой стадии также отчетливо выражена высокая потребность в азоте и калии.

Избыток азотного питания в осенний период приводит к тому, что растения перерастают, плохо закаляются, а затем сильнее вымерзают и выпевают, больше полегают. Однако следует подчеркнуть большое значение азотистых удобрений, вносимых в необходимых количествах на бедных азотом почвах.

Такие почвы встречаются в районах лесостепи и нечерноземной полосы, где озимые испытывают недостаток в азоте уже в начальные фазы роста. На дерново-подзолистых, легкого механического состава песчаных почвах к осеннему периоду накапливается незначительное количество нитратного азота, в то время как на дерново-подзолистых почвах обра-

зующихся нитратов вполне достаточно для развития ржи и других озимых культур.

Высеваемая по занятым парам, особенно по парам, занятым поздно убираемыми культурами, озимая рожь осенью нуждается не только в фосфоре, но и в азоте, так как на занятых парах гораздо меньше нитратов, чем на чистых. Урожай озимых хлебов на парах, занятых бобовыми культурами, не уступает урожаю на чистых парах, что объясняется высоким содержанием в них нитратов, благодаря фиксации азота воздуха бобовыми растениями. Даже на бедных азотом подзолистых почвах получают высокие урожаи озимой ржи по клеверным парам с последующим внесением фосфорных удобрений под вспашку и ранневесенних подкормок азотом.

Содержание основных элементов питания (в % на воздушно-сухое вещество) в растениях озимой ржи может быть представлено следующими данными:

	Азот	Фосфор P ₂ O ₅	Калий K ₂ O	Кальций CaO	Магний MgO	Сера SO ₂
Зерно	1,60	0,85	0,60	0,09	0,12	0,112
Солома	0,75	0,26	1,00	0,29	0,09	0,164

Эти данные получены в опытах на подзолистых почвах Европейской равнины. На черноземных почвах Советского Союза у озимой ржи азота содержится больше. Более высоким содержанием азота характеризуются также растения озимой ржи, выращиваемые после бобовых трав и на чистых парах (особенно на черноземах).

В зерне озимой ржи зольные элементы распределены неравномерно. Наибольшее количество минеральных веществ сосредоточено в зародыше (5,54%) и оболочках зерна (7,19%). Во всем зерне золы 1,95%, в эндосперме — 0,65—0,70% (Гончаренко, 1936).

Содержание питательных веществ в растениях ржи изменяется в большей степени в зависимости от приемов возделывания, чем от почвенно-климатических и метеорологических условий (табл. 220, составленная по данным Института физиологии растений АН УССР, 1948—1952, и Мироновской опытной станции, среднее за 3 года).

Нужно отметить, что эти величины не являются постоянными и колеблются в зависимости от вносимых удобрений и агротехники.

Содержание и вынос отдельных элементов питания растениями озимой ржи значительно колеблются в зависимости от предшественников и условий обработки почвы (табл. 221).

Как видно, колебания в содержании фосфора оказались более значительными, чем колебания в содержании азота и калия.

Вынос питательных веществ из почвы с урожаем озимой ржи

Фоны	Всем урожаем, кг/га]			На 1 ц зерна, кг			Урожай, ц/га	
	N	P ₂ O ₅	K ₂ O	N	P ₂ O ₅	K ₂ O	зерна	соломы

На бедных азотом некультуренных подзолистых супесчаных почвах

Без удобрений . . .	49	22	40	3,7	1,6	3,0	13,4	—
Навоз 20 т/га . . .	83	34	63	4,1	1,9	3,6	17,5	—
N ₃₀ P ₄₅ K ₄₅	73	34	74	4,4	2,1	4,4	16,2	—
1/2 навоза + 1/2 NPK	86	41	90	4,4	2,2	4,7	18,9	—

На слабощелоченных окультуренных черноземах

По удобренному пару	93	31	65	4,0	1,3	2,8	23,2	65,1
----------------------------------	----	----	----	-----	-----	-----	------	------

Таблица 221

Колебания содержания (в %) и выноса (на 1 ц зерна) азота, фосфора и калия для озимой ржи на выщелоченных черноземах Западной Сибири (по Бойко и Рамазановой, 1965)

Показатели	Азот	P ₂ O ₅	K ₂ O
Зерно, %	1,66—2,67	0,55—1,52	0,59—0,81
Солома, %	0,37—0,72	0,07—0,34	1,27—1,46
Вынос на 1 ц зерна	2,43—3,99	0,89—1,92	2,80—3,64

Л. М. Дорохов (1959), изучая влияние азота, фосфора и калия на фотосинтетическую деятельность листьев зерновых культур, показал, что недостаток азота и фосфора сильно сокращает период фотосинтетической деятельности, уменьшает площадь листьев и вызывает их отмирание. Отрицательного влияния недостатка калия на фоне нитратного азота не обнаружено, а на фоне аммиачных форм азота оно проявляется в очень сильной степени. При избытке элементов питания нитратный азот значительно увеличивает, а аммиачная форма азота и фосфор сокращают продолжительность жизни и фотосинтетическую активность листьев.

С помощью вносимых в почву удобрений можно добиться значительного (на 8—61%) увеличения площади ассимиляционной поверхности зерновых культур, что положительно влияет на продуктивность фотосинтеза в течение всего вегетационного периода. Особенно эффективными оказались двойные и тройные сочетания минеральных удобрений, кото-

рые не только увеличивали ассимиляционную поверхность и общее содержание хлорофилла в листьях, но и повышали коэффициент обновления хлоренхимы злаковых растений.

Недостаточное количество азота, фосфора и калия в почве вызывает настолько сильную депрессию фотосинтеза у злаковых растений, что на свету у них иногда наблюдается выделение CO_2 . При этом аммиачные формы азота (в отличие от нитратных) могут снижать интенсивность фотосинтеза; отрицательное влияние аммиачного азота на ассимиляцию CO_2 вполне устраняется калием.

Таким образом, управление углеродным балансом растительного организма можно осуществлять созданием определенного режима минерального питания.

Л. А. Зуев и Л. Ф. Голубева, изучая взаимосвязь между азотным и фосфатным питанием проростков озимой ржи, выясняли влияние азота, вносимого в питательный раствор вместе с фосфором, на поглощение и обмен фосфорных соединений в растениях (табл. 222).

Таблица 222

Содержание фосфора (P_2O_5 в мг на 1 г сухого вещества) в побегах 11-суточных проростков озимой ржи (по Зуеву и Голубевой, 1956)

Количество азота	Фракции									
	нуклеопро-теиды		фосфатиды		кислотно-раствори-мые органические соедине-ния		неоргани-ческий фос-фор		неоргани-ческий фосфор, % от общего	
	I*	II**	I	II	I	II	I	II	I	II
Без азота	2,06	0,55	2,0	0,65	2,23	0,60	9,63	3,83	60,0	68,0
0,5 дозы	3,72	1,75	3,02	1,54	2,59	1,22	10,70	5,55	52,0	55,2
1,0 доза	4,35	2,23	3,05	1,59	2,26	1,26	10,24	5,10	49,3	50,0

* I — суммарный фосфор.

** II — меченый фосфор.

Приведенные данные показывают, что внесение азота в питательный раствор способствует увеличению содержания фосфора в азотистых фракциях фосфорорганических соединений и особенно во фракции нуклеопро-теидов, играющих важную роль в процессе дифференциации меристематических тканей. В присутствии азота происходит более активное поглощение фосфора за счет более интенсивного синтеза органических соединений и обогащения ими растений. Особенно это относится к фракции нуклеопро-теидов. Таким образом,

изменяя условия азотно-фосфатного питания, можно воздействовать на формообразовательные процессы в растениях.

Н. В. Маврицкий (1936) и П. А. Баранов (1951) отмечали положительное влияние фосфора, внесенного в осенний период под озимые культуры, на их зимостойкость и урожай. Положительное влияние фосфора и калия на повышение зимостойкости растений отмечают А. И. Задонцев (1939), Н. И. Кукса (1936), Н. И. Березницкая (1940) и др. Поэтому осенние подкормки посевов озимой ржи суперфосфатом обычно проводят сразу после посева.

Внесение фосфорных удобрений влияет, прежде всего, на продуктивную часть колоса, его озерненность. Недостаточное количество фосфатов в почве отрицательно сказывается как на общем урожае озимой ржи, так и на выходе зерен крупной фракции (Глазков, 1959, и др.).

Данные В. Ф. Постникова (табл. 223) показывают, что осенняя подкормка фосфорно-калийными удобрениями значительно улучшает развитие растений и обеспечивает их лучшую перезимовку, однако решающего влияния на урожай нужно ожидать от сочетания ее с азотной весенней и последующей подкормкой в начале выхода в трубку.

Т а б л и ц а 223

Влияние подкормок на урожай зерна озимой ржи (в ц/га) по разным парам
(по Постникову, 1957)

Схема опыта	Урожай зерна озимой ржи			
	по черно- му пару	по клевер- ному пару	по люпи- новому пару	по семен- никам клевера
Без подкормки	19,4	19,8	20,4	21,6
РК осенью, N весной по таломерзлой почве . .	22,1	20,8	21,4	25,2
1/2 РК осенью, N+1/2 РК весной по таломерз- лой почве	22,5	24,3	26,6	26,4
1/2 РК осенью, 1/2 NPK весной по таломерз- лой земле, 1/2 NPK в начале выхода в трубку	24,9	26,2	27,2	27,4

Урожай ржи, возделываемой в нечерноземной зоне, особенно на супесчаных и песчаных бедных гумусом подзолистых почвах, сильно повышается от внесения навоза. Более эффективными все же нужно считать невысокие дозы навоза в сочетании их с минеральными удобрениями. Хороший эффект от совместного внесения навоза, торфокомпостов или других сочетаний органических удобрений с минеральными достигается в связи с тем, что органические удобрения, поглощая питательные вещества минеральных туков, удерживают их от

вымывания, что особенно важно при внесении удобрений на легких песчаных почвах.

Навоз под озимую рожь вносят в полуразложившемся состоянии, как правило, под вспашку паров. В лесостепных районах норма внесения навоза 15—20 т/га, а в нечерноземных 20—40 т/га. Многолетние данные опытных учреждений показывают, что средняя прибавка урожая озимой ржи от внесения 20—40 т/га навоза составляет в нечерноземной полосе 6—8 ц/га, а в лесостепных и степных районах — 4—8 ц/га; в районах Поволжья прибавка урожая ржи от навоза составляет всего 3—4 ц/га. Навоз и торф (преимущественно в виде компостов с навозом или фосфоритной мукой и суперфосфатом) повышают урожай не только ржи, но и последующих культур севооборота на протяжении пяти лет.

В последнее время начинают изучать, а в ряде районов и применяют зимнюю подкормку посевов озимой ржи. Хорошее действие этого приема можно ожидать при малоснежных зимах. Во время зимней подкормки вносят по 6—8 т/га перегноя, который оказывает многостороннее действие: зимой утепляет посевы и препятствует образованию припочвенных ледяных корок, весной уменьшает испарение влаги и обогащает почву. Показано, что зимняя подкормка увеличивает урожай озимой ржи по сравнению с весенней на 2—3 ц/га. Однако азотные подкормки минеральными удобрениями, как правило, вносятся весной. В этот период растения начинают активно расти и образовывать вегетативную массу, на создание которой необходимо большое количество белка. В связи с этим у растений возникает большая потребность в азоте. В подкормке нуждаются как ослабленные после зимовки, так и посевы, находящиеся весной в хорошем состоянии. Это связано с тем, что ранней весной, когда озимая рожь начинает вегетировать, в холодной почве почти не бывает подвижных форм азота, и истощенные в течение зимы растения начинают голодать. Поэтому особенно полезной является ранневесенняя подкормка ржи азотными и другими удобрениями, произведенная по таломерзлой почве.

Нужно также отметить, что для существующих сортов зерновых хлебов, в частности и для разных сортов ржи, форма азотных удобрений не имеет существенного значения. Благодаря высокому содержанию углеводов в прорастающих зерновках озимая рожь одинаково хорошо использует как нитратные, так и аммиачные источники азота.

Для ранневесенних сортов озимой ржи рекомендуется вносить полные минеральные удобрения: азотных 0,75—1,0 ц/га, фосфатных (суперфосфат) 1,0—1,5 ц/га, калийных 0,5—1,0 ц/га и перегноя 6—8 т/га. Прибавка урожая от ранневесенней подкормки при контроле 20—30 ц/га в среднем определяется в 4—5 ц/га.

Очень хорошие результаты дает азотная подкормка небольшими дозами в период вегетации. Например, дополнительная летняя подкормка озимой ржи азотом обычно проводится в фазу цветения и особенно хороший эффект дает на легких и бедных азотом почвах, а также в условиях орошения. Одновременная подкормка суперфосфатом (в дозе 30—40 кг P_2O_5 на 1 га) обеспечивает повышение урожая зерна ржи на 2—4 ц/га. При этом урожаи могут достигать очень высоких (73,6 ц/га) уровней, что имело место, например, в колхозе «Комсомолец», Красноружского района, Курской области.

В засушливых условиях нельзя злоупотреблять высокими дозами удобрений. Основное (допосевное) удобрение необходимо вносить под глубокую вспашку. Полегания озимых можно избежать, применяя небольшие количества азотных удобрений и навоза, а на черноземных почвах — внесением фосфорных удобрений при одновременном увеличении дозы калийных удобрений.

Рожь менее требовательна к почвам, чем пшеница. Хорошие урожаи, при надлежащем уходе, она дает на суглинистых, песчаных и заболоченных почвах. Это объясняется наличием у нее мощной корневой системы, способной извлекать питательные вещества из более глубоких слоев почвы. Кроме того, корневая система ржи обладает большой усвояющей способностью питательных веществ из труднорастворимых удобрений.

Озимая рожь мало чувствительна к кислым почвам, однако известкование значительно повышает урожай. Наличие в почве кальция увеличивает эффективность минеральных удобрений, активизирует развитие почвенной микрофлоры, способствующей накоплению питательных веществ. Очень хорошее действие оказывает известкование в сочетании с внесением органических удобрений. Кроме того, сочетание внесения органических удобрений с известкованием улучшает физические свойства почвы.

Применение тех или иных известковых удобрений под озимую рожь зависит от типа почвы. На легких песчаных почвах известь вносят обычно в виде доломита, мергеля или торфотуков, содержащих значительное количество органических и минеральных частиц, улучшающих водный режим и условия питания растений на этих почвах. Норма внесения известковых удобрений от 4 до 7 т на гектар. На супесчаных и суглинистых почвах, кроме мергеля и торфотука, хорошее действие оказывает внесение мела и гашеной извести в количестве 3—4 т/га. На супесчаных дерново-подзолистых почвах известь способствует повышению эффективности всех форм фосфорных удобрений (Глазков, 1959). Известкование проводят, внося известь в паровое поле под озимые или под

покровную культуру многолетних трав и под пропашные культуры. На подзолистых почвах с повышенной кислотностью также получается значительное увеличение урожайности при внесении перед посевом извести одновременно с органическими и фосфорными удобрениями. Известь вносится под осеннее лущение или под основную вспашку пара.

Положительный эффект от внесения удобрений, содержащих кальций, объясняется разносторонней ролью этого элемента в обмене веществ растений. Кальций входит в состав ядер, хромосом, срединных пластинок, склеивающих стенки отдельных клеток, участвует в связывании нуклеотидов. Он положительно влияет на физико-химическое состояние протоплазмы (вязкость, проницаемость и др.), является антагонистом других катионов, в частности, иона водорода; способствует лучшему поступлению в растения бора, марганца, молибдена и других микроэлементов; оказывает благоприятное действие на рост и развитие корневой системы злаков.

К числу элементов питания, необходимых для нормального роста и развития растений ржи, кроме азота, фосфора, калия и кальция относятся магний, железо, марганец, бор, медь, цинк. Некоторые микроэлементы на щелочных почвах находятся в труднодоступном состоянии. В этом случае хорошие результаты дает предпосевное обогащение (опудривание) семян солями с тальком или опрыскивание растений растворами солей микроэлементов.

Магний необходим растениям ржи не только как элемент, входящий в состав молекулы хлорофилла, но и как металл, повышающий активность ферментов, участвующих в процессе дыхания. Особенно он необходим для ферментов, действующих на фосфорилированные субстраты; так, ферменты-киназы требуют участия магния в энзиматическом переносе фосфатной группы. Кроме того, магний играет существенную роль в гликолитическом цикле.

На песчаных и супесчаных подзолистых почвах рожь часто страдает от недостатка магния. Уменьшение содержания подвижного магния в почве происходит в результате непрерывного применения сульфата аммония и аммиачной селитры, подкисляющих среду. При урожае зерна 30 ц/га рожь выносит из почвы около 14 кг окиси магния.

Недостаток магния для ржи более резко проявляется в том случае, когда применяются одни минеральные удобрения, и очень слабо, если под посев ржи запахивается люпин или вносится навоз (Магницкий, 1950). Магниевое голодание становится заметным уже на 15—40-й день после всходов и выражается в появлении темно-красной и фиолетовой окраски на концах нижних листьев и в скручивании листьев. Сильный недостаток магния приводит к тому, что нижние листья уже с осени начинают подсыхать и отмирать. При этом кушения

почти не происходит, растения отстают в росте, а после перезимовки значительная часть их погибает. У оставшихся растений листья узкие, зеленовато-желтые, закрученные внутрь.

Внесение под рожь азота в количестве 60, фосфора 45, калия 60, магния 30 кг/га с применением для нейтрализации удобрений мела, извести и доломита значительно повышает урожай (табл. 224).

Таблица 224

Влияние магниевых удобрений на урожай ржи (в ц/га)
(по Магницкому, 1950)

Варианты опыта	Урожай зерна	Прибавка от магния	Урожай соломы	Отношение веса соломы к весу зерна
РК + азотные удобрения, нейтрализованные мелом	3,6	—	15,1	4,2
РК + азотные удобрения, нейтрализованные доломитом	14,5	10,9	28,6	2,0
РК + азотные удобрения, нейтрализованные мелом с сульфатом магния	14,6	11,0	32,0	2,2
РК + известь	6,9	—	19,6	2,8
РК + известь + сульфат магния	13,6	6,7	32,1	2,4

Данные таблицы показывают, что внесение извести, доломита и сульфата магния значительно повышает урожай ржи на подзолистых супесчаных почвах. Применение сульфата магния или доломита для нейтрализации кислых аммиачных азотистых удобрений сильно увеличивает урожай; при этом магний оказывает большее влияние на урожай зерна, чем на урожай соломы.

ОВЕС

Овес характеризуется большим выносом из почвы питательных веществ, особенно азота. По данным В. П. Кочеткова (1931), урожай зерна овса в 10 ц/га выносит из почвы 28 кг азота, 14 кг фосфорной кислоты и 29 кг окиси калия. При высокой зольности урожай овса в 15 ц/га зерна и 23 ц/га соломы выносит с 1 га почвы 40—60 кг азота, 20—30 кг фосфорной кислоты, 30—50 кг окиси калия и 13—15 кг кальция.

Усвоение питательных веществ в онтогенезе овса происходит неравномерно. Д. Н. Прянишников указывает, что наибольшая способность усваивать минеральные удобрения наблюдается у многолетних трав, затем в убывающем порядке — у гречихи, овса, гороха, вики, ржи, озимой пшеницы и ячме-

ня. Овес по сравнению с ячменем характеризуется более растянутым периодом усвоения питательных веществ, почти совпадающим с длиной его вегетационного периода. Так, к началу цветения он уже поглощает около 60% азота, 30—45% калия, 60% фосфорной кислоты и 55% кальция. В конце цветения поступление питательных веществ замедляется, а в фазу полной спелости семян начинается отток их в почву.

Содержание сырой золы в зерне овса, по данным биохимической лаборатории ВИР, колеблется от 3,15 до 5,40% на абсолютно сухое вещество. Корнеевко (цит. по Сичкар, 1958) приводит такой состав золы спелых зерновок овса, к которому закончился приток питательных веществ (в % на сухое вещество):

	N	P ₂ O ₅	K ₂ O	CaO	MgO	SiO ₂
минимум	1,20	0,35	0,47	0,07	0,11	1,11
максимум	2,32	1,09	0,73	0,10	0,27	2,39

Содержание отдельных ингредиентов состава золы зерна овса может быть охарактеризовано следующими данными (в %): окись кремния 30—40; фосфорная кислота 23—30; окись калия 15—20; окись магния 5—7; окись кальция 2—4; сера — до 1,25%; незначительное количество окиси натрия и хлора, а также микроэлементов марганца, бора, цинка, меньше всего меди и фтора; полутораокислов железа в среднем около 0,5%. Кроме того, в зерне овса найдены следовые количества брома, иода, титана (1,0—2,2 мг на 100 г сухого вещества).

Большая часть фосфора в составе зерна овса находится в органической форме; неорганический фосфор составляет от 8,6 до 14,1% от общего фосфора. В зависимости от условий выращивания содержание фосфора в зерне овса (в %) колеблется в таких величинах:

	органический	неорганический
наибольшее	0,451	0,051
наименьшее	0,267	0,021
в среднем	0,377	0,037

Корни овса содержат 3% азота, 1,7% фосфорной кислоты, 1,2% окиси калия и 0,7% окиси кальция. Содержание кальция в них сильно колеблется в зависимости от свойств почв: на бедных известковых почвах его накапливается около 3%, а на богатых — 6%.

В литературных источниках встречаются указания на изменение абсолютного количества золы в зерне и во всем растении овса к концу вегетационного периода. Из табл. 225 видно, что у раннеспелого херсонского сорта овса общая зольность целого растения к 30/VI уменьшается — снижается

Абсолютное количество зольных элементов, общего и белкового азота в двух сортах овса на различные периоды лета (в 2 на сухое вещество 100 растений) (по Корнеевко, цит. по Сичкар, 1958)

Сорт	Время отбора образцов	Вес сухого вещества 100 растений	Общее количество золы	Полуторакислоты железа	Окись кальция	Окись магния	Окись калия	Фосфорная кислота	Общий азот	Белковый азот
Херсонский (ранний)	7/VI	65,73	5,7626	0,03137	1,03005	0,21610	2,6527	0,2985	0,9094	0,6339
	23/VI	95,02	8,0193	0,07825	1,16990	0,36880	2,3759	0,4938	1,3301	1,1277
	30/VI	101,91	7,5590	0,02087	0,90310	0,43570	2,2456	0,4989	1,4303	1,2545
Венгерский (поздний)	7/VI	26,88	2,7820	0,00836	0,34360	0,06993	0,8820	0,5572	0,4061	0,3153
	23/VI	50,54	5,1540	0,01584	0,77070	0,21110	1,5208	0,2201	0,7312	0,5320
	30/VI	51,78	6,0580	0,00762	0,83940	0,37560	1,3087	0,1986	0,6852	0,5505

содержание железа, кальция и калия; количество магния, фосфора и азота увеличивается. В составе позднеспелого Венгерского сорта к этому же сроку общая зольность увеличивается, хотя количество железа, калия и фосфора тоже уменьшалось.

Приведенные данные показывают, что раннеспелый сорт овса накапливал больше сухого вещества и золы по сравнению с позднеспелым сортом, особенно большие различия обнаруживались в содержании железа. Что касается относительных величин и накопления зольных веществ растениями этих двух сортов овса, то здесь мы видим другую картину: растения раннеспелого сорта, накапливая большее количество сухого вещества, в то же время имели относительно меньшую общую зольность (табл. 226).

Количество фосфорной кислоты в зерне обоих сортов до конца вегетационного периода увеличивается, что связано с оттоком ее из соломы и пленок. Накопление магния для позднеспелого и раннеспелого сортов оказалось неодинаковым: в зерне позднеспелого сорта содержание его к концу вегетационного периода уменьшалось и приближалось к содержанию раннеспелого сорта, у которого на первых фазах развития магния было в 2,4 раза меньше. Содержание кальция в зерне и соломе обоих сортов овса было одинаковым, а в пленках у позднеспелого сорта его оказалось в два раза больше.

Относительное содержание зольных элементов в отдельных частях растений двух сортов овса (по Корнеевко, цит. по Сичкар, 1958)

Часть растения	Дата определения	Общее количество золы	Фосфорная кислота	Окись калия	Окись кальция	Окись магния	Полугорные окислы железа	Учтенные элементы золы, %
Херсонский раннеспелый								
Целое зерно	7/VI	4,52	12,63	33,79	22,02	8,76	1,27	78,47
	23/VI	4,61	17,46	36,09	18,92	7,73	0,32	79,52
	30/VI	4,38	19,27	27,76	18,30	13,69	0,27	79,29
Солома	7/VI	9,28	4,74	46,75	17,55	3,46	0,52	73,02
	23/VI	11,12	2,84	29,05	13,85	3,82	1,24	50,80
	30/VI	11,02	1,86	30,41	11,94	2,82	0,29	47,32
Пленки	23/VI	8,99	2,81	—	11,33	3,02	—	17,17
	30/VI	9,82	1,98	—	11,26	2,74	—	15,99
Венгерский позднеспелый								
Целое зерно	23/VI	5,2	11,04	34,11	21,79	20,72	0,45	88,11
	30/VI	4,51	13,65	25,11	19,70	16,88	0,35	75,69
	21/VII	4,82	14,38	24,69	18,82	14,47	0,18	72,54
Солома	7/VI	10,35	5,65	31,75	12,34	2,52	0,30	52,56
	23/VI	10,12	3,91	33,06	16,31	2,20	0,34	55,82
	30/VI	12,48	1,87	27,45	16,75	5,63	0,11	51,81
Пленки	23/VI	6,42	5,34	—	29,13	7,93	—	42,40
	30/VI	8,58	2,25	—	27,61	4,89	—	34,75
	21/VII	9,16	1,88	—	23,88	4,67	—	29,93

Овес выносит кислую реакцию почвы лучше, чем пшеница, тем не менее и он отзывчив на известкование. Так, в опытах Долгопрудного опытного поля известкование кислой подзолистой почвы повышало урожай зерна овса в первый же год на 10 ц/га, оказывая последствие на протяжении многих лет.

На почвах лесостепной зоны УССР и нечерноземной полосы РСФСР, где в основном возделывают овес, внесение удобрений является ведущим приемом агротехники, определяющим уровень урожая сельскохозяйственных культур, в том числе и овса. Даже на черноземах полное минеральное удобрение в повышенных дозах удваивает урожай овса, а прирост урожая за счет азота достигает 7,5 ц/га (Якушкин, 1954).

Фосфорнокислые и калийные удобрения на овес оказывают менее эффективное действие, чем на ячмень. Значительное повышение урожая овса обеспечивает внесение фосфорных удобрений в гранулированном виде. Так, на Судогодском опытном поле (Владимирская область) в 1949 г. внесение гранулированного суперфосфата повысило урожай

зерна овса на 3,5 ц/га, тогда как от обыкновенного суперфосфата урожай увеличился только на 2,0 ц/га.

Из приведенных выше данных, а также данных о выносе питательных веществ видно, что наибольшее значение для овса имеют азотные удобрения, дающие наиболее высокие эффекты. Если же принять во внимание, что овес использует элементы питания на протяжении всего вегетационного периода и особенно сильно азот во время цветения, то станет ясным, какое большое значение имеют удобрения для повышения белка в зерне овса.

Из всех удобрений наибольшее влияние на накопление белка в зерне овса оказывают азотистые туки, о чем еще в 1923 г. отмечалось в работах Д. Н. Прянишникова. В опытах М. З. Бастриковой (1959), изучавшей влияние удобрений в звене зерно-фуражного севооборота в условиях Ярцевского опытного поля Красноярского края, установлено, что эффективность минеральных туков резко проявляется на овсе, чем на ячмене или на ржи. Из форм азотистых удобрений наиболее эффективными под овес считаются кальциевая и натриевая селитра и сочетание их внесения с сернокислым аммонием.

Навоз, внесенный под овес, оказывает более сильное действие, чем минеральные туки. Повышенные нормы внесения навоза увеличивают урожай зерновых и последующих культур на протяжении четырех лет. Влияние разных доз навоза неодинаково сказывается на урожае зерна овса:

без навоза	17,0 ц/га
навоз, 20 т/га	22,6 »
навоз, 30 т/га	23,3 »
навоз, 40 т/га	25,4 »

Овес не только положительно реагирует на внесение органических и минеральных удобрений, но и хорошо использует их последствие (табл. 227 и 228).

Таблица 227

Влияние навоза на урожай зерна овса и его последствие

Опытные станции	Черноземы	Годы проведения опытов	Норма внесения навоза, т/га	Прирост урожая от действия навоза, ц/га
Эстонская	обыкновенные	1955—1956	10	2,4
Последствие навоза на овес				
Харьковская	слабовыщелоченные	1915—1925	10	3,3
Сумская	глубокие	1915—1925	10	2,7
Носовская	солонцеватые	1915—1945	10	5,4

Влияние минеральных удобрений на урожай зерна овса

Опытные станции	Черноземы	Годы проведения опытов	Урожай без удобрений, ц/га	Прибавка, ц/га от внесения	
				P	PK
Эрастовская . .	обыкновенные	1955—1957	18,5	1,8	2,6
Жеребковская .	слабовыщелоченные	1955	27,6	2,8	4,3
Носовская . . .	солонцеватые	1915—1945	15,3	2,7	4,8

Минеральные удобрения и перегной в дозе 5—7 т/га, внесенные под овес весной под культивацию, дают хорошие результаты (табл. 229).

На черноземных почвах северных районов степи перегной и минеральные удобрения, внесенные под предпосевную культивацию, по эффективности не уступали тем же удобрениям, внесенным под основную вспашку: прибавка урожая зерна при внесении перегной (5 т/га) осенью под основную вспашку составила 1,2 ц/га, а при внесении весной под культивацию — 2,2 ц/га (Эрастовская опытная станция, 1955—1957 гг.).

Как и другие яровые зерновые культуры, овес хорошо реагирует на усиление питания в начальный период роста и развития. Обеспеченные в это время азотными, фосфорными и калийными удобрениями (путем рядкового их внесения) растения лучше кустятся и быстрее развиваются. При этом значительно увеличивается площадь листовой поверхности, что положительно сказывается на продуктивности фотосинтеза и урожае (табл. 230).

При увеличении дозы фосфорных удобрений в рядки до 20 кг/га действующего начала урожай зерна овса повышается.

П. А. Власюк и П. З. Лисовал (1961) изучали влияние последствий микроудобрений на урожай зерна овса. Микроудобрения вносились в смеси с минеральными удобрениями под вспашку под озимую пшеницу, сахарную свеклу и куку-

Таблица 229

Эффективность удобрений, внесенных под культивацию, на урожай зерна овса (в ц/га)

Схема опыта	Эрастовская опытная станция, 1955—1957 гг.	Жеребковская опытная станция, 1955 г.
Без удобрений .	18,5	27,6
Перегной, 5 т/га	20,3	29,7
P ₃₀	20,3	30,4
N ₃₀ P ₃₀ K ₃₀	21,1	31,9

Эффективность газных видов минеральных удобрений при рядковом их внесении на урожай зерна овса (в ц/га)

Опытные станции	Годы проведения опытов	Нормы удобрений, кг/га	Урожай без удобрений	Прибавка урожая от внесения			
				P	NP	PK	NPK
Эрастовская (обыкновенные черноземы)	1955—1957	N ₅ P ₁₀ K ₁₀	18,3	1,9	2,1	2,0	2,7
Жеребковская (слабовыщелоченные черноземы)	1955	N ₁₀ P ₁₀ K ₁₀	27,3	2,5	3,6	3,7	3,5

рузу. Нормы микроудобрений применялись из расчета: марганца 5 кг/га в серноокислом марганце, в марганцевом шламе и в марганизированном суперфосфате; цинка и меди по 3 кг/га в виде серноокислых солей; бора 2,3 кг/га в виде буры и борной кислоты; молибдена 1 кг/га в молибденовокислом аммонии (табл. 231). Марганизированный суперфосфат

Таблица 231

Влияние последействия микроудобрений на урожай зерна овса (в ц/га), среднее за 1957—1961 гг. (по Власюку и Лисовалу, 1961)

Схема опыта	Урожай зерна	Прибавка
Навоз + NPK (фон)	21,9	—
Фон + медь	22,7	0,8
Фон + медь + марганец	23,4	1,5
Фон + молибден	23,8	1,9
Фон + бор	23,2	1,3
Фон + бор + марганец	23,7	1,8
Фон + цинк	23,2	1,3
Фон + марганец	22,5	0,6
Фон + марганцевый шлам	24,0	2,1
Фон + марганизированный суперфосфат	22,7	0,8

вносился из расчета на P₂O₅, поэтому количество марганца для отдельных культур, в зависимости от нормы применяемого суперфосфата, было неодинаковым.

Из данных таблицы видно, что средние прибавки урожая зерна от последействия микроудобрений составили от 0,8 до 2,1 ц/га.

Исходя из биологических особенностей роста и развития овса и свойств почв, нормы минеральных удобрений (на 1 га) при основном их внесении должны быть: на каштановых и солонцеватых почвах — 30 кг азота и 45—60 кг фосфорной кислоты; на черноземах — 30 кг азота и по 30—45 кг фосфора и калия; на дерново-подзолистых супесчаных и суглинистых почвах — 45 кг азота и калия и 30 кг фосфора. При внесении минеральных удобрений весной под предпосевную культивацию эти нормы можно уменьшать на 10—20—30 кг/га.

Для рядкового внесения под овес рекомендуются такие нормы минеральных удобрений: на обыкновенных черноземах Степи — P_{10} или $N_5P_{10}K_5$, на выщелоченных черноземах и подзолистых почвах Лесостепи и Полесья — P или NPK по 10—15 кг/га. Дозы микроудобрений: марганца 3—5, меди и цинка по 3, молибдена 1, бора 2—3 кг/га.

Таким образом, внесение удобрений и микроудобрений под овес необходимо осуществлять дифференцированно с учетом биологических свойств отдельных сортов и запасов подвижных форм элементов питания для каждого поля севооборота.

ПРОСО

В отличие от других злаковых зерновых культур потребление элементов питания просом продолжается почти до самого созревания. При этом на ранних этапах развития (всходы и кущение) растения проса усваивают азотистых соединений больше, чем калийных и фосфорных (Дикусар и Грызлов, 1941), в период кущения и цветения они особенно много потребляют калия (табл. 232).

Таблица 232

Потребление питательных веществ просом в течение вегетационного периода (в % от общего количества)
(по Соколову, 1948)

Элементы питания	Всходы—кущение	Кущение—цветение	Цветение—созревание
Азот	8	61	32
Фосфорная кислота	4	43	53
Калий	7	93	0

Потребление фосфора просом по фазам развития проходит более равномерно, чем потребление калия, хотя в первые шесть недель усваивается менее 10% всего количества

фосфорных соединений. В связи с интенсивным ростом надземной массы и формированием вегетативных органов больше всего питательных веществ потребляется просом во второй период развития (кущение — цветение).

По сравнению с другими зерновыми культурами просо характеризуется повышенными требованиями к условиям питания и выносит из почвы больше фосфора и калия. При урожае 15 ц/га зерна и 30 ц/га соломы просо (по данным НИИУИФ) выносит 21,0 кг фосфора и 53,0 кг калия, тогда как яровая пшеница лишь 18,8 и 31,5 соответственно; вынос азота просом составляет 45,0, а пшеницей — 47,8 кг/га, извести соответственно 15,4 и 8,2 кг/га.

Корнеусваивающая способность проса развита гораздо слабее, чем у других злаковых. Поэтому для нормального развития этой культуры необходимо обеспечить почву легкоусвояемыми питательными веществами, особенно азотом и калием. При этом следует учитывать, что в первые фазы роста сравнительно больше усваивается азота, а в период цветения — калия; усвоение фосфора происходит в основном равномерно в течение всего вегетационного периода. В период развития метелки просо характеризуется усиленным ростом и особенно нуждается в подкормках азотом, фосфором и калием. В фазу налива зерна повышается потребность в фосфоре; при этом положительное влияние суперфосфата и калия более сильно проявляется на почвах, обеспеченных азотом. Азотные же удобрения, наоборот, дают наибольший эффект на бедных азотом песчаных, супесчаных и суглинистых почвах.

Положительное влияние азотистых удобрений проявляется не только в повышении урожая, но и в увеличении содержания азотистых соединений в зерне. Если содержание сырого протеина в зерне проса, по данным Безенчукской опытной станции, составляет в среднем 12,9%, то под влиянием азотистых удобрений, внесенных в период выметывания — налива зерна, оно повышается до 14—16%.

Просо очень отзывчиво на внесение органических и минеральных удобрений. Изменение темпов роста и развития проса в зависимости от состава минеральных удобрений, вносимых в рядки, показано в табл. 233.

Данные таблицы показывают, что под влиянием фосфорного и фосфорно-калийного удобрения, вносимого в рядки, фаза кущения наступает на 1—4 дня раньше, а под влиянием азотно-фосфорного — на 3—5 дней раньше. Выбрасывание метелок также наступало раньше. Сокращение межфазного периода всходы — кущение, вызванное улучшением условий минерального питания растений, сопровождается лучшим ростом надземных органов и корневой системы проса, в связи с чем посевы меньше угнетаются сорняками.

Развитие проса под влиянием минеральных удобрений (среднее за 1955—1957 гг.)
(по Артюхову и Логачеву, 1960)

Схема опыта	Продолжительность межфазного периода в днях				Продолжительность вегетационного периода
	посев — всходы	всходы — кущение	кущение — выметывание метелки	выметывание метелки — спелость	
Контроль	12	24	26	38	88
P ₁₀	12	21	28	39	88
N ₅ P ₁₀	12	19	29	40	88
P ₁₀ K ₅	12	20	28	40	88
N ₅ P ₁₀ K ₅	12	19	29	40	80

Внесение фосфора и особенно фосфора в сочетании с азотом и калием значительно повышает урожай зерна проса (табл. 234, 235).

Аналогичные данные по влиянию фосфорных удобрений на урожай проса приводит Р. И. Певзнер (1947).

Таблица 234

Влияние минеральных удобрений на урожай зерна проса (в ц/га) при рядковом их внесении

Схема опыта	1956 г.	1957 г.	В среднем за 2 года	Прибавка
	M ± δ	M ± δ		
Контроль	22,0 ± 0,26	10,1 ± 0,15	16,1	—
P ₁₀	25,8 ± 0,54	12,1 ± 0,15	19,0	+2,9
P ₁₀ K ₅	27,7 ± 0,17	12,0 ± 0,21	19,9	+3,8
N ₅ P ₁₀	27,8 ± 0,55	13,9 ± 0,30	20,9	+4,8
N ₅ P ₁₀ K ₅	27,5 ± 0,13	14,5 ± 0,17	21,0	+4,9
Точность опыта, %	1,45	1,56	—	—

Удобрение посевов фосфатами дает значительную прибавку урожая (4,6—5,0 ц/га) и ускоряет созревание проса, причем наиболее эффективным оказывается рядковое внесение удобрений. Внесение суперфосфата, особенно гранулированного, в рядки способствует более мощному развитию корневой системы проса и повышению урожая зерна. Наибольший эффект получается при применении фосфорного (10 кг/га действующего начала) удобрения в сочетании с азотным (5 кг/га).

Влияние минеральных удобрений на урожай проса (в ц/га) на разных почвах (по Елагину, 1958)

Опытные станции	Почвы	Без удобрений	NP	PK	NK	NPK
Уральская	каштановые	23,6	39,6	30,1	40,8	41,7
Безенчукская	чернозем	24,6	27,1	25,7	26,7	29,6
Митрофановская	»	33,8	36,7	37,5	—	38,8
Казанская	подзолистые	17,7	23,9	20,2	27,8	25,3
Спаская	»	10,2	15,3	—	—	15,2
Ивановский с.-х. ин-т	»	19,2	22,7	20,9	22,1	23,2
Камалинская	чернозем	32,7	39,4	—	38,1	39,5

Пшено наилучшего качества получается при использовании полного минерального удобрения: оно содержит более высокий процент протеина и жира.

Установлена высокая эффективность навоза при внесении его под просо. Так, по многолетним данным Черниговской опытной станции, урожай проса без удобрений был 10,5 ц/га, а при внесении навоза (36 т/га) он повышался до 23,7 ц/га. На Харьковской опытной станции внесение 18 т/га навоза увеличивало урожай проса с 10,3 до 18,7 ц/га. По данным Носовской опытной станции, при осеннем внесении навоза в количестве 36—40 т/га урожай проса повышается с 10,7 (на неудобренных делянках) до 23,7 ц/га.

Навоз под просо рекомендуется вносить под осеннюю зяблевую пахоту по 20—25 т/га. На каштановых и черноземных почвах обычно вносят 10—12 т навоза на гектар, а на дерново-подзолистых — 12—15 т/га. Нужно отметить, что навоз оказывает положительное действие на просо даже в том случае, если его вносили под предшествующую культуру.

Наиболее высокий урожай зерна проса достигается при сочетании внесения органических удобрений с минеральными. Нормы минеральных удобрений для проса такие же, как и для яровых колосовых культур. Так, на дерново-подзолистых почвах под посевы проса рекомендуется сочетать внесение органических и минеральных удобрений под вспашку. На оподзоленных, песчаных и суглинистых почвах, кроме навоза, можно также применять торфо-навозный компост в дозе 15—20 т/га или компосты из торфа с навозом, фосфоритной мукой или известью. Внесение под просо органо-минеральных удобрений дает наиболее высокий эффект на бедных песчаных почвах.

В системе удобрения проса значительное место отводится подкормкам. При этом используют как органические (моча животных, навозная жижа, птичий помет), так и минеральные удобрения. Подкормки производятся в период кущения и

в период выбрасывания метелки. Количество минеральных удобрений в подкормках берется в половинных нормах от основного удобрения.

Очень хорошие результаты дает двукратная подкормка проса в фазу кушения и в начале выбрасывания метелки (Елагин, 1958). Урожай зерна (в *ц/га*) в среднем за два года при внесении удобрений составил:

Без удобрений	18,2
$N_{45}P_{60}K_{45}$ (осенью под плуг)	21,1
То же + подкормка $N_{20}P_{30}K_{20}$ (в фазу кушения)	25,0

Просо отзывчиво и на последствие удобрений, но больше всего продуктивность зерна повышается при непосредственном внесении органических и минеральных удобрений как в виде основного удобрения, так и в качестве подкормок.

Отзывчивость проса на удобрения зависит от того, на каких почвах оно выращивается. На подзолистых почвах (по данным Спасской опытной станции, Татарская АССР) азот более эффективен, чем на черноземных. В опытах ряда научно-исследовательских учреждений (Уральская селекционная станция, Митрофановское опытное поле Воронежской области и др.) повышение урожая зерна проса при внесении азотистых удобрений на различных почвах составляло от 5,9 до 13% как на фоне сравнительно невысокого (11,9 *ц/га*), так и на фоне высокого (33,8 *ц/га*) урожая в контроле.

На торфяниках хорошие результаты дает сочетание фосфорных и калийных удобрений с пиритно-колчеданным огарком. По данным научно-исследовательского института мелиорации и водного хозяйства БССР (1953 г.), внесение колчеданного огарка в количестве 5 *ц/га* одновременно с минеральными удобрениями повышало урожай на 5,6 *ц/га*.

В засушливых районах минеральные удобрения вносят осенью под глубокую вспашку. В этих условиях наиболее эффективным оказывается внесение фосфорно-калийного удобрения в два срока — осенью и весной. Оптимальная норма суперфосфата 3—4 *ц/га*, калийной соли — 1—1,5 *ц/га*. Азотные удобрения рекомендуется вносить под предпосевную культивацию или в подкормку.

На орошаемых участках подкормку проса следует сочетать с поливами. Такое сочетание, по данным Института зернового хозяйства Юго-Востока, дает прибавку урожая проса на 10—12 *ц/га*.

Эффективность удобрений под просо в значительной степени зависит от способа его посева (Обыкин, 1965).

Рядом исследований установлено положительное влияние микроэлементов на продуктивность проса. Так, по данным П. С. Панченко (1964), урожай зерна проса повышался при

Влияние микроэлементов на урожай зерна проса (в ц/га)
(по Панченко, 1964)

Схема опыта	1961 г.			1962 г.			Длина растения, см		Вес одного растения, г		Вес 1000 зерен, г
	урожай	прибавка		урожай	прибавка		стебель	метелка	общий	зерна	
		ц/га	%		ц/га	%					
Контроль	28,1	—	—	24,8	—	—	99,0	23,9	50,1	18,9	6,29
N ₃₀ P ₃₀ K ₃₀ — фон	31,7	—	—	28,5	—	—	106,0	27,6	53,3	21,2	6,35
Фон + марганец*	34,5	2,8	8,83	31,0	2,5	8,77	113,3	29,8	58,8	23,8	6,45
Фон + бор	32,6	0,9	2,84	28,5	—	—	109,1	27,6	56,1	21,4	6,38
Фон + молибден	34,0	2,3	7,25	30,5	2,0	7,01	115,4	28,9	58,0	23,2	6,46
Фон + марганец + бор	34,6	2,9	9,15	30,7	2,2	7,72	117,2	28,6	59,3	23,9	—
Фон + марганец + молибден	34,5	2,8	8,83	31,1	2,5	8,77	108,7	27,7	56,8	23,9	6,42
Фон + бор + молибден	33,7	2,0	6,96	30,5	2,0	7,01	114,0	28,1	58,0	22,7	6,40
Фон + марганец + бор + молибден	34,8	3,1	9,77	31,5	2,8	9,46	118,1	29,1	59,5	24,3	6,48

Примечание. Марганец 2 кг/га в форме сернистого марганца, бор — 2 кг/га в форме борной кислоты, молибден — 0,1 кг/га в форме молибденовокислого аммония.

внесении на фоне NPK молибдена, бора и марганца (табл. 236). Наибольшие прибавки урожая получены в вариантах, где вносился марганец. Марганец повышает жизнённость растений, способствуя увеличению активности ряда ферментов, связанных с дыханием и фотосинтезом, углеводным и белковым обменом у растений (Власюк, 1956; Пейве, 1957; Школьник и Макарова, 1957).

Хорошую прибавку урожая дает внесение молибдена, а также сочетание марганца с бором и молибденом.

Медь входит в состав окислительных ферментов, оказывает влияние на процессы углеводного и белкового обмена и имеет большое значение для образования хлорофилла. Недостаток меди вызывает хлороз (пожелтение) листьев, связанный с разрушением хлорофилла; у растений проса появляется пустозерность, отмирают точки роста. Особенно ярко выражены признаки медного голодания у проса на осушенных болотных почвах. Растения становятся бледно-зелеными, начинают усиленно куститься, а кончики листьев у них белеют; при сильном заболевании плохо формируются метелки, а стебли постепенно засыхают; получается малое количество щуплого зерна.

Таблица 237

Влияние микроэлементов на содержание протеина и жира в зерне проса
(в % на абсолютно сухое вещество)
(по Панченко, 1964)

Схема опыта	1961 г.			1962 г.		
	протеин	крахмал	жир	протеин	крахмал	жир
Контроль ⁷	11,68	67,41	3,68	10,75	69,54	4,01
N ₃₀ P ₃₀ K ₃₀ — фон	12,22	67,28	3,81	11,06	69,05	4,10
Фон + марганец*	12,31	67,22	4,10	11,02	69,18	4,26
» + бор	12,90	65,66	4,16	11,61	67,31	4,40
» + молибден	13,10	65,08	4,11	11,82	67,83	4,31
» + марганец + бор	12,96	65,88	4,08	11,59	68,05	4,22
» + марганец + молибден	12,82	66,17	4,01	11,49	68,81	4,08
» + марганец + бор + молибден	12,83	66,23	4,22	11,41	68,44	4,36

* Микроэлементы вносились в тех же дозах, какие указаны в табл. 236.

Микроэлементы оказывают влияние не только на величину урожая, но и на состав зерна проса (табл. 237).

Наиболее высоким оказывалось содержание протеина под влиянием молибдена и марганца с бором. Входя в состав нитратредуктазы, молибден способствует восстановлению нит-

ратов и оказывает положительное влияние на использование азота для синтеза белка (Ратнер и Буркин, 1959). Кроме того, внесение бора и молибдена, а также сочетание микроэлементов марганца, бора и молибдена увеличивают содержание жира в зерне.

По данным П. А. Гирко и С. М. Панченко (1964), бор и молибден влияют также на синтез хлорофилла в растениях проса и на содержание аскорбиновой кислоты, увеличивая их. Особенно значительное повышение содержания аскорбиновой кислоты наблюдалось при внесении марганца (78,49 мг%) и бора (78,41 мг% по сравнению с 57,08 мг% в контроле).

Таблица 238

Интенсивность фотосинтеза проса в различные фазы развития растений (в мг CO₂ дм³/час) (по Кокину, 1957)

Схема опыта	Трубкование	Выметывание метелки	Цветение
Сорт Горьковский			
Контроль	4,0	4,1	4,0
Внесение борной кислоты в почву	4,9	5,0	5,5
Намачивание семян в растворе борной кислоты	5,6	8,0	10,2
Опрыскивание растений раствором борной кислоты	5,0	6,0	9,5
Сорт Иркутский			
Контроль	2,4	2,6	4,7
Внесение борной кислоты в почву	4,7	7,7	6,2
Намачивание семян в растворе борной кислоты	5,8	8,5	8,8
Опрыскивание растений раствором борной кислоты	6,2	7,9	10,8

А. Я. Кокин (1957), указывает на то, что намачивание семян и опрыскивание растений проса борной кислотой значительно увеличивают интенсивность фотосинтеза на протяжении всего вегетационного периода (табл. 238).

На основании изложенного можно сделать выводы о том, что для повышения урожая зерна проса и улучшения его качества большое значение имеют органические и минеральные удобрения и микроэлементы.

ГРЕЧИХА

Для разработки системы питания и удобрения ценной продовольственной культуры гречихи необходимо всестороннее изучение процессов поступления, передвижения и превращения питательных веществ в почве и в растениях. Обеспечивая в соответствии с биологическими потребностями гречиху питательными веществами в течение вегетационного периода, можно значительно повысить ее продуктивность.

Гречиха потребляет и выносит из почвы с урожаем большое количество питательных веществ.

Содержание питательных веществ в урожае гречихи отличается от содержания этих веществ у других культур. Так, в зерне гречихи найдено меньше, а в соломе значительно больше азота, фосфора и калия, чем у пшеницы (табл. 239).

Таблица 239

**Содержание питательных веществ в растениях гречихи и пшеницы
(в % на сухое вещество)**

Культура	Азот		Фосфор		Калий	
	зерно	солома	зерно	солома	зерно	солома
Гречиха	1,72	0,78	0,67	0,73	0,32	2,88
Пшеница	2,08	0,48	0,98	0,26	0,61	0,73

По данным Носовской государственной опытной станции, при урожае в 20 ц зерна с гектара она выносит из почвы 88 кг азота, 51 кг фосфора, 151 кг калия, в то время как яровая пшеница при урожае 25 ц/га выносит 95 кг азота, 29 кг фосфора, 45 кг калия. Эти данные говорят о том, что гречиха является весьма требовательной культурой, особенно по отношению к калию, фосфору и азоту.

На разных этапах развития гречиха потребляет различное количество питательных элементов (Богданов, 1899) (в %):

	N	P ₂ O ₅	K ₂ O	CaO
31/V	4,8	4,1	3,9	1,1
16/VI	17,4	12,8	16,5	5,0
2/VII	61,0	48,2	62,5	15,2
16/VII	82,0	68,8	65,7	21,4
29/VII	89,4	79,9	86,2	55,1
16/VIII	100,0	100,0	100,0	100,0

Из данных таблицы видно, что в начальный период вегетации в гречиху наиболее интенсивно поступает азот. У молодых растений гречихи потребление азота связано с образо-

ванием большого количества белков, идущих на построение вегетативных и репродуктивных органов. С ростом надземной массы образуется много углеводов, способствующих лучшему использованию азота. Различные формы удобрений способствуют накоплению в почве аммиачных и нитратных форм азота. В частности, на накоплении нитратного азота в почве благоприятно сказывается внесение калийных удобрений, содержащих серу и магний. Гречиха лучше реагирует на нитратные, нежели на аммиачные формы азотных удобрений.

Аммиачные и нитратные формы азотного питания изучались многими исследователями. Особенно большая заслуга в разрешении этой проблемы принадлежит Д. Н. Прянишникову (1952) и его ученикам. Доказано, что поступление аммиачного и нитратного азота в растения гречихи и влияние его на рост и продуктивность зависят от многих факторов и могут изменяться в сторону преобладания той или иной формы. Аммиак и нитраты являются равноценными источниками азота для растений, если имеются оптимальные условия, разные для каждого из них (концентрация, рН, сопутствующие ионы и т. д.).

Таблица 240

Содержание в почве аммиачного и нитратного азота в различные фазы роста гречихи (в мг на 100 г абсолютно сухой почвы) (по Гирко и Городний, 1965)

Варианты опыта	Фаза цветения				Фаза созревания			
	пахотный горизонт, 0—20 см		подпахотный горизонт, 20—40 см		пахотный горизонт, 0—20 см		подпахотный горизонт, 20—40 см	
	NO ₃	NH ₄	NO ₃	NH ₄	NO ₃	NH ₄	NO ₃	NH ₄
Без удобрений . .	1,05	4,19	1,12	3,60	0,687	3,03	0,46	2,09
Нитрофоска бесхлорная	0,96	6,84	1,30	4,74	0,480	2,73	0,65	2,02
Нитрофоска азотно-сульфатная .	0,91	6,52	1,42	4,86	0,350	2,20	0,44	2,04

При выращивании гречихи на почвах, легких по механическому составу, наблюдается преобладание в почве аммиачных форм азота. Наличие большого количества аммиачного азота в почве еще не указывает на обеспеченность растений азотом. Необходимо принимать во внимание то, что катион NH₄ энергично поглощается почвой, а нитраты вымываются из верхних слоев почвы, где в основном расположена корневая система гречихи (табл. 240).

На накопление азота в почве, особенно нитратного, отрицательное влияние оказывает внесение хлористого калия, каинита и сильвинита. Одна и та же концентрация хлора по-разному отражается на поступлении питательных веществ в растения гречихи на почвах с различным механическим составом. Вредное действие хлора сильнее проявляется на почвах легких, чем на более связанных, и на фоне аммиачного азота, чем нитратного (Соколов, 1937).

Внесение удобрений оказывает влияние на поступление питательных веществ в растения гречихи, что видно из данных кафедры агрохимии УСХА за 1966 г. (табл. 241). Поступление фосфорной кислоты по периодам роста гречихи заметно изменяется, содержание ее в тканях зависит как от общего запаса подвижных форм фосфора в почве, так и от внесенных удобрений. Наибольшее содержание фосфорной кислоты в растениях гречихи обнаруживается в фазу бутонизации, в начале массового цветения — в листьях и стеблях, в период уборки — в зерне. Фосфор необходим гречихе преимущественно во время формирования надземных органов, но потребление его продолжается по мере образования бутонов и цветков даже тогда, когда наливаются зерно, в составе которого большое количество фосфора.

Лучшему поступлению фосфора в растения гречихи способствуют удобрения, содержащие в своем составе магний;

Таблица 241

Влияние удобрений на поступление элементов питания в растения гречихи в различные фазы роста (в % на 100 г абсолютно сухого вещества)

Варианты опыта	Бутонизация						Цветение						Созревание					
	листья			стебли			листья			стебли			листья			стебли		
	N	P ₂ O ₅	K ₂ O	N	P ₂ O ₅	K ₂ O	N	P ₂ O ₅	K ₂ O	N	P ₂ O ₅	K ₂ O	N	P ₂ O ₅	K ₂ O	N	P ₂ O ₅	K ₂ O
	0,80	0,79	1,08	0,33	0,61	0,9	1,96	0,65	0,96	1,00	0,36	1,04	0,81	0,37	1,04	0,31	0,26	1,20
Без удобрений	1,02	1,24	1,11	0,89	0,91	2,08	2,26	0,89	1,53	0,85	0,61	1,32	1,11	0,75	0,44	0,37	0,39	1,09
Нитрофоска	1,01	1,18	0,99	0,48	0,74	1,93	2,28	1,04	1,45	0,93	0,60	1,15	0,85	0,82	0,87	0,34	0,56	0,79
Нитрофоска азотно-сульфатная																		

отмечается положительная роль внесения сернокислого калия и совместного внесения в половинных нормах сернокислого и хлористого калия (Власюк, 1953; Кочина, 1958).

Положительное влияние сернокислых солей калия на урожай и качество гречихи в значительной мере обусловлено тем, что они являются поставщиком серы для сульфгидрильных групп глутатиона, играющего роль регулятора окислительно-восстановительных процессов в растениях.

Усвоение растениями гречихи серы происходит в виде аниона серной кислоты. Поглощенные корнями растений с теми или иными катионами анионы серной кислоты в большей своей части восстанавливаются в органах растения, образуя различные органические соединения.

Если потребность гречихи в сере принять за единицу, то потребность в остальных элементах питания будет определяться такими величинами: азота — 2,6, фосфора — 3,1, калия — 6,8, кальция — 5,6.

На поступление калия в растения гречихи оказывает влияние наличие в почве хлора и серы. Уровень калийного питания оказывает существенное влияние на поступление калия в растения гречихи; наиболее интенсивное его поступление наблюдается в фазу бутонизации и в период массового цветения гречихи. По сравнению с другими зерновыми культурами наибольшее количество калия у гречихи содержится не в зерне, а в вегетативной массе растений. Потребность гречихи в калии очень велика, это видно из приведенных выше данных о количестве калия, который выносится урожаем из почвы. В золе гречневой соломы углекислый калий составляет от 32 до 46%, в связи с чем ее используют для получения поташа и в качестве высокоэффективного калийного удобрения.

Калий локализуется у гречихи главным образом в точках роста растений, содержание его во многом зависит от интенсивности роста и сортовых особенностей гречихи.

В растениях почти весь калий находится в виде ионов. Калий влияет на синтез углеводов, их передвижение и на процессы газообмена при дыхании. Калий играет важную роль в образовании азотистых соединений в растениях гречихи.

Эффективность действия калийных удобрений связана с рядом косвенных процессов, влияющих на продуктивность растений: особенности поглощающего комплекса почвы, физиологическая кислотность калийных солей и др. (Власюк и Рубашов, 1965).

Данные о влиянии калийных удобрений на урожай гречихи на дерново-подзолистых песчаных почвах представлены в табл. 242.

Положительное влияние сернокислых солей калия на урожай зерна гречихи в значительной мере обусловлено и тем, что они являются поставщиком одновременно серы и калия

для растений. Из данных таблицы видно, что использование под гречиху калийных солей сильвинита и каинита (полных норм) менее эффективно.

Кальция, как и серы, гречиха больше всего требует в последний период своего развития — это время зернообразования, хотя он поступает на протяжении всей вегетации. Это связано с тем, что сера и кальций входят в состав генеративных органов и зерна.

Таблица 242

Влияние различных форм калийных удобрений на урожай зерна гречихи (в ц/га), $P = 2,1\%$
(по Власюку и Лисовалу, 1961)

Схема опыта	Урожай	Прибавка	
		от неудобренного контроля	от фона
Контроль (без удобрений) . . .	5,0	—	—
NP — фон	7,0	2,0	—
NP + сернокислый калий	10,3	5,3	3,3
NP + хлористый калий	8,3	3,3	1,3
NP + $\frac{1}{2}$ сернокислого и $\frac{1}{2}$ хлористого калия	12,8	7,8	5,8
NP + $\frac{1}{2}$ хлористого калия и $\frac{1}{2}$ калимагнезии	10,9	5,9	3,9
NP + сильвинит	7,2	2,2	0,2
NP + каинит	8,9	3,9	1,9
NP + калимагнезия	11,8	6,8	4,8
NP + шенит	9,9	4,9	2,9

Необходимым условием повторного использования кальция является непрерывность поступления его через корневую систему, так как исключение кальция из питательного раствора приводит к необратимым нарушениям обмена веществ.

Методом радиоавтографии и методом радиометрического анализа установлено (Гродзинский, 1958), что кальций из почвы в растения гречихи поступает, начиная с момента прорастания семян; в это время его много поглощают оболочки. При перенесении растений с радиоактивной среды на стабильную отмечалось передвижение значительных количеств радиоактивного кальция из органов, образовавшихся до пересадки, во вновь формирующиеся. Отток кальция при этом происходил из корней, в которых обновлялось $\frac{9}{13}$ общего содержания кальция. В молодые органы 20—40% кальция поступает из органов более взрослых. При пересадке растений со стабильной среды на радиоактивную поступление Ca^{45} происходит не только в молодые формирующиеся органы, но и в старые, рост которых в основном закончен. Очевидно, что в старых

органах происходит частичная замена того количества кальция, которое перешло из них в молодые части растений. Все это свидетельствует о большой подвижности кальция в растениях гречихи и о способности его к реутилизации.

Установлено, что у гречихи радиоактивный кальций распределяется по листовой пластинке неравномерно, накапливаясь в основном в виде мелких точечных скоплений вдоль жилок.

Анализ литературных данных о физиологической роли кальция позволяет сделать вывод о том, что известная часть этого элемента должна быть подвижной в растениях и подвергаться реутилизации. Противоречивость данных о способности кальция к повторному использованию вызвана разнообразием методических подходов к разрешению этого вопроса.

Гречиха требовательна к почвенным условиям. Мало пригодны под нее почвы тяжелые, так как гречиха не выносит недостатка кислорода в зоне подсемядольного колена. Она хорошо реагирует на почвы легкого механического состава и способна переносить высокую концентрацию водородных ионов при малой насыщенности почвы основаниями. Наиболее благоприятной для гречихи является почва, кислотность раствора которой имеет рН солевой вытяжки 5,0—5,5 (по Качини—Вальтеру) и рН водной суспензии 6,5—7,1 (по Кедрову—Зихману), кислая среда, где рН ниже 4,5, угнетает растения гречихи. В зоне Полесья и нечерноземной полосы гречиха положительно реагирует на известкование кислых почв, давая прибавку урожая зерна 2,1 ц/га.

Благодаря сильно разветвленной корневой системе, а также сильной кислотообразующей способности гречиха обладает высокой интенсивностью усвоения питательных веществ. Корневая система ее составляет по весу лишь 10% от общей массы урожая, но усваивающая способность корневой системы этого растения очень высока — в 7—8 раз выше, чем у озимой пшеницы, в 1,5 раза выше, чем у прося.

Из всех полевых культур гречиха обладает самой сильной способностью синтезировать органические кислоты, главным образом щавелевую и лимонную. Так, на 1 г сухого вещества гречиха синтезирует 7,01 мг кислот, а кукуруза — только 1,038 мг. Поэтому по сравнению с другими культурами она значительно лучше усваивает питательные вещества из почвы и менее требовательна к наличию в почве легкорастворимых соединений.

За один день 1 г корней озимой пшеницы усваивает 4,9, ржи — 4,8, ячменя — 7,0, овса — 2,8, проса — 22,0, а гречихи — 38,8 мг питательных веществ.

Интенсивность обмена надземной части растения оказывает исключительно большое влияние на поступление питатель-

ных веществ. Усиливая синтетические процессы в надземной части соответствующими воздействиями, например, опрыскиванием растворами солей микроэлементов, можно усиливать или замедлять поступление питательных веществ в растения.

В опытах Института физиологии растений АН УССР внекорневая подкормка бурой (концентрация раствора 500 мг/л, 500 л/га) способствовала повышению урожая зерна гречихи на 24,8%, а опрыскивание экстрактом из суперфосфата (разведение 1:2, 1000 л/га) в фазу плодоношения — на 31%.

Ряд опытов подтверждает значительную эффективность внекорневых подкормок гречихи микроэлементами. Однако их эффективность зависит от вида и формы применяемых удобрений, от общего уровня агротехники и других факторов. При опрыскивании растений гречихи в фазу цветения раствором буры гречиха выносит с урожаем меньшее количество азота, но большее — фосфора и калия.

По данным кафедры агрохимии УСХА за 1966 г., наблюдается активация жизнедеятельности растений гречихи при предпосевном обогащении семян микроэлементами. При этом не только усиливается поглощение питательных веществ корнями гречихи, но и ускоряется их передвижение по растению, повышается продуктивность урожая зерна (табл. 243).

Таблица 243

Влияние предпосевого обогащения семян гречихи солями микроэлементов на ее продуктивность (урожай зерна в ц/га), $P = 1,63\%$

Варианты опыта	Урожай, ц/га	Прибавка к контролю	
		ц/га	%
Контроль	8,0	—	100,0
Марганец	8,9	0,9	111,2
Бор	10,4	2,4	130,0
Молибден	11,5	3,5	143,7
Цинк	9,9	1,9	123,7
Медь	9,6	1,6	120,0

Таблица 244

Влияние внекорневых подкормок гречихи микроэлементами на урожай зерна гречихи, $P=3\%$ (по Власюку и Гордному, 1965)

Варианты опыта	Урожай, ц/га	Прибавка к контролю	
		ц/га	%
Контроль	8,9	—	100,0
Марганец	10,6	+1,7	111,2
Бор	10,1	+1,2	113,4
Молибден	10,0	+1,1	112,3
Медь	7,8	-1,1	87,6
Цинк	8,2	-0,7	92,1

Повышение урожая зерна гречихи на 43,7% наблюдается при предпосевном обогащении семян молибденовокислым аммонием. При внекорневых подкормках бором, молибденом и марганцем можно повысить урожай зерна на 13% (табл. 244).

Внекорневые подкормки растворами сернокислой меди и сернокислого цинка приводят к некоторому снижению урожая зерна гречихи. При предпосевном же обогащении семян этими солями микроэлементов наблюдалось повышение урожая

зерна, что, возможно, связано с реакцией почвы, буферностью, насыщенностью почв основаниями и другими почвенными условиями.

Имеются указания, что при опрыскивании растений гречихи раствором 32%-ного молибденовокислого аммония урожай зерна повышается на 2 ц/га.

Приведенные данные по реакции гречихи на отдельные микроэлементы указывают на то, что наибольшие приросты урожая зерна гречихи можно получить при применении под нее марганцевых, молибденовых и борных микроудобрений как при предпосевном обогащении семян, так и при опрыскивании растений в период массового цветения.

Условия минерального питания оказывают значительное влияние на рост, развитие и физиологические процессы в растениях гречихи. Уровень минерального питания влияет на химический состав зерна гречихи и его качество (табл. 245). Наиболее резко это влияние проявляется тогда, когда процессы роста гречихи проходят при обилии тепла и влаги и усиленной мобилизации питательных веществ почвы.

Таблица 245

Влияние различных форм калийных удобрений на химический состав зерна гречихи (в % на абсолютно сухое вещество)

Схема опыта	Зола	Крахмал	Клетчатка	«Сырой» жир	«Сырой» протеин
Контроль	2,00	55,01	6,65	1,62	19,91
N ₄₅ P ₄₅ Kск ₄₅	2,28	64,54	3,44	2,432	15,96
N ₄₅ P ₄₅ Kск _{22,5} Kх _{22,5}	2,49	62,50	4,13	2,238	15,37
N ₄₅ P ₄₅ Kм ₄₅	2,21	54,30	3,71	2,155	15,51
N ₄₅ P ₄₅ Kск ₄₅ +бура	2,34	65,56	2,99	2,332	16,03

Примечание. Азот вносился в виде аммиачной селитры, фосфор—в виде суперфосфата, Кск—сернокислый калий, Кх—калий хлористый, Км—калимгнезия.

Усвоение элементов корневого питания связано и с процессом фотосинтеза. Питательные вещества, усваиваемые растениями, создают определенные предпосылки для повышения интенсивности фотосинтеза, а высокая интенсивность фотосинтеза в свою очередь является необходимым условием для интенсивного поступления питательных веществ в растения и включения их в синтез ряда органических соединений. Интенсивность и продуктивность фотосинтеза в значительной степени определяют усвоение элементов корневого питания.

Выяснение взаимосвязи светового и корневого питания растений будет способствовать теоретическому обоснованию бо-

лее направленного и эффективного применения минеральных удобрений.

Поглощение элементов питания корнями растений в значительной степени определяется такими действующими через листья факторами, как свет и углекислота, которые влияют на поглощение веществ корнями путем изменения интенсивности фотосинтеза.

Так, при обычном (0,03%) содержания CO_2 в воздухе с повышением интенсивности фотосинтеза листьев гречихи в 16 раз при усилении освещения от 0,08 до 0,5 кал/см²мин поглощение фосфора и калия возрастает. При уменьшении освещения в 2 раза и понижении интенсивности фотосинтеза примерно на 20% поглощение фосфора и калия снижается.

В литературе имеются данные о том, что под влиянием повышенных концентраций CO_2 в воздухе усиливается поглощение корнями растений катионов кальция (Д. М. Гродзинский, А. М. Гродзинский, 1960, 1964) и калия (Бург, 1952; Чень Инь, 1961).

Таким образом, в том случае, когда в растение поступает катион (K^+), между интенсивностью фотосинтеза при различном содержании CO_2 в воздухе и поглощением калия, как правило, всегда наблюдается прямая коррелятивная зависимость. Когда элемент поглощается в виде аниона (PO_4^-), зависимость оказывается более сложной.

В механизме и энергетике фотосинтеза, в частности, в активировании фотосинтетического фосфорилирования, существенную роль играет также калий.

Продуктивность фотосинтеза тесно связана с величиной ассимиляционной поверхности и количеством хлорофилла. Наблюдение хлорофилла в растениях гречихи в значительной степени зависит от уровня минерального питания (табл. 246). Наблюдается положительное влияние сернокислых форм калийных удобрений и даже сочетания в половинных дозах сернокислого и хлористого калия на накопление хлорофилла в листьях гречихи. Уровень минерального питания оказывает влияние на структуру урожая и его качество (табл. 247).

Внекорневые подкормки гречихи питательными смесями

Таблица 246

Содержание хлорофилла (по Гетри) в листьях гречихи в зависимости от условий минерального питания (в мг на 1 г абсолютно сухого вещества)

Варианты опыта	Бутоны-зация	Цветение
Контроль	1,371	6,65
$\text{N}_{45}\text{P}_{45}$	2,004	7,45
$\text{N}_{45}\text{P}_{45}\text{K}_{45}\text{СК}_{45}$	3,899	8,80
$\text{N}_{45}\text{P}_{45}\text{K}_{45}\text{Х}_{45}$	2,321	7,71
$\text{N}_{45}\text{P}_{45}\text{K}_{45}\text{СК}_{22,5}\text{Х}_{22,5}$	3,512	8,05
$\text{N}_{45}\text{P}_{45}\text{K}_{45}\text{КМ}_{45}$	3,244	7,54
$\text{N}_{45}\text{P}_{45}\text{K}_{45}\text{Н}_{45}$	2,225	7,89

Примечание: Удобрения те же, что в табл. 245. Кн — каннит.

**Влияние условий минерального питания на структуру урожая гречихи
в пересчете на одно растение**

Варианты	Количество зерен, шт.		Вес зерна, г		Общий вес зерен, г	Вес соломы, г	Соотношение между зерном и соломой
	полных	пустых	полных	пустых			
Контроль	13	15	0,21	0,07	0,28	0,90	1:4,3
Нитрофоска бесхлорная	28	21	0,45	0,12	0,57	1,70	1:3,0
Эквивалентная смесь	26	24	0,41	0,09	0,50	1,04	1:2,0
Нитрофоска азотно-сульфатная	42	49	0,61	0,33	0,94	2,57	1:2,7
Эквивалентная смесь	37	13	0,43	0,07	0,49	1,87	1:3,7

способствуют повышению ее продуктивности, изменяют качество полученной продукции. Так, внекорневой подкормкой фосфорно-калийными удобрениями (из расчета $P_{15}K_{10}$) в фазе формирования зерна можно повысить урожай зерна гречихи на 2,89 ц/га (Коновалов, Колоша, 1954). При этом наблюдается увеличение содержания сырого протеина в зерне на 1,21%. Внесение же азота в эту фазу в форме сульфата аммония (N_{10}) способствует снижению урожая зерна гречихи.

По характеру биологии развития гречиха резко отличается от других культур, у которых к началу цветения рост вегетативной массы заканчивается. У гречихи одновременно с цветением происходит налив созревающих зерен из более ранних цветков и дальнейший рост надземной массы, что требует большого расхода пластических веществ и влаги. Особенностью является и то, что в образующиеся цветки органические вещества направляются в гораздо большем количестве, чем, например, в старые, закончившие формирование ткани стебля.

По сравнению с весьма активным и мощным конусом нарастания верхушек стебля и ветвей в период их быстрого роста цветки завязи развиты слабо. Поэтому время быстрого роста побегов совпадает с временем развития цветков и плодов; при недостатке продуктов ассимиляции растущие верхушки стеблей и ветвей оказываются обеспеченными питанием лучше, чем большая часть репродуктивных органов.

По мере развития образовавшихся цветков они становятся все более активными и мощно растущими органами; их активность и мощность особенно возрастают после оплодотворения. В соответствии с этим и приток органических веществ в начавшие развитие плоды резко увеличивается. Поэтому у гречихи первые по сроку образования цветки, а особенно развивающиеся из них плоды оказываются снабженными пищей

лучше последующих. На быстрый рост вегетативных органов и развитие плодов, образовавшихся из цветков первой половины цветения, затрачивается преобладающая часть создаваемых растениями органических веществ. Поэтому значительная часть цветков, распускающихся во вторую половину периода цветения, не получает достаточного количества пищи и в результате голодания вскоре после оплодотворения отмирает.

При одновременном росте, образовании и развитии генеративных органов требуется большое количество пластических веществ, что не может дать ассимиляционный аппарат гречихи из-за ее сравнительно малой облиственности; на каждый цветок ассимиляционной поверхности листа гречихи приходится $0,5 \text{ см}^2$, а у озимой пшеницы $1,36 \text{ см}^2$.

Разработка приемов применения физиологически активных веществ, которые смогли бы вызвать отток пластических веществ в образовавшееся зерно первой завязи, вызвав торможение роста вновь образующихся побегов и цветков, имеет большое значение для повышения урожая зерна гречихи.

Опрыскивание растений гречихи триэтаноламиновой солью гидразида малеиновой кислоты (ГМК) в фазу массового созревания зерна способствует увеличению урожая зерна гречихи, при этом увеличивается количество цветков и полноценных плодов, рост вегетативной массы несколько тормозится (Калинина, Кочина, 1965). Опрыскивание растений в фазу начала массового цветения (конец бутонизации) дает отрицательные результаты: урожай зерна гречихи резко уменьшается.

Гречиху относят к мезофитам. Коэффициент транспирации ее, по данным Шатиловской опытной станции (1936), равняется 626 (у проса — 358, у гороха — 400). Эта величина изменяется в зависимости от условий произрастания, внесенных удобрений и других факторов.

Известно, что при достаточных запасах пищи в почве растения значительно экономнее расходуют влагу. Защитная роль калия и фосфора при недостатке влаги проявляется наиболее полно, в то время как азот при переводе растений гречихи с более высокой влажности почвы на пониженную действует крайне неблагоприятно. Чем менее подвижно в почве соединение, тем большее значение для его усвоения имеет влажность почвы. Исследованиями А. В. Соколова (1929) установлено, что удобрения по усвоению составляют по убывающей такой ряд: азот, калий, фосфор.

При разработке системы удобрений культуры гречихи необходимо учитывать и большую чувствительность ее к влаге в период цветения и образования зерна. А так как эта фаза у нее растянута, то гречиха больше других культур попадает под влияние неблагоприятных температур лета. Температура воздуха в 30°C в период массового цветения и налива зерна

является критической; такая температура на протяжении 3 дней при недостатке влаги в почве вызывает запал гречихи, резкое снижение, а на песчаных почвах даже гибель урожая.

Различные сорта гречихи по-разному реагируют на внесенные удобрения, что связано с сортовыми особенностями растений, в частности, с неодинаковым развитием у них корневой системы, разными периодами активной деятельности их корневых систем, с различной степенью их активности и т. д. По данным Немешаевской опытной станции (1962), скороспелые и среднеспелые сорта гречихи по-разному реагируют на внесенные удобрения (табл. 248).

Таблица 248

Влияние удобрений на урожай гречихи различной скороспелости

Варианты опыта	Сорт Богатырь				Местная Ямпольская			
	зерно		солома		зерно		солома	
	ц/га	%	ц/га	%	ц/га	%	ц/га	%
Без удобрений	8,23	100	47,42	100	10,27	100	36,67	100
N ₄₅ P ₄₅ K ₄₅	11,49	129	69,08	146	13,84	135	42,29	115

Таблица 249

Реакция сортов различной скороспелости на урожай зерна гречихи (в % к неудобренному контролю)

Варианты опыта	Местная Тереховская	Местная Летавская	Сорт Богатырь
Без удобрений	100	100	100
N ₄₅ P ₄₅	108	132	107
N ₄₅ K ₄₅	99	112	86
P ₄₅ K ₄₅	130	132	116
N ₄₅ P ₄₅ K ₄₅	198	289	190

Более чувствительными к внесению удобрений оказались среднеспелые сорта (табл. 249), что следует объяснить более длительным периодом их вегетации и, следовательно, более полным использованием этими сортами внесенных удобрений (данные Бучанского опорного пункта, 1958).

В условиях, благоприятных в климатическом отношении, фосфорно-калийные удобрения, как в отдельности, так и при совместном внесении, действуют довольно эффективно, повышая урожай зерна гречихи как скороспелых сортов Ямпольская, Тереховская, так и среднеспелого сорта Богатырь.

Опытами научно-исследовательского Института пчеловодства установлено, что на нектароносность гречихи в большой мере влияют влажность почвы и удобрения (табл. 250).

Из результатов опыта видно, что гречиха на фоне достаточного увлажнения и полноценного минерального питания хорошо растет и образует много цветов и полноценных зерен. При этом цветы гречихи выделяют много нектара и сахара,

Таблица 250

Влияние влажности почвы и удобрений на развитие и нектароносность гречихи в среднем на одно растение

Варианты опыта	Влажность почвы, %	Высота, см	Число цветков	Сахар, мг	Число зерен
Без удобрений	40	81,8	391,9	24,2	76,7
» »	60	106,6	468,4	34,6	109,4
» »	80	109,2	317,0	26,3	75,7
НПК	40	92,2	495,1	39,6	136,0
»	60	113,2	611,5	42,8	204,3
»	80	113,9	838,5	56,5	226,4

чем хорошо привлекают пчел, а последние хорошо опыляют их. При условии недостатка питательных веществ и влаги в почве все эти процессы протекают неудовлетворительно и урожай зерна гречихи значительно уменьшается.

В зоне Украинской степи, в районах с сухим и жарким летом, пожнивные посевы гречихи могут давать хорошие результаты только при применении искусственного орошения. В этих условиях после уборки озимых и некоторых яровых культур остается большой промежуток времени до наступления осенних заморозков, который вполне обеспечивает развитие гречихи до фазы полного ее созревания. Для расширения здесь пожнивных посевов гречихи является препятствием недостаток необходимого количества влаги для получения хороших всходов, нормального их развития. Поэтому в зоне Степи пожнивная гречиха в большинстве случаев не удается. Так, Синельниковской государственной селекционной станцией из 22 лет опытов с пожнивными посевами гречихи только семь раз удалось получить вполне нормальные всходы, а в остальных случаях посевы были сильно изрежены, а это привело к отрицательным результатам.

При применении орошения в Причерноморской части степи Брилевская опытная станция собирает урожай на пожнивных посевах гречихи до 23 ц с гектара. Полив производят до вспашки поля и во время вегетации 2—3 раза. Наличие влаги в почве делает гречиху более устойчивой к высоким температурам воздуха, и она тогда хорошо формирует урожай зерна. Почвы, бедные питательными веществами, удобряют

полным минеральным удобрением, внося его в полуторной норме, принятой для неорошаемых посевов и в соответствии с конкретным условием хозяйства.

На Украине гречиха может расти на всех почвенных разновидностях, за исключением солонцов, поэтому она является типичной культурой севооборота. Но в связи с повышенными требованиями гречихи к влажности почвы и ее аэрации в пределах севооборотного поля надо размещать ее на участках с более легкими почвами, а также в местах, лучше увлажняемых.

Для получения высоких устойчивых урожаев гречихи на дерново-подзолистых почвах Полесья, бедных органическими веществами и элементами питания растений, необходимо улучшить их в направлении увеличения содержания гумуса, поглотительной способности, буферности, влагоемкости. Для достижения этой цели основное значение имеет внесение органических удобрений, применение зеленых удобрений, известкование почв. В зоне Полесья под гречиху можно использовать люпин на зеленое удобрение на легких почвах, на почвах тяжелых и глеевых люпин в качестве зеленого удобрения не рекомендуется, так как в этих условиях он слабо минерализуется. По данным Полесской опытной станции, при запашке люпина в количестве 54 т зеленой массы на гектар урожай гречихи повышается с 2,2 до 11 ц/га.

В связи с тем что гречиха хорошо использует последствие навоза и минеральных удобрений, ее целесообразно размещать в полях севооборотов после удобренных предшественников (пропашных культур, зернобобовых, озимых).

Навоз и другие местные удобрения при внесении под предшественник гречихи особенно эффективны на легких почвах. Непосредственно при перепашке зяби на легких почвах под гречиху вносят 5—6 т навоза, 3—5 ц птичьего помета, 5—6 ц золы на гектар.

На дерново-подзолистых песчаных почвах из минеральных удобрений наиболее эффективны азотные и калийные удобрения. Внесение фосфора на этих почвах мало эффективно. А. И. Душечкин (1951) объясняет это бедностью почв азотом и подвижностью фосфорной кислоты в связи с кислой реакцией почв и высокой усвояющей способностью фосфора корневой системой гречихи. Калийные удобрения на этих почвах положительно влияют на урожай гречихи в формах, не содержащих хлора.

На суглинистых дерново-подзолистых почвах увеличение урожайности гречихи связано с обогащением почв органическим веществом, увеличением поглотительной способности, буферности и водных свойств. Так как кислотность этих почв выше, чем песчаных, здесь особое значение приобретает известкование.

На дерново-подзолистых почвах гречиха наиболее сильно реагирует на азотистые удобрения, но здесь довольно высока эффективность и фосфорных удобрений (в отличие от песчаных почв); видимо, потому, что фосфор в этих условиях связан с полуторными окислами. Чтобы гречиха имела более развитую корневую систему, в полном минеральном удобрении можно рекомендовать (в основном при внесении с осени) даже двойное количество фосфора, если источник — фосфоритная мука, и одинарное — если суперфосфат.

На связанных дерново-подзолистых почвах гречиха отзывается на калийные удобрения так же, как и на песчаных почвах. Наилучшими формами калийных удобрений здесь являются калимагнезия и сернокислый калий. Рекомендовать в этих условиях двойные нормы азотных удобрений с одинарными нормами фосфора и калия можно только при достатке влаги в почве и начиная с периода цветения гречихи (Савицкий, 1961). По данным этого же автора, двойные нормы фосфора и калия в этих условиях даже при снижении влажности почвы до 40% от полной влагоемкости в период «цветение—завязь» действуют на уменьшение количества полноценного зерна значительно меньше, чем двойные нормы азота.

Для наилучшего соотношения в почве фосфора и калия на дерново-среднеподзолистых и песчано-легкосуглинистых почвах рекомендуется вносить одинарную норму фосфорных удобрений и полуторную норму калийных удобрений. На мощных малогумусных слабовыщелоченных черноземах наиболее целесообразно вносить под гречиху одинарные нормы фосфорных и калийных удобрений с половинной нормой азотных удобрений (Демиденко и Сороченкова, 1957).

На серых и светло-серых лесных почвах гречиха лучше всего реагирует на азотные удобрения и полное минеральное удобрение. На серых лесных почвах эффективность фосфора возрастает по мере уменьшения их оподзоливания.

На мощных черноземах наиболее эффективными под гречиху являются фосфорные удобрения. Азотные удобрения дают заметные прибавки лишь на выщелоченных черноземах.

На дерново-подзолистых почвах фосфоритная мука является лучшей формой фосфорных удобрений; по эффективности она здесь равна, а иногда и превосходит суперфосфат.

Для рядкового внесения рекомендуются легкорастворимые формы удобрений: суперфосфат, сернокислый калий и др.

Гречиха положительно реагирует на совместное внесение в половинных нормах сернокислого и хлористого калия. Калийные удобрения с высоким содержанием хлора, внесенные с весны под посев гречихи, в большинстве случаев (на Полесье УССР и в других зонах республики) приводят к снижению урожая зерна.

Эффективность азотных удобрений под гречиху тесно связана с обеспеченностью растений гречихи влагой. В случае длительной засухи в период цветения и формирования урожая зерна удобрения, особенно азотные, вызывают депрессию в развитии, что приводит к резкому снижению урожая. Азотные удобрения влияют весьма эффективно главным образом на менее окультуренных, бедных питательными веществами и азотом дерново-подзолистых и серых оподзоленных почвах полей и лесостепи УССР.

Применительно к почвенно-климатическим условиям под гречиху следует вносить разные нормы питательных веществ (табл. 251).

Таблица 251

Рекомендуемые нормы (в кг/га) питательных веществ под гречиху применительно к почвенно-климатическим условиям (по Вышинскому, Дмитренко и Колошу, 1956)

Почвы	N	P	K
Слабо- и среднедерново-подзолистые, супесчаные и глинистые	45	45	45—60
Дерново-подзолистые (средне- и сильноподзолистые, суглинистые)	30	60	45
Серые лесные (светло-серые, серые и темно-серые)	0—25	45	45
Черноземы типичные и обыкновенные . . .	—	60	45

Указанные удобрения рекомендуют вносить с осени под зяблевую вспашку. Исключением могут быть азотные удобрения, которые на легких песчаных почвах целесообразно вносить весной под предпосевную обработку почвы.

ЛИТЕРАТУРА

Артюхов И. К., Логачев Н. И. Удобрение и урожай, 1957, 5; Доповіді Української Академії сільськогосподарських наук, 1960, 2. Баранов П. А. Агробиология, 1951, 4. Бастрикова М. З. Ячмень и овес в таежной зоне Енисейского севера, 1959. Березницкая И. И. Науч. зап. Укр. ин-та соц. земледелия, 1940, 1, вып. 2. Богданов С. Сельское хозяйство, 1899, 7. Бойко В. С., Рамазанова Л. Н. Агрохимия, 1965, 12. Бойченко Е. А. и Саенко Г. И. ДАН СССР, 1961, 138, 6. Вардья П. Н. Кн. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Киев, 1963. Власюк П. А. Вестник АН УССР, 1953, 8; кн. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Киев, 1956; Марганцеве живлення і удобрения рослин. К., 1962; зб. «Хімізація сільського господарства». Київ, 1965. Нові мінеральні добрива. Київ, 1966. Власюк П. А., Гродзинский Д. М. ДАН СССР, 1955, 102, 4. Власюк П. А., Дарменко М. С. Надійний засіб підвищення врожайності. Київ, 1955. Власюк П. А., Косматый Е. С., Климовицкая З. М. Изв. АН СССР, сер. биол., 1957, 5. Власюк П. А., Лисовал П. З. Эффективность органо-минеральной системы удобрения в зерново-свеклович-

ном севообороте. Киев, 1961. Власюк П. А., Рубашов А. Б. Агрохимия, 1965, 1. Вышинский О. М., Дмитренко П. О., Колоша І. Л. Добрива та їх використання. Київ, 1956. Гірко П. А., Гордній М. М. Землеробство, 1965, вып. 4. Гирко П. А., Панченко С. М. Кн. «Друга українська республіканська наукова конференція з фізіології та біохімії рослин». Київ, 1964. Глазков П. Н. Удобрение и урожай, 1959, 8. Гоганов А. В. Сов. агрономия, 1951, 4. Голубев М. И. Кн. «Химия в сельском хоз-ве». М., Сельхозгиз, 1947. Гончаренко Ф. И. Биохимия культурных растений. М.—Л., Сельхозгиз, 1936, 11. Гордиенко Е. М. Удобрение и урожай, 1957, 1. Гродзинский Д. М. Автореф. канд. дисс. Киев, 1958. Демиденко Т. Т., Сороченков А. Ф. Научн. тр. УСХА, 1957, 9. Дорохов Л. М. Тр. Кишиневск. с.-х. ин-та им. И. В. Фрунзе, 1959, XX. Душечкин А. И. Тр. научн. конф. по проблеме использования местных источников удобрений УССР. Киев, 1951. Елагин И. Н. Удобрение и урожай, 1958, 4. Жежель И. Г. Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1956, вып. II. Жизневская Г. Я. Сб. «Микроэлементы в сельском хоз-ве и медицине». Киев, 1963. Задонцев А. И. Кн. «Итоги работ Укр. научн.-исслед. ин-та зернового хоз-ва им. Куйбышева за 1939 г.». Днепропетровск, 1939. Зуев Л. А. и Голубева П. Ф. Биохимия, 1958, 119, 5. Калинина Ф. Л. и Кочина О. А. Отчет Ин-та физиол. раст. АН УССР за 1965 г. Коданев И. М. Удобрения и урожай, 1959, 10; Ячмень. М., «Колос», 1964. Кокин А. С. Физиол. раст., 1957, 4, вып. 4. Коновалов М. Т., Колоша О. И. Научн. тр. УНИИ земледелия, 1954, VII. Кочетавкин А. В. Автореф. канд. дисс. М., 1966. Кочина О. А. Колгоспники Украины 1958, 1. Кукса И. Н. Соц. реконструкция сельского хоз-ва, 1936, 12. Лapidус Л. Я. Тр. Кишиневск. с.-х. ин-та им. М. В. Фрунзе, 1959, XX. Лугина Н. А. Вiстник с.-г. науки, 1960, 11. Маврицкий И. В. Сб. «Сорт и удобрение». М.—Л., Сельхозгиз, 1936. Магницкий К. П. Агробиология, 1950, 1. Обыкин П. П. Химия в сельском хоз-ве, 1965, 1. Панченко С. С. Кн. «Роль удобрений и других факторов в повышении продуктивности растений». М., «Урожай», 1964. Певзнер Р. И. Сов. агрономия, 1947, 6. Пейве Я. В. Применение микроэлементов в сельском хоз-ве. М., Сельхозгиз, 1957. Плешков Б. П. Биохимия с.-х. растений. М., Изд-во АН СССР, 1965. Понтович В. Э. Тр. Ин-та физиол. раст. АН УССР, 1955, 9. Пронин М. Е., Шаталова М. И. Химия в сельском хоз-ве, 1964, 2. Прянишников Д. Н. Избр. соч. М., 1952, 1. Ратнер Р. И., Буркин И. А. Молибден и урожай. М., Изд-во АН СССР, 1959. Савельев С. И. Соц. зерновое хоз-во, 1938, 4. Савицкий К. А. Тр. научн. сессии УСХА, 1961, вып. I. Сичкар Н. М. Кн. «Биохимия культурных растений». М.—Л., Госсельхозиздат, 1958. Сказкин Ф. Д. Кн. «Микроэлементы в сельском хоз-ве и медицине». Киев, 1963. Сказкин Ф. Д., Завадская И. Г. ДАН СССР, 1957, 117, 1. Смирнов А. И., Стром Э. И., Кузнецов. Изв. АН УССР, сер. биол., 1938, 2. Соколов А. А. Просо. М., Сельхозгиз, 1948. Соколов А. В. Пути сельского хоз-ва, 1929, 7. Соловьев Г. М. Докл. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, 1948, вып. 7. Школьник М. Я., Абдурашитов С. А. Физиол. раст., 1958, 5, вып. 5. Школьник М. Я., Маевская. ДАН СССР, 1962, 145, 1. Школьник М. Я., Макарова Н. Л. Микроэлементы в сельском хоз-ве и медицине. М., Сельхозгиз, 1957. Якушкин И. В. Растениеводство. М., Сельхозиздат, 1954. Fawzy H., Overstreet R. and Jacobson Z. Plant Physiol., 1954, 29, 3. Kandra J. Polnohospodarstvo, 1964, X, 8; Rostlinna vyroba, 1964, 10, 12. Kopecky M. Rostlinna vyroba, 1965, 11, 2; 19656, 11, 11. Lehr J. J. and Wybenga J. M. Plant and Soil, 1958, IX, 3. Phillis E. and Mason T. Ann. of bot., 1936, V, 50.

БОЛЕЗНИ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР

Значительный вред, приносимый ежегодно болезнями зерновым культурам, обуславливает детальное изучение их возбудителей и поражаемых ими растений. Болезни растений вызываются микроорганизмами из различных групп, в значительной степени различающихся по своим биологическим особенностям. Поэтому наряду с разнообразием видов поражаемых растений исследователи и практики имеют дело с не менее разнообразным составом их паразитов.

В настоящее время в области изучения иммунитета растений к заболеваниям выявлен ряд общих закономерностей, характеризующих процессы, протекающие в растениях при их заболеваниях. К ним относятся некоторые генетические, биохимические и экологические процессы, сопровождающие развитие болезни. Наибольший интерес представляют работы, связанные с изучением активных реакций растений в ответ на заражение: выявление фитоалексинов (защитных веществ, появляющихся в процессе инфекции), познание их структуры и функции; исследование изоэнзимов ферментов в зараженных клетках устойчивых и восприимчивых растений; изучение влияния болезни на обмен веществ в зараженном растении. Для объективного суждения о системе растение — патогенный организм имеет значение знание генетических основ взаимоотношений двух организмов. В этом плане достижением является получение изогенных линий одного и того же сорта растения, отличающихся устойчивостью. Такие линии получены у ряда растений, поражаемых ржавчинными грибами.

Однако при большом разнообразии болезней растений объектами детального изучения было сравнительно небольшое число возбудителей и их хозяев. Наряду с познанием общих закономерностей развития заболеваний в каждом конкретном случае требуется знание особенностей поражаемого растения и возбудителя.

В настоящем разделе дано описание основных заболеваний зерновых культур, чтобы их можно было использовать для первичного ознакомления с тем или иным заболеванием описываемых культур.

Болезни ячменя

Пыльная головня. Признаки заболевания появляются в период колошения. Колос ячменя превращается в черную пылящую массу, состоящую из головневых спор. Ко времени уборки остается неразрушенным только стержень.

Пыльная головня вызывается грибом *Ustilago nuda* (Jens.) Kellerm. et Sw. Заражение растений происходит в период цветения. При этом головневые споры попадают на рыльца цветков и прорастают там базидиями, не отпадающими от хламидоспор. Диплоидный мицелий возбудителя, образовавшийся после слияния базидиоспор, проникает в формирующееся зерно, в котором и зимует. Влажная и теплая погода в период цветения способствует заражению зерна, обеспечивая более глубокое внедрение мицелия возбудителя. После прорастания семян мицелий трогается в рост и распространяется внутри растения. Пораженные внутренней инфекцией растения выглядят при этом совершенно здоровыми до момента появления болезни в период выколашивания. Вредность головни заключается, с одной стороны, в прямой потере урожая (разрушение колосьев), с другой — в снижении урожая тех растений, в которых инфекция находится в скрытом состоянии.

По биологическим особенностям (циклу развития и способу заражения растений) возбудитель пыльной головни ячменя близок к широко распространенному возбудителю пыльной головни пшеницы — *Ustilago tritici* (Pers.) Jensen. Оба заболевания приносят значительный ущерб урожаю зерновых. При поражении пшениц пыльной головней происходит нарушение ряда физиологических процессов в растениях — усиление дыхания, расстройство процессов транспирации, снижение осмотического давления (Курсанов, 1928). Аналогичная картина нарушений обмена веществ свойственна, вероятно, и растениям ячменя, пораженным пыльной головней.

В качестве мер борьбы с заболеванием рекомендуют однофазное и двухфазное термическое протравливание зерна, а для повышения эффективности этого мероприятия — добавление в воду гранозана (Горленко, 1968). И. М. Поляков предложил использовать в качестве протравителя пшеницы и ячменя 25%-ный парароданилин (препарат «Родан»).

Черная пыльная головня. Внешние признаки заболевания черной и пыльной головней ячменя сходны. И в том и в другом случае конечным результатом инфекции является поражение колоса, выражающееся в появлении в период колоше-

ния темных пылящих колосьев с разрушенными зернами. Однако способ заражения растений черной пыльной головней иной, чем при поражении обычной пыльной головней. В данном случае инфекция — мицелий гриба — проникает в зерновку не в период цветения, а в момент прорастания зерна в почве и распространяется по растению в период его роста. В СССР заболевание описано сравнительно недавно в Харьковской области (Понировский, 1962).

Передача заражения осуществляется приставшими к зернам головневыми спорами. М. В. Горленко приводит данные по сравнительной характеристике двух видов пыльной головни, паразитирующих на ячмене (табл. 252).

Таблица 252

Сравнительные свойства двух возбудителей пыльной головни ячменя (Горленко, 1968)

Свойства возбудителя	Обыкновенная головня	Черная головня
Окраска споровой массы	оливково-коричневая	темно-шоколадно-коричневая
Цвет спор	золотисто-коричневый	тускло-коричневый
Размеры спор	5,5—6 (до 7) мк	6,5—7 (до 8) мк
Способ прорастания спор	прорастает базидиями, не отпадающими от хламидоспор	базидии при прорастании отпадают от хламидоспор
Время заражения	период цветения	период прорастания семян
Меры борьбы	термическое обеззараживание	протравливание формалином или гранозаном

Для борьбы с черной пыльной головней достаточно уничтожения поверхностной инфекции зерна, поэтому обеззараживание гранозаном, меркураном или формалином является достаточно эффективным средством.

Твердая (каменная) головня. Заболевание ячменя твердой головней встречается повсеместно. Пораженные растения отстают в росте, меньше кустятся. К моменту цветения колосья пораженных растений темнеют и в конце концов приобретают почти черную окраску. Однако колос растения при этом не разрушается, а хламидоспоры гриба располагаются в околоцветных чешуях злака, освобождаясь только при обмолаке в период уборки.

Возбудитель каменной головни — гриб *Ustilago hordei* (Pers.) Kellerh. et Sw. характеризуется гладкими, округлыми хламидоспорами буровато-оливкового цвета. Споры вместе с зерном попадают в почву, прорастают базидиями, которые после слияния образуют диплоидный мицелий, внедряющийся в проростки и продолжающий развиваться вместе с ростом ра-

стения-хозяина вплоть до образования колоса. Зерна ячменя, пораженные головней, очень плотные и при раздавливании распадаются не на отдельные споры, а на комочки спор, поскольку хламидоспоры склеены в них очень плотно.

Заражению твердой (каменной) головней в большей степени подвержены яровые (четырёх- и шестирядные) ячмени. Меньше поражаются двурядные ячмени, в частности сорт Вигер.

Меры борьбы с твердой головней состоят в выбраковке пораженных посевов. Кроме того, рекомендуется протравливание зерна гранозаном или формалином (влажный или полусухой способы).

Мокрая головня. Поражение ячменя мокрой головней проявляется к моменту созревания растений. Больные колосья несколько меньшего размера, не склоняются под тяжестью зерен, а их чешуйки немного раздвинуты. При раздавливании больных зерен оказывается, что они заполнены мокрой черной массой спор, издающей резкий запах триметиламина. При обмолоте головневые мешочки легко разрушаются и споры попадают на зерна ячменя.

Возбудитель болезни — гриб *Tilletia pančićii* Bub. et Rapojević отмечен в Азербайджане и приурочен в основном к культурным ячменям. Он не поражает дикорастущие виды ячменной и пшеницы. Заражение, как и в случае каменной и черной пыльной головни ячменя, осуществляется в период прорастания зерна в почве.

Меры борьбы те же, что и с вышеназванными заболеваниями.

Карликовая ржавчина. При поражении растений на листовых пластинках и влагалищах образуются мелкие пустулы гриба в виде светлых ржаво-бурых подушечек, представляющих уредоспороношение гриба. Пустулы располагаются главным образом на верхней стороне листьев и расположены на их поверхности без определенного порядка. Описанная картина поражения растений вызывается уредостадией (летним спороношением) гриба *Puccinia anomala* Rostr. (syn. *P. simplex* Erik. et Henn.).

Гриб *P. anomala* рассматривают обычно как узкоспециализированный паразит, приуроченный исключительно к видам ячменя.

Наибольшее развитие ржавчины наблюдается в период молочно-восковой спелости зерна. К осени на нижней стороне листьев развиваются мелкие, черные, субэпидермальные телейтопустулы возбудителя (зимнее спороношение). Телейтоспоры карликовой ржавчины довольно четко отличаются от других видов ржавчинных грибов, способных заражать ячмень. Они — бурого цвета, двуклетные или чаще одноклетные, при этом у последних верхушка часто скошена.

P. anomala — разнохозяйственный гриб. Эцидиальное спороношение развивается на видах птицемлечника (*Ornithogalum* L.). Эцидиальный хозяин имеет значение для возобновления инфекции в районах его произрастания (Крым, Закавказье, Предкавказье и некоторые районы Украины), в остальных местах развития карликовой ржавчины ячменя уредомицелий гриба может зимовать на озимом ячмене или на самосеве ярового ячменя. Таким образом, гриб может возобновляться, минуя стадии телеитоспор, базидиоспор, пикнид и эцидиев, которые сменяют друг друга в случае прохождения им полного цикла развития.

Первое появление уредоспороношения гриба отмечается в конце июля. Дальнейшее развитие болезни обеспечивается несколькими последовательными поколениями уредоспор. Заболевание ячменя карликовой ржавчиной отмечается повсеместно.

Основными мероприятиями по борьбе с карликовой ржавчиной ячменя, как и со всеми ржавчинами на зерновых, служит выведение и внедрение устойчивых сортов. Однако до настоящего времени сведения о таких сортах ячменя отсутствуют. Из агротехнических мероприятий рекомендуют борьбу с самосевом ячменя, уборку растительных остатков, а также ранние посевы.

Кроме карликовой ржавчины ячмень может поражаться линейной или стеблевой ржавчиной, основными хозяевами которой являются пшеница и рожь. Описание болезни приводится в разделе «Стеблевая ржавчина ржи».

Мучнистая роса. Заболевание злаков мучнистой росой наблюдается почти во всех районах возделывания зерновых культур. Возбудитель болезни гриб *Erysiphe graminis* D. C. — облигатный паразит, приуроченный к злакам и распадающийся в зависимости от поражения тех или иных видов на ряд специализированных форм. Наибольшее значение имеют *E. graminis* f. sp. *secalis*, *E. graminis* f. sp. *tritici* и *E. graminis* f. sp. *hordei*, приуроченные к пшенице, ржи, ячменю и некоторым другим видам злаков. Н. И. Вавилов (1935) считает, что f. *hordei* мучнистой росы ячменя, поражающая культурные ячмени, не переходит на близкие виды рода *Hordeum* L. *H. maritimum* Roth., *H. secalinum* Schreb., *H. jubatum* L.

Мучнистой росой поражаются листья, листовые влагалища, реже колосья растений. При этом на верхней стороне пораженных органов развивается белый паутинистый налет мицелия, который затем уплотняется, буреет, и на нем начинает развиваться бесполое спороношение гриба — конидии. Мицелий возбудителя развивается на поверхности растения, в клетки же последнего проникают утолщенные ответвления мицелия — гаустории, с помощью которых гриб использует пита-

тельные вещества растения-хозяина. Изучая цитохимические изменения в гаусториях мучнистой росы ячменя, Аткинсон и Шоу (цит. по Рубину, Арциховской, 1968) обнаружили в них высокую активность фермента кислой фосфатазы. Авторы предположили, что фермент играет существенную роль в передвижении и использовании грибом продуктов обмена веществ растений-хозяев.

В период вегетации растений конидии служат для распространения болезни. Их появление наблюдается весной, а прорастание идет до поздней осени. Развитию конидий способствуют высокая относительная влажность воздуха (60—100%) и температура около 12°C и выше. К концу лета наряду с конидиями на мицелии гриба образуются плодовые тела — клейстокарпии, заметные невооруженным глазом в виде черных точек. В последних развиваются сумки и аскоспоры. Образование плодовых тел начинается примерно в период колошения и заканчивается к созреванию хлебов. Аскоспоры гриба способны к дальнейшему заражению растений.

Развитие гриба происходит по-разному в различных зонах страны. В зоне яровых пшениц и ячменей возбудитель мучнистой росы зимует в виде клейстокарпиев на остатках зараженных растений. Развившиеся в них аскоспоры заражают растения весной, вызывая последующее развитие конидиального спороношения. К концу лета появляются вновь зимующие клейстокарпии. Иногда, в зависимости от природных условий, мучнистая роса развивается в зоне озимых хлебов, где ее возбудитель зимует в виде плотных сплетений мицелия на озимых посевах. Весной на мицелии развиваются конидии, сначала распространяющиеся на соседние растения, а затем переходящие на яровые посевы. Клейстокарпии появляются к концу лета, но аскоспоры в них созревают не на следующий год, а вскоре после образования клейстокарпиев. Аскоспоры либо заражают вначале падалицу, а затем уже с нее озимые посевы, либо непосредственно озимые. Таким образом, в зоне озимых роль сумчатой стадии состоит в сохранении гриба в период, когда нет вегетирующих растений, т. е. от уборки до появления всходов.

Вредоносность мучнистой росы велика. Пораженные листья, как правило, засыхают, а растения отстают в росте и дают шуплое зерно.

Для борьбы с мучнистой росой рекомендуют ряд агротехнических мероприятий. Наиболее эффективна ранняя, до появления всходов, вспашка участков, вышедших из-под сильно зараженных посевов, с целью уничтожения падалицы — промежуточного звена в развитии болезни, а также для заделки в почву соломы и стерни с клейстокарпиями гриба. Необходимо также избегать близкого размещения в севообороте озимых и яровых посевов одной культуры. Слабее поражаются

мучнистой росой ранние посевы яровых и средние и поздние посевы озимых. Снижают поражение мучнистой росой и минеральные удобрения, особенно с повышенным содержанием фосфора и калия.

Гельминтоспориоз (полосатая пятнистость). Гельминтоспориоз ячменя, вызываемый грибом *Helminthosporium gramineum* Rabh., одна из наиболее вредоносных болезней этой культуры. Заболевание проявляется довольно рано, часто со стадии всходов, и продолжает развиваться в течение всей вегетации растений. При этом на листьях ячменя появляются светлые, окаймленные темной каймой пятна, которые затем буреют, и в конце концов листья растений оказываются покрытыми длинными бурыми полосами. Ткань листа на пораженных участках может разрушаться, а листья в этом месте рвутся и засыхают. При раннем поражении растений наблюдается их невыколашивание, а если колос и появляется, то зерно в нем невыполненное. На лянгах развиваются многоклетные с поперечными перегородками конидии гриба, которые легко передают инфекцию соседним растениям. Конидии могут поражать и формирующееся во время цветения зерно, образуя в последнем мицелий и участвуя в формировании болезни «черный зародыш семян».

Источниками возобновления инфекции служат остатки больных растений и пораженные семена. На растительных остатках к осени образуются склероции — плотные переплетения мицелия гриба, которые служат для перезимовки возбудителя. Весной склероции прорастают, образуя мицелий и конидии, заражающие молодые растения ячменя. Иногда мицелий возбудителя сосредоточивается у точки роста молодого растения и распространяется диффузно по всему растению, проникая во вновь образующиеся листья. Этот тип поражения напоминает диффузный мицелий некоторых головневых грибов. Сумчатая стадия возбудителя встречается довольно редко. При развитии совершенной (сумчатой) стадии весной из склероций развиваются плодовые тела — перитеции, в которых образуются сумки со спорами.

Пораженное гельминтоспориозом зерно дает вначале загнывающие, а затем погибающие всходы. Наиболее сильное заболевание ячменей происходит при холодной затяжной весне. Температурный оптимум возбудителя довольно широк, и поэтому гриб отмечен во всех районах возделывания культуры ячменя — от Кольского полуострова до Средней Азии.

Способы борьбы с гельминтоспориозом состоят в основном в применении агроприемов, обеспечивающих уничтожение возбудителя на остатках зараженных растений. Для борьбы с семенной инфекцией рекомендуют протравливание семян гранозаном или меркураном.

Болезни ржи

Снежная плесень озимых хлебов. Заболевание проявляется ранней весной на посевах озимой ржи, пшеницы и многолетних трав. В период таяния снега или сразу после него отдельные растения или чаще группы их оказываются покрытыми беловато-сероватым или розоватым налетом мицелия грибов. Поражаются листья, стебли, иногда узел кушения. Пораженные растения нередко погибают. Болезнь приводит к изреживанию озимых посевов. В качестве возбудителей снежной плесени известен ряд грибов из рода *Fusarium* Link., в том числе *Fus. nivale* (Fr.) Saccardo, *Fus. avenaceum* (Fr.) Saccardo, *Fus. graminearum* Schw. и др. Наиболее частым возбудителем снежной плесени является *Fusarium nivale* [сумчатая стадия — *Calonectria graminicola* (Berk. et Br.) Wr.]. Гриб характеризуется оптимальным развитием при низких температурах, хорошо развивается при 2—6°C, оптимальный рост гриба наблюдается при 11—17°C.

В развитии болезни существенную роль играют факторы внешней среды, например, покрывает снег осенью промерзшую или непромерзшую почву, наличие зимних оттепелей, многое зависит от рельефа поля, почвенных условий и т. п.

Грибы — возбудители снежной плесени — факультативные паразиты, широко распространенные в почве. Они легко переносят промерзание ее до —30°C. Наряду с почвой мицелий хорошо сохраняется на растительных остатках, где развиваются как сумчатое, так и конидиальное спороношения гриба. Заражение озимых снежной плесенью происходит от инфекции, находящейся в почве (мицелий фузариум), на остатках растений (мицелий, конидии, сумкоспоры) и в семенах (мицелий). Заражение зерна фузариозом осуществляется в период цветения злаков от сумкоспор, развивающихся в плодовых телах (перитециях).

Различные сорта озимых культур в различной степени восприимчивы к заболеванию. По Н. А. Наумову (1957), среди озимых сортов ржи выделяются своей устойчивостью сорта Вятская, Авангард, Новозыбковская и др.

В борьбе со снежной плесенью кроме соблюдения правил агротехники и выведения устойчивых сортов рекомендуют протравливание зерна. Лучшие результаты дает однофазное или двухфазное термическое обеззараживание, а также протравливание гранозаном.

Склеротиниоз озимых культур. Склеротиниозом поражаются озимая рожь и пшеница, а также некоторые многолетние злаки. Чаще всего болезнь проявляется в северо-восточных областях нашей страны.

По симптомам заболевание напоминает снежную плесень. Болезнь, как и в случае последней, проявляется ранней вес-

ной. При этом на поле на озимых культурах, вышедших из-под снега, бывает заметен серый налет мицелия гриба, заметный чаще всего на отдельных участках поля. В случае склеротиниоза наблюдается загнивание и отмирание листьев растений и их оснований, а также нижней части стеблей, что приводит к гибели пораженных растений. Зараженные растения пронизаны хлопьевидным мицелием гриба *Sclerotinia graminearum* Elen. При этом на поверхности листьев и внутри них образуются черные склероции гриба размером от 1 до 6 мм в диаметре. Склероции легко отделяются от мицелия и попадают на почву, сохраняя жизнеспособность до осени или реже до весны следующего года. Склероции прорастают обычно осенью апотециями, в которых образуются многочисленные сумки со спорами. Последние заражают всходы озимых. Зараженные осенью растения зимуют. Весной при наличии высокой влажности, пониженных температур и восприимчивых, ослабленных зимовкой растений заболевание может принести значительный вред.

Сортов, вполне устойчивых к болезни, нет. Однако более или менее стойким является сорт Вятка. Меры борьбы со склеротиниозом те же, что и со снежной плесенью.

Стеблевая головня ржи. Наиболее часто поражение ржи стеблевой головней наблюдается в северной и средней полосе СССР. Вызывается болезнью головневым грибом *Urocystis occulta* (Wallr.) Rab. Споры стеблевой головни хорошо отличаются от спор других видов головни, поражающих злаки. Они соединены в мелкие комочки, центральные споры в них более крупные и темные, периферические — светлые и заполнены воздухом. Последние не способны к прорастанию.

Гриб поражает преимущественно листья и стебли ржи (чаще всего верхние междоузлия). Вначале на пораженных частях растений развиваются продольные сероватые полосы, сквозь эпидермис в них просвечивают темные скопления спор гриба. Затем эпидермис растрескивается по длине и выявляется черная пылящая масса головневых спор. Споры, освобождающиеся после разрыва эпидермиса, попадают на почву, но могут сохраняться там очень небольшой промежуток времени и поэтому редко служат источником заражения всходов. Наилучшими условиями для заражения являются температура почвы 13—20°C и умеренная влажность. Возбудитель стеблевой головни поражает только рожь и на другие злаки не переходит.

Учитывая биологические особенности гриба, в качестве средств борьбы с этим заболеванием рекомендуют протравливание зерна гранозаном и меркураном для уничтожения поверхностной инфекции.

Твердая (мокрая) головня ржи. Зерна колоса, зараженные этой головней, вздутые и более округлые по сравнению

со здоровыми. При раздавливании пораженного зерна обнаруживается споровая масса с резким селедочным запахом триметиламина. Возбудитель болезни гриб *Tilletia secalis* (Corda) Kühn развивается по обычному для многих видов головни способу. Заражение растений происходит в период прорастания зерновки, инфекция проявляется в момент выколашивания. Заспорение зерен идет в период обмолота. Условья заражения ржи твердой головней мало исследованы. Болезнь возникает отдельными очагами в различных, главным образом в северных и средних районах СССР.

Борьба с головней осуществляется в основном протравливанием зерна. Кроме того, замечено, что проявление заболевания наблюдается наиболее часто при многолетних посевах ржи на одних и тех же участках. Поэтому одним из способов освобождения ржи от этой болезни служит правильное размещение культуры в севооборотах.

Бурая (листовая) ржавчина ржи. Бурой ржавчиной поражаются растения, начиная со стадии всходов. На верхней стороне листьев и влагалищ ржи развиваются мелкие округлые или немного продолговатые ржаво-бурые пустулы гриба, разбросанные равномерно по всей поверхности пораженных частей растений. Возбудитель болезни — ржавчинный гриб *Puccinia dispersa* Erikss. et Henn. При развитии заболевания на устойчивых сортах, а также при неблагоприятных для гриба условиях вокруг пустул наблюдаются хлоротические или некротические участки. По морфологическим и биологическим особенностям гриб близок к *P. triticina* Erikss. (*P. recondita* Rob. ex Desm.) — возбудителю бурой ржавчины пшеницы. Основным отличием является их приуроченность к определенным видам растений-хозяев: в первом случае — ко ржи, во втором — к пшенице.

Уредоспоры (летнее спороношение) гриба к концу лета заменяются телейтоспорами (зимними спорами). Телейтоспоры черные, покрыты эпидермисом. Существенным признаком возбудителя бурой ржавчины ржи является способность телейтоспор гриба прорасти в конце лета — начале осени и вызывать заражение промежуточных растений-хозяев кривоцветы (*Anchusa aruensis* L.) и румянки лекарственной (*Anchusa officinalis* L.), на которых с июля по сентябрь развиваются эцидии (весеннее спороношение у большинства видов разнохозяйственных ржавчинных грибов). Однако роль эцидиальной стадии и, следовательно, промежуточного хозяина в цикле развития этого вида невелика. В основном развитие заболевания происходит как цикл последовательных уредоспороношений возбудителя. Уредоспоры и мицелий возбудителя способны выдерживать очень низкие температуры. Гриб таким образом может зимовать на посевах озимой ржи в стадии уредоспор. Роль уредоспор в распространении болезни,

по сообщениям Н. А. Наумова (1939), может быть расширена, поскольку споры во время обмолота легко попадают на зерна. Предполагают, что с зернами ржи болезнь была завезена в ряд стран, где ее раньше не отмечали, например, из Франции в восточную часть южноамериканского континента.

Гриб нетребователен к температуре и, как указывалось, способен развиваться при низких температурах и влажности 60—65%, что позволяет отнести его к ксерофитным ржавчинникам. Болезнь в нашей стране отмечена во всех районах возделывания ржи. Специализация возбудителя на других видах злаков требует исследования.

Меры борьбы с болезнью — внедрение устойчивых сортов, а также ряд мероприятий, ограничивающих развитие возбудителя: посев озимых в оптимальные сроки, применение фосфорно-калийных удобрений, ликвидация падалицы, весеннее боронование посевов, внесение в почву микроэлементов.

Стеблевая (линейная) ржавчина ржи. Болезнь вызывается специализированной формой разнохозяйственного ржавчинного гриба *Puccinia graminis* Pers. (*P. graminis* f. sp. *secalis* Erikss. et Henn.). Кроме основного растения-хозяина — ржи гриб способен заражать пырей, ячмень и ряд дикорастущих злаков. Заболевание встречается почти повсеместно и в определенных экологических условиях может принести значительный ущерб урожаю. Развитие линейной ржавчины происходит в основном на стеблях взрослых растений. Однако иногда наблюдается поражение всходов озимых культур. На пораженных растениях развиваются красновато-бурые линейно расположенные пустулы гриба. В отличие от многих других ржавчин при стеблевой ржавчине ржи имеют место значительные разрывы эпидермиса, и пустулы достигают длины нескольких сантиметров. При сильной степени поражения наблюдаются надломы стеблей вследствие их измочаливания. Указанная картина поражения вызывается уредостадией гриба. В течение лета ржавчина дает 5—6 поколений уредоспор, и инфекция таким образом быстро нарастает. К концу лета на месте уредопустул начинают развиваться телейтоспоры, расположенные в пустулах, не прикрытых эпидермисом. После перезимовки на стерне телейтоспоры прорастают базидиями с 4 базидиоспорами на каждой из них. Последним для продолжения развития необходимо заразить растения барбариса, который служит промежуточным хозяином стеблевой ржавчины. На барбарисе развиваются пикниды (на верхней стороне листьев) и несколько позднее — эцидии (на нижней стороне). Эцидиоспоры заражают растущие рядом с барбарисом злаки, вызывая на них образование уредоспор. Ржаная форма стеблевой ржавчины помимо возобновления на барбарисе может развиваться и без промежуточного хозяина. Установлено, что уредомицелий ржавчины может зимовать в корневищах пы-

рея, давая весной новое поколение уредоспор. Мицелий ржавчины переходит в верхнее междоузлие пырея и весной поражает отрастающие побеги. В некоторых случаях в отсутствие барбариса предполагают возможность перезимовки мицелия ржавчины на озимых растениях. Во многих районах, где барбарис не имеет широкого распространения, а стеблевая ржавчина ржи проявляется ежегодно, вопрос о возобновлении гриба требует изучения.

Для массового развития линейной ржавчины благоприятны чередование влажной погоды — дождей, росы, туманов с последующей теплой погодой. Оптимальное заражение растений происходит при температуре 20°C и относительной влажности воздуха 90—100%. По Н. А. Наумову (1957), вредоносность ржавчины заключается в значительном поражении вегетативных органов растения, следствием чего является избыточная транспирация, ослабление процесса ассимиляции, понижение активности ферментов. Все это, отражаясь на количестве запасаемых растением продуктов ассимиляции, влечет за собой уменьшение величины урожая, понижение качества зерна, его шуплости и легковесности. С этой точки зрения стеблевая ржавчина оказывается самой вредоносной из всех видов ржавчинных грибов, паразитирующих на злаках.

Стеблевая ржавчина пшеницы, вызываемая другой формой вида *Puccinia graminis* Pers. — *P. graminis* f. sp. *tritici* Erikss. et Henn., наиболее подробно изучена с точки зрения фитоиммунологии. У этого возбудителя выявлен состав физиологических рас, отличающихся по реакции заражения генетически различных сортов пшениц. Изучен ряд вопросов физиологии больного растения при заражении этими расами, выявлены некоторые механизмы наследования устойчивости сортов пшениц к определенным биотипам гриба, разрабатываются механизмы защитных реакций растения на их заражение биотипами возбудителя. У стеблевой ржавчины ржи решение подобных вопросов затруднено вследствие невозможности выяснить на ржи состав популяций паразита. Указанная трудность связана с наличием у этого растения перекрестного опыления и невозможностью пока получить линии с постоянными свойствами устойчивости или восприимчивости к определенным расам гриба. Это же явление обуславливает трудность получения устойчивых к болезни сортов ржи.

В качестве мер борьбы рекомендуют тот же комплекс агротехнических мероприятий, что и для бурой ржавчины ржи. В районах произрастания барбариса рекомендуется уничтожение его химическими и механическими способами в тех местностях, где он создает очаги болезни (Северный Кавказ, Эстония и др.).

Спорынья ржи. Возбудитель болезни гриб *Claviceps purpurea* Tul. поражает ряд видов сем. Gramineae — рожь, пше-

ницу, ячмень и некоторые дикорастущие злаки. Наиболее часто бывает поражена рожь. При этом на колосьях возникают продолговатые, темно-фиолетовые или почти черные рожки — склероции гриба. Иногда склероции развиваются на колосе по одиночке, но чаще их бывает по нескольку на одном колосе. Появление их происходит в конце лета — осенью, к моменту уборки урожая. Часть склероциев попадает на землю, другие вместе с зерном — в посевной материал. В стадии склероциев происходит зимовка гриба. Весной склероций прорастает красноватой в виде головки стромой, где располагаются перитеции гриба с сумками (асками) и нитевидными аскоспорами в них. Аскоспоры заражают завязь злаков во время цветения. Заражению благоприятствует теплая влажная погода. Попав в завязь, гриб развивает в ней мицелий, от которого отчленяются мелкие бесцветные одноклетчатые конидии. Процесс образования конидий сопровождается выделением сахаристой жидкости, так называемой «медвяной росы». Медвяная роса привлекает насекомых, которые, питаясь ею, разносят инфекцию на соседние растения. Процесс заражения продолжается тем дольше, чем более растянут период цветения злака, поэтому развитие болезни наблюдается в большей степени у злаков, характеризующихся открытым и более длительным цветением. К осени в зараженном цветке мицелий гриба разрастается, гифы его тесно переплетаются и на нем развивается склероций. Меры борьбы с болезнью (отбор непораженных зерен, зяблевая вспашка с целью закапывания рожков спорыньи в землю, выращивание сортов с коротким периодом цветения), предпринимаемые исходя из точного знания биологии паразита, привели к значительному сокращению развития спорыньи на посевах культурных растений в нашей стране. Однако болезнь имеет распространение на ряде дикорастущих злаков.

В склероциях спорыньи обнаружен ряд алкалоидов, применяемых в медицинской практике. Поэтому в ряде северных и северо-западных районов нашей страны в специализированных хозяйствах ведется выращивание спорыньи на культуре ржи для медицинской промышленности. Кроме того, проводятся исследования по получению искусственной культуры спорыньи на питательных средах.

Болезни овса

Корончатая ржавчина. Возбудитель болезни — двуххозяйственный ржавчинный гриб *Puccinia coronifera* Kleb. Это узкоспециализированный паразит, распадающийся на отдельные специализированные формы, приуроченные к различным видам злаков. На овсе паразитирует *P. coronifera* var. *avenae*,

однако по многим данным он способен заражать овсюг и некоторые другие злаки, служащие одновременно в качестве дополнительных очагов инфекции. У корончатой ржавчины овса выявлен ряд физиологических рас. Однако в нашей стране сведения о расовом составе паразита отсутствуют.

Признаки поражения появляются обычно во второй половине лета, после колошения или ко времени налива зерна. В отличие от многих видов ржавчины на других злаках грибов в полевых условиях никогда не заражает всходов овса. Уредопустулы образуются на верхней стороне листьев в виде продолговатых или округлых подушечек спор ярко-оранжевого цвета. Очень редко пустулы развиваются на стеблях или влагалищах. При их развитии на листьях эпидермис разрывается. Телейтоспоры возникают к концу вегетации растений в виде концентрических кругов или эллипсов вокруг уредопустул, затем эта зональность нарушается. Телейтоспоры корончатой ржавчины типичные двуклетные, с характерным для этого вида выростами на верхней клетке споры в виде коронки. Телейтопустулы развиваются под эпидермисом, который не разрывается, как это имеет место в случае поражения овса стеблевой ржавчиной. Гриб зимует в стадии телеитоспор, прорастающих весной базидиоспорами. Последние заражают листья промежуточных хозяев гриба — крушины слабительной (*Rhamnus cathartica* L.) и некоторых других видов этого рода. Эцидии в виде светло-желтых подушечек развиваются на нижней стороне листьев. Эцидиоспоры заражают овес и некоторые дикорастущие злаки.

Оптимальная температура для проявления инфекции в полевых условиях 18—21°C. Болезнь распространена повсеместно во всех районах возделывания культуры овса и промежуточного хозяина ржавчины, главным образом слабительной крушины.

В течение многих лет существуют устойчивые к этому заболеванию сорта овса — Советский, Львовский 1026. В качестве средств борьбы рекомендуют недопущение посевов овса рядом со слабительной крушиной, а иногда и выкорчевывание последней. Кроме того, применяют ряд агротехнических приемов, ограничивающих распространение ржавчины и уничтожающих сорняки, в частности овсюг (см. стеблевую ржавчину ржи).

На овсе паразитирует также возбудитель стеблевой (линейной) ржавчины — *P. graminis* f. sp. *avenae* Erikss. et Henn. По симптомам и способу развития грибок близок к одноименной болезни ржи, отличаясь от последней только приуроченностью к различным сортам овса.

Головня овса. Овес поражается двумя видами головневых грибов, сходных по способу заражения, но отличающихся по

симптомам, вызываемым на растениях, и отчасти по морфологическим признакам.

Пыльная головня овса вызывается грибом *Ustilago avenae* Pers. Гриб превращает завязь и все части цветка в черную, пылящую массу спор. При этом иногда кроющиеся чешуйки остаются нетронутыми, кроме того, может поражаться только нижняя часть метелки, а верхняя остается здоровой. Споры этого вида головни шаровидные или эллипсоидальные, светло-коричневые, а при рассматривании при большом увеличении микроскопа оказываются шиповатыми.

Твердая или покрытая головня овса — заболевание, причиной которого служит гриб *Ustilago levis* (Kellerm. et Sw.) Magnus. При поражении растений этой головней метелка сохраняется и споры гриба остаются прикрытыми чешуйками, не разлетаясь во время созревания, как это имеет место в случае пыльной головни. Споры возбудителя темнее, чем у пыльной головни, большей частью шаровидные и гладкие.

Головневые споры указанных возбудителей заражают растения во время обмолота, проникая под пленки зерна. Здесь они прорастают, давая первичный мицелий, который к моменту засыхания растений распадается на отдельные клетки — геммы. В виде гемм под чешуйками гриб зимует. Глубина проникновения мицелия в зерно во время хранения зависит от влажности. При влажности, более высокой, чем нормальная (выше 12—13%), он проникает глубже и обуславливает сильное поражение растений при прорастании.

Мицелий грибов заражает растения еще до выхода их из почвы. Возбудитель образует диффузный мицелий, вызывая в конечном итоге описанные выше поражения метелок. Заражение растений в почве происходит при температуре 16—18°C. Вредоносность видов головни выражается в потере урожая отдельных растений, процент которых может быть значителен при сочетании благоприятных экологических условий для развития болезни.

Описанные заболевания известны во всех районах возделывания культуры овса.

Наиболее эффективным мероприятием в борьбе с видами головни на овсе является протравливание семян формалином. Рекомендуется также протравливание зерен гранозаном или ТМТД (2 кг на тонну семян при увлажнении).

Заукливание овса. Причиной болезни является поражение растений *Avena virus 1*. На пораженных растениях появляются светло-зеленые полосы, вытянутые вдоль жилок листа. Растения ненормально кустятся, образуя до 70—80 стеблей, но не выходят в трубку, а если и дают метелку, то обычно уродливую и без зерен, цветки злака при этом разрастаются и зеленеют. В соке растений вирус можно обнаружить в виде игольчатых кристаллов.

Распространена болезнь к востоку от Урала и в некоторых других районах страны.

Переносчик вируса — темная цикадка *Liburnia striatella*. Цикадки становятся инфекционными после кормления больным растением в течение не менее 6 час. Инкубация вируса в них длится от 6 до 24 дней. Инкубационный период проявления закукливания овса 7—9 дней.

Вирус закукливания зимует в теле цикадок, весной заражающих овес. Закукливание описано и на других растениях — ячмене, кукурузе, ржи, просе и некоторых дикорастущих злаках, на последних он может зимовать в корневищах, создавая весной дополнительный источник инфекции овса. Восприимчивы к болезни в большей степени молодые растения, в фазе 5—6 листьев они поражаются закукливанием уже в меньшей степени. При поражении растений вирусом в растениях происходят значительные изменения — увеличивается общий и уменьшается белковый азот, возрастает содержание сахаров и крахмала, уменьшается количество фосфора и липидов.

В качестве мер борьбы рекомендуют агротехнические приемы, обуславливающие снижение численности переносчика и повышающие устойчивость растений, — зяблевая вспашка, борьба с сорняками, фосфорные и калийные удобрения, севооборот.

Болезни проса

Пыльная головня. Заболевание широко распространено во всех районах возделывания проса. Возбудитель — гриб *Sphaelotheca panic-millicaei* (Pers.) Vubák. У пораженных растений метелки не образуются, а вместо них развиваются вздутые, покрытые тонкой грязно-белой оболочкой и наполненные массой головневых спор и остатками соцветия. Больные растения несколько отстают в росте и обильно кустятся. К моменту созревания проса пленка на вздутых разрывается и освобождается большая масса темно-бурых шаровидных спор. Споры попадают на зерно в основном во время обмолота и проникают под оболочку здоровых зерен.

Заражение, как и у многих других видов головни, происходит в период прорастания зерновок в почве. Головневые споры прорастают базидиями, которые, сливаясь, образуют мицелий, внедряющийся в растение. Диффузный мицелий распространяется по растению в основном по межклетникам вместе с его ростом и в конце концов вызывает описанную картину поражения. В настоящее время известен ряд сортов проса, устойчивых к головне — ВНИИС-29, ВИР-1843 и некоторые другие. Для борьбы рекомендуют протравливание зерен формалином (влажный способ), а также сухие протравители — гранозан, меркуран и др.

Бактериоз проса. Заболевание вызывается многоядными бактериями *Pseudomonas holci*, поражающими кроме проса сорго, суданскую траву, пшеницу. При заболевании на листьях и стеблях растений появляются беловатые пятна, окруженные красновато-коричневой каймой. Они могут быть крупными и маслянистыми. Иногда при поражении стеблей, особенно в их нижней части, растения буреют и загнивают, при этом наблюдается мокрая гниль стеблей. Бактерии передаются с зерном и могут сохраняться на остатках больных растений. Специализация возбудителей изучена недостаточно и можно предполагать, что отдельные штаммы бактерий отличаются по вирулентности на различных видах растений.

Заболевание встречается во всех районах возделывания проса. В качестве мер борьбы рекомендуют протравливание зерна гранозаном и своевременную уборку остатков больных растений.

Болезни гречихи

Ложная мучнистая роса (пероноспороз). Болезнь встречается во многих районах возделывания гречихи. Вызывается грибом — *Peronospora fagopyti* Elen. При поражении листьев на них развиваются округлые, расплывчатые, светло-желтые пятна. Во влажную погоду на нижней стороне листьев появляется сероватый налет, состоящий из конидий и конидиеносцев гриба. При поражении цветков они коричневеют и преждевременно засыхают, не образуя плодов. Конидии служат для распространения болезни в течение лета. Заражению и развитию заболевания способствует влажная летняя погода. К осени на отмерших зараженных частях растений в мицелии образуются крупные споры гриба, покрытые тонкой оболочкой. Они служат для перезимовки паразита на остатках больных растений. После прорастания ооспоры дают конидии, заражающие растения.

Способ борьбы с пероноспорозом — агротехнические мероприятия, способствующие уничтожению источников инфекции — растительных остатков.

Серая гниль. Возбудитель болезни — широко встречающийся гриб *Batrytis cinerea* Pers., вызывающий гнили многих растений.

На поверхности стеблей гречихи при заболевании развиваются удлиненные светлые пятна, которые постепенно могут покрыть весь стебель. В последнем случае наблюдается отмирание коры и полегание растений. На пораженных участках развиваются мелкие конидии гриба. Особенно вредоносна болезнь при поражении растений в первую фазу цветения. Кроме того, гриб может заражать зерна и всходы гречихи. Пора-

женные зерновки отличаются плохим прорастанием или вообще не прорастают.

Гриб *Botrytis cinerea*, выделенный с гречихи, несколько отличается от штаммов этого вида, паразитирующих на других видах растений. Он характеризуется большей вирулентностью и отличается по культуральным признакам при росте на некоторых питательных средах.

Заболеванию гречихи серой гнилью способствует чрезмерная влажность воздуха, обусловленная иногда густыми посевами этой культуры. Поэтому для борьбы с ним рекомендуют широкорядный посев, внесение азотных удобрений, предпосевную обработку зерна раствором молибденовокислого аммония (1 г на литр), а также уничтожение остатков больных растений при осенней пахоте.

ЛИТЕРАТУРА

- Бондарцев А. С. Болезни культурных растений и меры борьбы с ними. М., Сельхозгиз, 1931. Вавилов Н. И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям. М., Сельхозгиз, 1935. Горленко М. В. Бактериальные болезни растений. М., «Высшая школа», 1961; Краткий курс иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. М., «Высшая школа», 1962; Сельскохозяйственная фитопатология. М., «Высшая школа», 1968. Гойман Э. Инфекционные болезни растений. М., ИЛ, 1954. Купревич В. Ф. К физиологии больного растения. М., Изд-во АН СССР, 1947. Наумов Н. А. Ржавчина хлебных злаков в СССР. М., Сельхозгиз, 1939; Болезни сельскохозяйственных растений. М., Сельхозгиз, 1957. Понировский В. Н. Защита растений. 1962, 2. Проблемы и достижения фитопатологии. Под ред. М. С. Дунина, пер. с англ. М., Сельхозгиз, 1962. Рубин Б. А., Арциховская Е. В. Биохимия и физиология иммунитета растений. М., «Высшая школа», 1968. Сидорова С. Ф. Автореф. канд. дисс. Л., 1965. Стэкмен Э., Харрар Дж. Основы патологии растений. Под ред. М. С. Дунина, пер. с англ. М., ИЛ, 1959. Сухов К. С. Общая вирусология. М., «Сов. наука», 1959. Сухоруков К. Т. Физиология иммунитета растений. М., Изд-во АН СССР, 1952. Kurbanov A. L. Rev. gen. Bot., 1928, 40, 277—302, 343—371.
-

СОДЕРЖАНИЕ

ФИЗИОЛОГИЯ ЗЕРНОБОБОВЫХ РАСТЕНИЙ

Е. И. Ржанова

Физиология роста и развития зернобобовых растений	5
Многообразие форм бобовых растений и их происхождение	5
Особенности онтогенеза зернобобовых растений	8
Физиологически активные вещества зернобобовых растений	38
<i>Литература</i>	48
Химический состав зернобобовых растений и его изменчивость	50
<i>Литература</i>	62
Особенности обмена веществ у зернобобовых растений	63
Специфические особенности азотного обмена у зернобобовых растений	63
Нуклеиновый обмен зернобобовых растений	85
Изменчивость ферментов семян разных видов зернобобовых растений	92
<i>Литература</i>	96
<i>Е. И. Ржанова, В. А. Ахундова, О. Н. Шалыганова</i>	
Особенности физиологических процессов зернобобовых растений	98
Фотосинтез	98
Дыхание	147
Минеральное питание	169
Водообмен зернобобовых культур	203
<i>Литература</i>	211
<i>Е. И. Ржанова, В. А. Ахундова</i>	
Устойчивость зернобобовых растений к болезням	216
<i>Литература</i>	232

ФИЗИОЛОГИЯ МНОГОЛЕТНИХ КОРМОВЫХ ТРАВ

Е. И. Ржанова

Особенности онтогенеза многолетних трав	233
<i>Литература</i>	254
<i>В. Ф. Корякина, А. И. Сметанникова</i>	
Физиология клевера и люцерны	256
Систематическое положение, распространение и биология	256

Химический состав и обмен веществ клевера и люцерны	262
Фотосинтез	301
Дыхание	310
Водный обмен	318
Минеральное питание	332
Использование физиологически активных веществ	352
Устойчивость к неблагоприятным условиям	357
Важнейшие заболевания и меры борьбы с ними	371
<i>Литература</i>	376

В. Ф. Корякина

Физиология многолетних кормовых злаков	385
---	------------

Систематическое положение, распространение и биология много- летних злаков	385
Химический состав и некоторые данные об обмене веществ мно- голетних злаков	397
Фотосинтез	420
Дыхание	422
Водный обмен	424
Минеральное питание	430
Морозоустойчивость многолетних злаков	441
Болезни луговых многолетних злаков	444
<i>Литература</i>	445

ФИЗИОЛОГИЯ ХЛЕБНЫХ ЗЛАКОВ ЯЧМЕНЯ, РЖИ, ОВСА, ПРОСО) И ГРЕЧИХИ

Н. Д. Рыжугин

Происхождение, экология и особенности строения	449
---	------------

С. С. Андреевко

Рост и развитие хлебных злаков и гречихи	466
<i>Литература</i>	493

С. И. Лебедев, Н. Д. Сакало

Фотосинтез	495
Ячмень	495
Овес	504
Рожь	509
Просо	515
Гречиха	516
<i>Литература</i>	526

С. И. Радченко

Дыхание	528
Ячмень	528
Рожь	540
Овес	543
Просо	548
Гречиха	552
<i>Литература</i>	554

Ф. И. Завгородний

Водный обмен	556
<i>Литература</i>	583

Минеральное питание		586
	<i>П. А. Власюк, Е. Д. Остаплюк</i>	
Ячмень		586
	<i>П. А. Власюк, Е. К. Рубанюк</i>	
Рожь		593
	<i>П. А. Власюк, В. С. Чернышенко</i>	
Овес		602
	<i>П. А. Власюк, Е. К. Рубанюк</i>	
Просо		609
	<i>П. А. Власюк, О. А. Кочина</i>	
Гречиха		617
<i>Литература</i>		632
	<i>С. Н. Лекомцева</i>	
Болезни зерновых культур		634
<i>Литература</i>		651

ФИЗИОЛОГИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Том VI

Редактор *О. П. Данильченко*
Переплет художника *И. С. Клейнарда*
Технический редактор *Е. Д. Захарова*
Корректоры *А. С. Аполчина,*
Л. С. Клочкова, И. С. Хлыстова,
С. Ф. Будаева, Л. А. Клочкова

Сдано в набор 14/XI 1969 г.

Подписано к печати 6/III 1970 г.

Л-107119 Формат 60×90¹/₁₆

Бумага тип. № 1 Физ. печ. л. 41,0

Уч.-изд. л. 43,64 Изд. № 995/Зак.

Зак. 461 Тираж 6850 экз.

Цена 2 р. 95 к.

Издательство
Московского университета
Москва, Ленинские горы
Административный корпус.
Типография Изд-ва МГУ.
Москва, Ленинские горы